



LOS METATHERIA SUDAMERICANOS DE COMIENZOS DEL NEÓGENO (MIOCENO TEMPRANO, EDAD MAMÍFERO COLHUEHUAPENSE): MICROBIOTHERIA Y POLYDOLOPIMORPHIA

FRANCISCO J. GOIN^{1,3} Y MARÍA ALEJANDRA ABELLO^{2,3}

¹División Paleontología Vertebrados, Museo de la Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina. fgoin@museo.fcnym.unlp.edu.ar

²Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE), Museo de la Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina. mabello@museo.fcnym.unlp.edu.ar

³Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

Resumen. En este trabajo se encara la revisión sistemática de dos órdenes de Metatheria (Mammalia) sudamericanos de la Edad Colhuehuapense (Mioceno temprano): Microbiotheria y Polydolopimorphia. En primer lugar, se comentan y discuten las homologías de las cúspides de los molares superiores e inferiores de los Argyrolagoidea (Polydolopimorphia). En segundo lugar, se ofrecen los resultados de un análisis filogenético de los Microbiotheriidae (Microbiotheria). En tercer lugar, se analizan los taxones colhuehuapenses de Microbiotheria y Polydolopimorphia, reconociéndose dos especies nuevas: Orden Microbiotheria, Familia Microbiotheriidae: *Pachybiotherium acclinum* Ameghino, *Pachybiotherium* sp., *Clenia minuscula* Ameghino, *Oligobiotherium divisum* Ameghino, *Eomicrobiotherium mykerum* sp. nov., *Microbiotherium* sp. y Microbiotheriidae indet.; Orden Polydolopimorphia, Suborden Bonaparteriiformes, Superfamilia Argyrolagoidea, Familia Argyrolagidae: *Proargyrolagus argentinus* sp. nov. y *Anargyrolagus primus* Carlini, Pascual y Goin; Familia Patagoniidae: *Patagonia peregrina* Pascual y Carlini; Argyrolagoidea indet. Finalmente, se realiza una adición al conocimiento de los Didelphoidea colhuehuapenses, describiendo una especie indeterminada de esta superfamilia, y un comentario sobre la identidad de “*Microbiotherium*” *gutierrezzi* Simpson, en el que se reconoce la nueva combinación *Coona gutierrezzi*.

Palabras clave. Metatheria. Microbiotheria. Polydolopimorphia. Mioceno temprano. Edad Colhuehuapense. Patagonia. América del Sur.

Abstract. SOUTH AMERICAN METATHERIANS FROM THE BEGINING OF THE NEOGENE (EARLY MIOCENE, COLHUEHUAPIAN LAND-MAMMAL AGE). MICROBIOTHERIA AND POLYDOLOPIMORPHIA. We review the taxonomy of two South American orders of Metatheria (Mammalia) of Colhuehuapian age (early Miocene): Microbiotheria and Polydolopimorphia. First, we comment and discuss on the cusp homologies of the upper and lower molars of the Argyrolagoidea (Polydolopimorphia). Second, we offer results of a phylogenetic analysis of the Microbiotheriidae (Microbiotheria). Third, we analyze all Colhuehuapian Microbiotheria and Polydolopimorphia known up to date: Order Microbiotheria, Family Microbiotheriidae: *Pachybiotherium acclinum* Ameghino, *Pachybiotherium* sp., *Clenia minuscula* Ameghino, *Oligobiotherium divisum* Ameghino, *Eomicrobiotherium mykerum* sp. nov., *Microbiotherium* sp., and Microbiotheriidae indet.; Order Polydolopimorphia, Suborder Bonaparteriiformes, Superfamily Argyrolagoidea, Family Argyrolagidae: *Proargyrolagus argentinus* sp. nov. and *Anargyrolagus primus* Carlini, Pascual and Goin; Family Patagoniidae: *Patagonia peregrina* Pascual and Carlini; Argyrolagoidea indet. Finally, we add knowledge on the Colhuehuapian Didelphoidea, describing an indeterminate species referable to this superfamily, and comment on the identity of “*Microbiotherium*” *gutierrezzi* Simpson, recognizing the new combination *Coona gutierrezzi*.

Key words. Metatheria. Microbiotheria. Polydolopimorphia. Early Miocene. Colhuehuapian Age. Patagonia. South America.

ESTE trabajo continúa la revisión integral de los mamíferos metaterios sudamericanos del Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense). Goin *et al.* (2007a) dieron a conocer los contextos estratigráfico, paleoambiental y faunístico, como así también las localidades sudamericanas con niveles portadores de metaterios de esta edad. Se incluyó la revisión sistemática de los órdenes Didelphimorphia y Sparassodontata, más una consideración sobre el estatus taxonómico de los Necrolestidae, considerados allí como Mammalia *incertae sedis* (véase también Goin *et al.*, en prensa). Se revisan otros dos órdenes de Metatheria colhuehuapenses: Microbiotheria y

Polydolopimorphia. Se discute también un taxón de Didelphoidea de esta edad, así como la identidad de *Coona gutierrezzi* (Del Corro, 1977) n. comb. (Metatheria, Orden indet., Derorhynchidae).

MATERIALES Y MÉTODOS

Homologías dentarias

En la identificación y el establecimiento de las estructuras dentarias homólogas se tuvo en cuenta el criterio de correspondencia topográfica (Rieppel, 1988). Los argyrolagoideos incluidos en el análisis fueron: *Praedens aberrans* Goin, Abello y

Chornogubsky, 2010, *Klohnia major* Goin, Abello y Chornogubsky, 2010, *Epiklohnia verticalis* Goin, Abello y Chornogubsky, 2010, *Proargyrolagus bolivianus* Wolff, 1984, *Proargyrolagus argentinus* sp. nov., *Anargyrolagus primus* Carlini, Pascual y Goin, 2007, *Argyrolagus scagliai* Simpson, 1970 y *Microtragulus reigi* Simpson, 1970. Los especímenes estudiados de *P. aberrans*, *K. major* y *E. verticalis* corresponden a los detallados en Goin *et al.* (2010a). Los materiales analizados de *P. argentinus* y *A. primus* se detallan en la sección Paleontología Sistemática. Se incluyeron en las comparaciones los ejemplares más completos y mejor preservados de *P. bolivianus*, MNHN-Bol-V-003454, *A. scagliai*, MMMP 785-S, y *M. reigi*, MMMP 395-S. Excepto en los casos de reinterpretaciones o nuevas propuestas, las homologías y la nomenclatura de las cúspides y crestas adoptadas en este trabajo siguen a Goin *et al.* (2003, 2010a). Con el fin de indicar los términos utilizados en el análisis y la descripción de la morfología dentaria, en la Figura 1 se muestran el esquema de un molar tribosfénico generalizado y los molares de una selección representativa de argirolagoideos.

Análisis filogenético

Se realizó un análisis filogenético incluyendo la mayor parte de las especies de Microbiotheria reconocidas hasta el momento: *Mirandatherium alipioi* (Paula Couto, 1952, pero véase más abajo sobre su asignación al orden), *Eomicrobiotherium gaudryi* (Simpson, 1964), *Eomicrobiotherium mykerum* sp. nov., *Eomicrobiotherium matutinum* Goin, Abello y Chornogubsky, 2010, *Oligobiotherium divisum* Ameghino, 1902, *Microbiotherium tehuelchum* Ameghino, 1887, *Microbiotherium acicula* (Ameghino, 1891), *Microbiotherium praecursor* (Ameghino, 1898), *Microbiotherium patagonicum* Ameghino, 1887, *Microbiotherium gallegosense* Ameghino, 1906, *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, *Clenia minuscula* Ameghino, 1904, *Clenia brevis* Goin, Abello y Chornogubsky, 2010, *Pachybiotherium acclinum* Ameghino, 1902, *Pachybiotherium minor* Goin, 1997 y *Pachybiotherium illuminatum* Goin, Tejedor, Abello y Martin, 2010.

Woodburnodon casei y *Marambiotherium glacialis*, dos es-

pecies de microbiotherios procedentes del Eoceno medio de la Antártida (Goin *et al.*, 1999, 2007b), no se incluyeron en el análisis debido a que sus holotipos, únicos materiales referidos, son sumamente fragmentarios. Los Marsupialiformes (Vullo *et al.*, 2009) *Alphadon clemensi* Eaton, 1993, y *Pucadelphys andinus* Marshall y Muizon, 1995, se incorporaron al análisis como grupos externos.

La matriz de datos, consistente en 19 taxones y 20 caracteres craneodentarios (Apéndice 1, Archivo Suplementario), fue analizada mediante el programa TNT versión 1.0 (Goloboff *et al.*, 2003). Los caracteres multiestado fueron considerados como no ordenados. Se realizó una búsqueda heurística partiendo de 200 árboles de Wagner; se retuvieron 10 árboles por cada secuencia de adición y se aplicó el algoritmo TBR (*Tree Bisection Reconnection*). El soporte de los clados fue medido mediante los métodos *Bremer Support* relativo y absoluto (Goloboff y Farris, 2001).

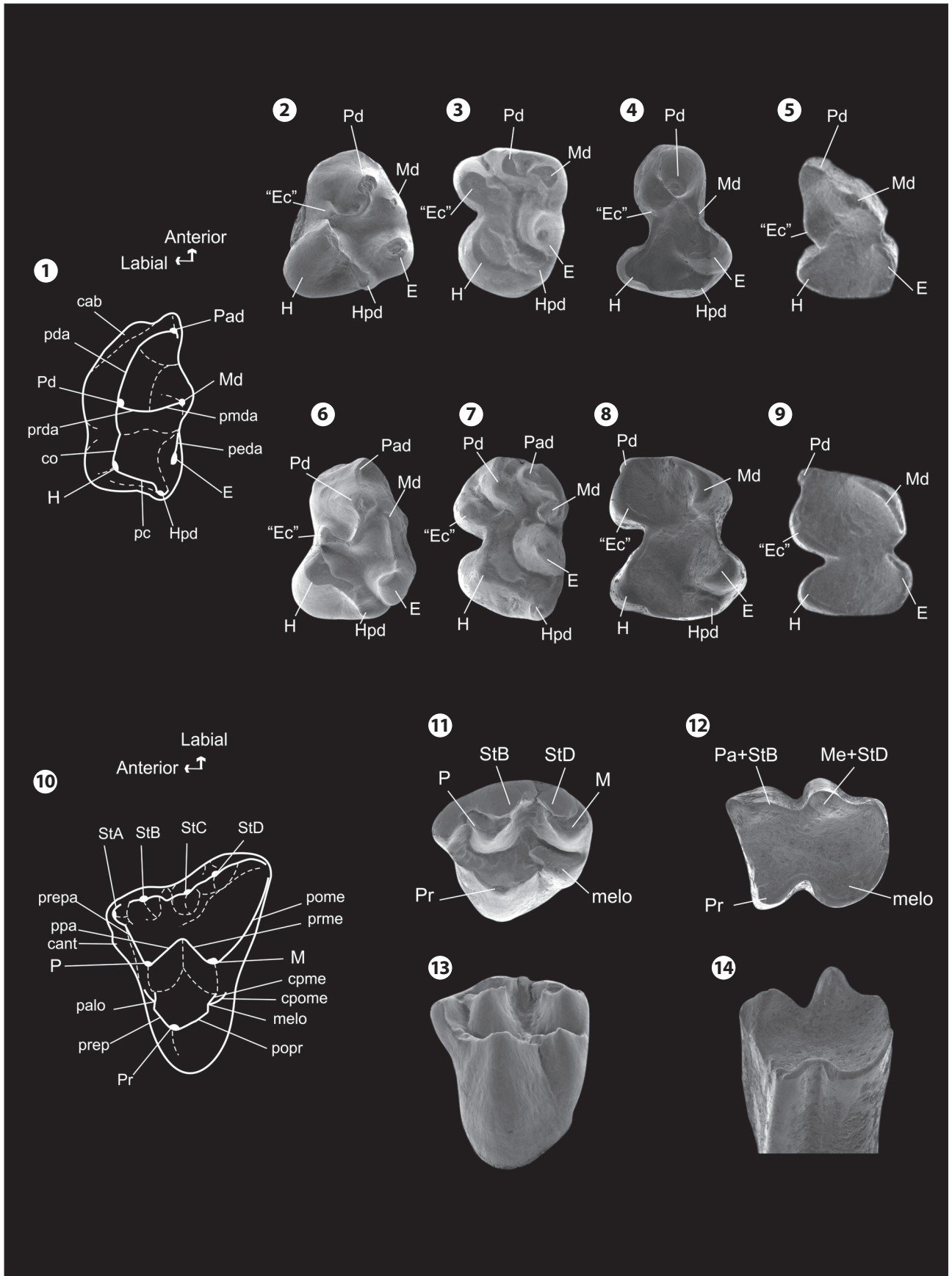
Abreviaturas institucionales. DU, Duke University, Durham, EEUU; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; MACN-A, Colección Ameghino; MACN-CH Colección Chubut; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MNHN, Muséum national d’Histoire naturelle, París, Francia; MPEF-PV, Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Sección Paleontología Vertebrados, Trelew, Argentina; UNSW, University of New South Wales, Sydney, Australia.

Abreviaturas anatómicas: C/c, dP3/dp3, I/i, M/m, caninos, tercer premolar deciduo, incisivos y molares superiores/inferiores, respectivamente; Mx/mx, molar superior/inferior de locus incierto; P/p, premolares superiores e inferiores, respectivamente; St(A–E), cúspides estilares.

HOMOLOGIAS DENTARIAS DE LOS ARGYROLAGOIDEA

Según Goin *et al.* (2010a), tanto *Praedens* como *Klohnia* podrían representar argirolagoideos generalizados, cuyos

Figura 1. 1, 10, Patrón molar plesiomorfo de Metatheria/ *plesiomorphic molar pattern of Metatheria*, 1, molar inferior/ *lower molar*, 10, molar superior/ *upper molar*; 2–9, 11–14, patrones molares representativos de Argyrolagoidea/ *representative molar patterns of Argyrolagoidea*, 2–6, m1 izquierdos en vista oclusal/ *left m1 in occlusal views*, 6–9, m2 izquierdos en vista oclusal/ *left m2 in occlusal views*, 11–12, M2 izquierdos en vista oclusal/ *left M2 in occlusal views*, 12–13, M2 izquierdos en vista lingual/ *left M2 in lingual views*. 2, 6, *Praedens aberrans*; 3, 7, 11, 13, *Klohnia major*; 4, 8, 12, 14, *Proargyrolagus bolivianus*; 5, 9, *Anargyrolagus primus*. cab, cíngulo anterobasal/ *anterobasal cingulum*; cant, cíngulo anterior/ *anterior cingulum*; co, cristida oblicua/ *cristid obliqua*; cpme, cresta premetaconular/ *premetaconular crest*; cpome, cresta postmetaconular/ *postmetaconular crest*; E, entocónido/ *entoconid*; “Ec”, ectostilido/ *ectostylid*; H, hipocónido/ *hypoconid*; Hpd, hipoconúlido/ *hypoconulid*; Md, metacónido/ *metaconid*; M, metacono/ *metacone*; melo, metacónulo/ *metaconule*; pc, postcristida/ *postcristid*; P, paracono/ *paracone*; Pad, paracónido/ *paraconid*; palo, paracónulo/ *paraconule*; Pd, protocónido/ *protoconid*; pda, paracristida/ *paracristid*; peda, pre-entocristida/ *pre-entocristid*; pmda, postmetacristida/ *postmetacristid*; ppa, postparacrista/ *postparacrista*; Pr, protocono/ *protocone*; prda, postprotocristida/ *postprotocristid*; prep, preprotocrista/ *preprotocrista*; prepa, preparacrista/ *preparacrista*; prme, premetacrista/ *premetacrista*; pome, postmetacrista/ *postmetacrista*; popr, postprotocrista/ *postprotocrista*; St, cúspide estilar/ *stylar cusp*.



molares, a diferencia de aquellos de los grupos más especializados (e.g., *Argyrolagus*), presentan un patrón de cúspides y crestas claramente homologable al del molar tribosfénico. Los autores notaron la existencia de cúspides neomórficas en los molares superiores e inferiores. En los molares inferiores de *P. aberrans* y *K. major*, una cúspide neomórfica, denominada ectostílido (Goin *et al.* 2010a), se ubica labial y posteriormente al protocónido, por delante del hipocónido. En el caso de *P. aberrans* (Fig. 1.2 y 1.6), esta cúspide se une con la cresta posterior del protocónido, i.e., la postprotocrístida. En esta especie, la postprotocrístida discurre de un modo absolutamente distinto al de la mayor parte de los Metatheria: no se dirige lingualmente hasta contactar con la postmetacrístida (i.e., la cresta que une al metacónido con la postprotocrístida, formando así la metacrístida), sino que desciende por la ladera posterior del protocónido y se orienta hacia la cara labial del diente, uniéndose con el ectostílido. Por el criterio de conectividad (Rieppel, 1994), se sugeriría que, en *Praedens aberrans*, esta cúspide labial podría tratarse del metacónido desplazado labialmente y que la cresta que une ambas cúspides corresponde a la metacrístida, pero nuestra interpretación difiere por dos motivos: (1) por detrás y lingualmente al protocónido existe una pequeña cúspide cuya ubicación coincide con la del metacónido en el molar tribosfénico generalizado; (2) existen otros casos entre los mamíferos, incluyendo metaterios, del fenómeno conocido como “conversión y captura” de crestas (*sensu* Hershkovitz, 1971) por parte de otras cúspides en molares superiores e inferiores que explicarían la morfología de *P. aberrans*. Goin (2006) corroboró parcialmente las observaciones previas de Marshall (1982) sobre la existencia de una estructura neomórfica por detrás y lingualmente al trigónido en *Caroloameghinia mater* Ameghino, 1901 (Didelphimorphia, Peradectoidea, Caroloameghiniidae). Dicha estructura fue interpretada como una cúspide y denominada “metastílido” por Marshall y “postmetaconúlido” por Hershkovitz (1971, p. 143 y fig. 17B). El “metastílido” es una pequeña cresta ubicada por delante del entocónido. En este caso, la postprotocrístida no conecta con el metacónido, sino con esta cresta. Más aún, la postmetacrístida persiste labialmente al metacónido, pero aparece claramente desconectada de la postprotocrístida. Por el contrario, esta última se extiende por detrás del metacónido hasta conectar con el “metastílido”, en realidad una cresta neomórfica (Goin, 2006, fig 1B).

En *Klohnia major*, el contacto entre el protocónido y el ectostílido es mucho menos evidente, aunque es posible apreciarlo al menos en los m2 poco desgastados (Fig. 1.3 y

1.7). Tanto en *Klohnia* como en *Epiklohnia*, esta neocúspide adquiere un tamaño considerable, al punto de formar buena parte de la esquina anterolabial del diente, especialmente en los molares más posteriores. Sobre la base de este esquema de homologías, proponemos aquí que la cúspide principal de la esquina posterolabial de los m2–m3 de *Proargyrolagus* (Fig. 1.4 y 1.8) y los argirolágidos más derivados (*Anargyrolagus* [Fig. 1.5 y 1.9], *Argyrolagus*, *Microtragulus* y *Hondalagus*; Sánchez-Villagra *et al.*, 2000) corresponde al ectostílido y no al protocónido, como fue propuesto previamente (Sánchez-Villagra y Kay, 1997; véase más abajo). En síntesis, postulamos que tanto la presencia de una cúspide neomórfica labial (el ectostílido) como el proceso de “conversión y captura” (*sensu* Hershkovitz, 1971) de la postprotocrístida constituyen rasgos característicos de los Argyrolagoidea.

En su revisión de *Proargyrolagus bolivianus*, Sánchez-Villagra y Kay (1997) identificaron las cuatro cúspides principales que integran los lóbulos anterior (trigónido) y posterior (talónido) de los molares inferiores: protocónido (labial) y metacónido (lingual), en el lóbulo anterior, e hipocónido (labial) y entocónido (lingual) en el lóbulo posterior. Nuestra hipótesis de homología difiere de esta propuesta en la interpretación de las principales estructuras del trigónido. En nuestra opinión, se identifican dos cúspides labiales, el protocónido y el ectostílido, ubicados en las esquinas anterolabial y posterolabial, respectivamente. Tal como se aprecia en los molares de *Klohnia major*, la cúspide anterior al ectostílido se corresponde con el protocónido (Fig. 1.3 y 1.7). Al respecto, vale la pena señalar que, en los propios esquemas dentarios ofrecidos por Sánchez-Villagra y Kay (1997, fig. 7B), dicha cúspide (muy pequeña e innominada por los autores) aparece por delante del ectostílido. Aún más claramente puede apreciarse el protocónido en el calco del ejemplar MNHN-Bol-V-003454 de *P. bolivianus* (el ejemplar original se perdió con posterioridad a su estudio; R. Kay, com. pers.). Otra diferencia entre nuestras observaciones y aquellas ofrecidas por estos últimos autores es que, al menos en los molares inferiores de la nueva especie aquí descrita de *Proargyrolagus*, no se aprecia una cúspide basal y anterior al metacónido, estructura homologada por Sánchez-Villagra y Kay (1997) con el paracónido.

A diferencia de *Praedens*, los molares superiores de *Klohnia* (Fig. 1.11 y 1.13) y *Epiklohnia* no muestran cúspides neomórficas (Goin *et al.*, 2010a), pudiendo establecerse las homologías respectivas sin mayores dificultades. No obstante, debe notarse que posiblemente varias de las superficies corales de estos molares están profundamente modificadas con respecto al patrón tribosfénico generalizado. En ambos,

pero sobre todo en *Epiklohnia verticalis*, es difícil precisar, por ejemplo, la extensión real de la cuenca del trígono. En efecto, la ladera labial del protocono se ubica en posición excéntrica en relación con el área basal a las laderas linguales del paracono y el metacono. Es indudable que la existencia de cúspides neomórficas en los molares inferiores tiene una correspondencia con las superficies que actúan como antagonistas oclusales en los molares superiores. Hasta tanto no se realice un análisis morfofuncional sobre la oclusión dentaria en estas especies, resultará difícil precisar la entidad de las superficies neomórficas de los molares superiores.

Al igual que en el molar inferior, el patrón molar superior de los argirolagoideos más especializados (e.g., *Proargyrolagus*; Fig. 1.12 y 1.14) puede derivarse del patrón molar existente en *Klohnia*. La esquina anterolabial está ocupada por la StA. En *Klohnia* y *Epiklohnia* se observa que tanto el paracono y la StB, por un lado, como el metacono y la StD, por el otro, están apareados y prácticamente fusionados. Por su parte, la cara lingual del diente incluye al protocono (anterior) y al metacónulo (posterior); estas cúspides están separadas por un entoflexo. En *Proargyrolagus*, *Anargyrolagus*, *Argyrolagus*, *Microtragulus* y *Hondalagus* se observan dos cúspides labiales principales que son homólogas al paracono+StB (la anterior) y al metacono+StD (la posterior), interpretación que difiere de la ofrecida por Sánchez-Villagra y Kay (1997, fig 7A).

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LOS MICROBIOTHERIIDAE

Como resultado del análisis filogenético, se obtuvo un árbol más parsimonioso (Fig. 2) de 33 pasos de largo (CI= 66 y RI= 81). Los Microbiotheria *sensu* Marshall (1987) no constituyen un agrupamiento natural. Por un lado, todos los microbioterios, excepto *Mirandatherium alipioi*, conforman un clado; por el otro, *M. alipioi* resultó el grupo hermano de *Pucadelphys andinus*. *Mirandatherium* Paula Couto, 1952, fue referido alternativamente a los Microbiotheriidae (Marshall, 1987) y a los Didelphidae (Marshall *et al.*, 1990; Oliveira, 1998). Si bien el objetivo del presente trabajo no fue testear la monofilia de los Microbiotheria, su resultado indica que *M. alipioi* no forma parte de dicho clado, y por lo tanto refuerza las hipótesis de su pertenencia a un linaje distinto (*contra* Oliveira y Goin, 2011).

Se recuperaron dos clados mayores de microbioteridos. Uno de ellos agrupa a *Dromiciops gliroides* y todas las especies de *Microbiotherium* Ameghino, 1887, excepto *M. gallegosense*. Aquí, las relaciones entre las especies permanecen ambiguas, excepto por la relación de grupos hermanos entre

M. tehuelchum y *M. praecursor*. El clado restante, parcialmente resuelto, agrupa a *Eomicrobiotherium* (*E. gaudryi*+*E. mykerum*+*E. matutinum*), *Oligobiotherium divisum*, *Microbiotherium gallegosense* y a las especies de *Clenia* y *Pachybiotherium*. Estas últimas constituyen un clado terminal (*P. minor*+*P. acclinum*+*P. illuminatum*) que tiene como grupo hermano a *Clenia minuscula*. *Clenia brevis* constituye el grupo hermano de *Clenia minuscula*+*Pachybiotherium*, por lo que *Clenia* no es un agrupamiento natural. *Microbiotherium gallegosense* y *Oligobiotherium divisum* se resuelven como sucesivos grupos hermanos del clado *C. brevis*+(*C. minuscula*+*Pachybiotherium*).

El clado de Microbiotheriidae está bien soportado por los valores absolutos y relativos del *Bremer Support* y está sustentado por ocho sinapomorfias: hipocónido de los m1–m3 bien saliente (7[1]), ausencia de cingulo posterior en los molares inferiores (13[1]), cingulo anterobasal de los molares inferiores reducido o ausente (14[1]), protoconos anchos (15[1]), paracónulos y metacónulos vestigiales a ausentes (16[1]), plataforma estilar de los M2–M3 muy reducida anterior y posteriormente (18[1]), cúspides estilares moderadamente reducidas (19[1]) y preparacrista corta, oblicua y terminando en la StA (20[1]). Dentro de este clado, las relaciones inferidas entre algunas especies no son consistentes con las hipótesis filogenéticas y clasificaciones previas (Marshall, 1982; Marshall *et al.*, 1990; Goin *et al.*, 2010a). Nuestros resultados no apoyan la sinonimia propuesta por Marshall (1982) entre *Oligobiotherium* y *Clenia* y corroboran la validez de ambos, tal como fue propuesta por Goin *et al.* (2010a). En este análisis se recuperó la monofilia de *Pachybiotherium* y *Eomicrobiotherium*, sustentando la pertenencia a *Pachybiotherium* de las especies *P. minor* y *P. illuminatum* (Goin, 1991; Goin *et al.*, 2010b) y a *Eomicrobiotherium* de las especies *E. mykerum* sp. nov. y *E. matutinum* (Goin *et al.*, 2010a). Por el contrario, en este análisis no se recuperó la monofilia de *Microbiotherium* (*sensu* Marshall, 1982). Por un lado, las especies *M. patagonicum*, *M. acicula*, *M. tehuelchum* y *M. praecursor* constituyen un clado junto a *D. gliroides*; por el otro, *M. gallegosense* se agrupa con las especies de *Oligobiotherium*, *Clenia* y *Pachybiotherium* (Fig. 2). Si bien en este trabajo *Microbiotherium* y *Dromiciops* forman un grupo natural, optamos por no innovar en la taxonomía, por lo que nos referiremos a *Dromiciops gliroides* como un taxón válido, al tiempo que referiremos, con dudas, la especie *gallegosense* a “*Microbiotherium*”. Del mismo modo, con relación al estatus taxonómico de las especies de *Clenia*, referiremos con dudas la especie *brevis* a “*Clenia*”.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Infraclase METATHERIA Huxley, 1880

Supercohorta MARSUPIALIA Gill, 1872

Cohorte AUSTRALIDELPHIA Szalay, 1982

Orden MICROBIOTHERIA Ameghino, 1889

Familia MICROBIOTHERIIDAE Ameghino, 1887

Género ***Pachybiotherium*** Ameghino, 1902

1902. *Pachybiotherium* Ameghino, p. 123; Simpson, 1932, p. 3;
Reig, 1955, p. 121; Goin, 1997, p. 188.

Especie tipo. *Pachybiotherium acclinum* Ameghino, 1902.

Especies incluidas. *P. acclinum*, *P. minor* Goin, 1997, y *P. illuminatum* Goin, Tejedor, Abello y Martin, 2010.

Distribución. Mioceno temprano–medio, América del Sur.

Diagnosis enmendada. *Pachybiotherium* se diferencia de los restantes géneros de Microbiotheria por la siguiente combinación de caracteres: rama horizontal mandibular muy alta; sobre su borde alveolar, la rama horizontal no es uniforme, sino más baja en la parte anterior, de forma que el plano alveolar de los premolares es más bajo que aquel de la serie molar; M4/m4 relativamente poco reducido respecto de los M3/m3; molares inferiores con el protocónido de los m1–m2 inclinado lingualmente y el hipocónido de los m1–m3 poco saliente; protocono muy ancho anteroposteriormente en los M1–M3.

Emended diagnosis. *Pachybiotherium* differs from other Microbiotheria in the following combination of characters: very high

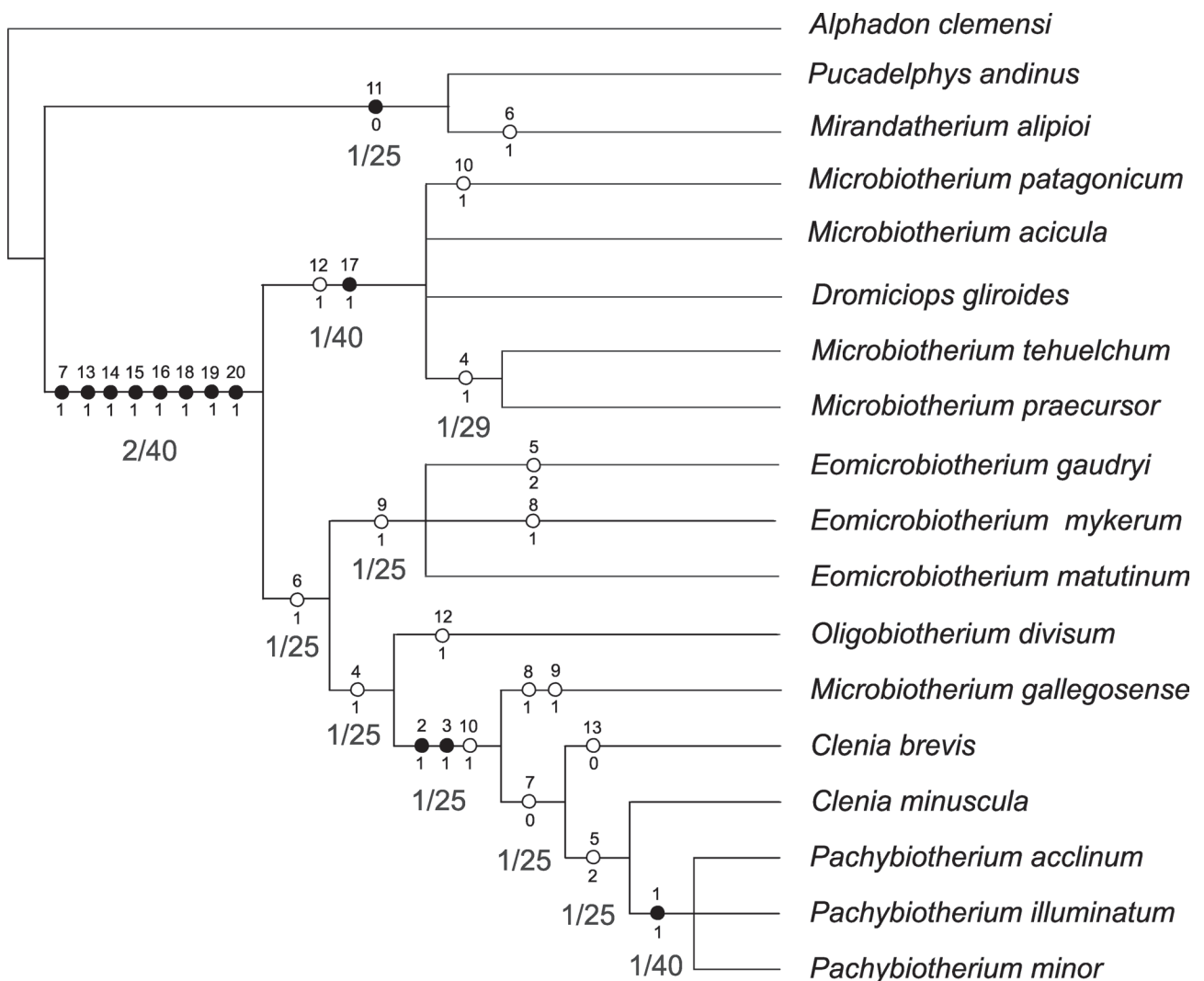


Figura 2. Árbol filogenético de Microbiotheriidae (largo= 33) obtenido a partir del análisis de parsimonia. En los nodos se indican las sinapomorfias no ambiguas; los círculos negros representan sinapomorfias no homoplásticas, los círculos blancos sinapomorfias homoplásticas y los números encima y debajo de cada una indican los números de carácter y estado, respectivamente. Debajo de los nodos se indican los valores de soporte de Bremer absoluto y relativo/ phylogeny of Microbiotheriidae. Single most parsimonious tree (length = 33) resulting from parsimony analysis. For each node the list of the non-ambiguous synapomorphies is given; black circles represent non-homoplasious synapomorphies, open circles homoplasious synapomorphies, and numbers above and below circles represent character number and character state, respectively. Absolute and relative Bremer support values are indicated below each node.

horizontal ramus; on its alveolar edge, the horizontal ramus decreases sharply in height in the anterior portion, in such a way that the premolar alveolar series is at a lower level than the molar one; M4/m4 only slightly reduced in relation to M3/m3; lingually inclined protoconid of m1–m2; hipoconid in m1–m3 not labially salient; protocone of M1–M3 very wide anteroposteriorly.

Comentarios. Marshall (1982) refirió originalmente *Pachybiotherium* a los Didelphidae, al igual que las especies casamayorenses *Eomicrobiotherium gaudryi* (Simpson, 1964) y *E. gutierrezii* (Del Corro, 1977). Posteriormente, Reig *et al.* (1987) incluyeron a *Pachybiotherium* entre los didélfidos calurominos, considerando a *Eomicrobiotherium* como un Didelphoidea *incertae sedis*. En el mismo año, sin embargo, Marshall (1987) incluyó a *Pachybiotherium* y a *Eomicrobiotherium*, junto con *Dromiciops*, *Microbiotherium* y *Mirandatherium*, entre los Microbiotheriidae, Superfamilia Microbiotherioidea, Suborden Didelphimorphia. Marshall *et al.* (1990; ver también Goin, 1991) también refirieron todos estos géneros a la Familia Microbiotheriidae, aunque esta vez en el Orden Microbiotheria, Cohorte Australidelphia, criterio seguido en este trabajo.

***Pachybiotherium acclinum* Ameghino, 1902**

1902. *Pachybiotherium acclinum* Ameghino, p. 123; Reig 1955, p. 125.

1953. *Microbiotherium acclinum* Ringuelet, p. 277.

Holotipo. Fragmento mandibular izquierdo con el alvéolo del canino, raíces del p1 y m2, raíz anterior y parte del alvéolo posterior del m4 y los p2, p3, m1 y m3 completos; MACN-A 52-370a.

Material referido. Fragmento mandibular derecho con los alvéolos del p1 y p2–m3 completos, MLP 82-V-2-111; fragmento mandibular derecho con los alvéolos de los i1–p3 y los m1–m3 completos, MLP 92-X-10-10; fragmento mandibular izquierdo con p3–m1 y raíces de los m2–m3, MPEF-PV 551; mandíbula izquierda completa con el alvéolo del canino, raíces de los p1–p3, m1–m2 completos y raíces de los m3–m4, MPEF-PV 6534.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Barranca Sur del lago Colhue Huapi (Departamento Sarmiento, Provincia de Chubut, Argentina). Formación Sarmiento, Miembro Colhue Huapi. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Medidas. Se detallan en el Apéndice 2 (Archivo Suplementario en línea).

Diagnosis enmendada. Se diferencia de las otras dos especies del género por el menor tamaño del entocónido; de *P. illuminatum*, por la mayor separación entre el hipoconúlido y el entocónido, y por la posición más vertical del protocóni-

do; de *P. minor*, por su altura mandibular proporcionalmente menor, la posición menos retrasada del metacónido respecto del protocónido y la mayor gracilidad del hipoconúlido.

Emended diagnosis. Differs from other species of the genus in its smaller entoconid; from *P. illuminatum* by having hypocönulid and entoconid more distant from each other, and more vertical protoconid; from *P. minor* in its relatively shallower mandible, metaconid less posteriorly placed with respect to protoconid, and its more gracile hypocönulid.

Descripción. El ejemplar MLP 92-X-10-10 muestra su porción distal bien preservada. El cuerpo mandibular por debajo del p3 presenta algún tipo de patología ósea (Marshall, 1978, p.12). Se aprecia una escasa profundidad en las caras lingual y posterior del alvéolo del canino, las cuales son fuertemente trabeculadas y rugosas, posiblemente como resultado de un crecimiento anómalo del tejido esponjoso mandibular. El foramen mentoniano anterior es muy grande y se ubica por debajo del p2, mientras que el posterior es más pequeño y abre por debajo del m1. En los ejemplares MLP 92-X-10-10, MLP 82-V-2-111 y MPEF-PV 6534 que han preservado los alvéolos y/o dientes de la serie p1–p3, se pueden observar dos rasgos distintivos de *P. acclinum*: el p3 es mucho más grande que los p1–p2 y la implantación del p1 es claramente oblicua, con la raíz posterior ubicada lingualmente respecto de la raíz anterior. La morfología de los molares preservados en los ejemplares estudiados concuerda con la del holotipo: paracónidos muy reducidos y, en los m2–m4, bien comprimidos anteroposteriormente; cóngulo anterobasal ausente; protocónido con la cúspide no estrictamente vertical, sino algo inclinada lingualmente; metacónido de los m1–m4 implantado algo posteriormente con respecto al protocónido; talónidos amplios, pero con el hipocónido poco saliente. En todos los ejemplares observados, incluyendo el holotipo, la hilera dentaria en vista oclusal es arqueada, mostrando un leve ángulo entre la serie de los premolares y la de los molares.

Comentarios. Un detalle peculiar de la morfología mandibular de *Pachybiotherium* y otros microbiotéridos (véase más abajo) es que las series premolar y molar no se orientan en el mismo plano alveolar, sino que los molares se ubican por encima del plano de implantación de los premolares. En otras palabras, el borde alveolar de la rama horizontal no es recto sino que desciende abruptamente, inmediatamente por delante del m1. Este rasgo no es exclusivo de *Pachybiotherium*, siendo compartido por *Clenia minuscula* y “*Microbiotherium*” *gallegosense*. Ahora bien, en tres de los seis ejemplares de *Pachybiotherium* estudiados (MPEF-PV 6534, MLP 82-V-2-111 y MLP 92-X-10-10), dicha diferencia de altura es

mucho más notoria que en los restantes (MPEF-PV 5839, MPEF-PV 551 y el holotipo MACN-A 52-370a). La manifestación de este carácter (afinamiento mandibular anterior más o menos abrupto) parece correlacionarse con el largo relativo del rostro (longitud entre el m1 y el canino). En los dos ejemplares con afinamiento mandibular pronunciado, puede apreciarse que la distancia entre el extremo anterior del m1 y, al menos, el borde alveolar posterior del canino es claramente mayor que en los ejemplares con afinamiento mandibular menos notorio. En nuestra opinión, la identidad en la morfología dentaria de estos especímenes asegura la pertenencia de todos ellos a una misma especie, obedeciendo más probablemente estas diferencias en la implantación de la serie yugal a variabilidad intraespecífica, probablemente vinculada con la edad o el sexo. Otros rasgos que muestran cierta variabilidad entre los especímenes referidos a *P. acclinum* son: el tamaño relativamente pequeño de los molares en el ejemplar MLP 92-X-10-10; el menor ancho relativo del trigónido del m1 y la mayor proyección labial de los hipoconúidos de los m1–m3 en los especímenes MLP 92-X-10-10 y MLP 82-V-2-111; y la ubicación más distante de los hipoconúidos respecto de los entocónidos de los m1–m2, ocupando una posición más central en los talónidos en el ejemplar MLP 92-X-10-10.

La persistencia del área incisiva, incluyendo alvéolos y/o raíces de los i2–i5, en MLP 92-X-10-10 y en el ejemplar asignado a *Pachybiotherium* sp., MPEF-PV 5676 b, permite confirmar un rasgo único de los Microbiotheriidae entre los metaterios “poliprotodontes”: la ausencia de un i3 sobremontado. Al igual que ocurre en *Dromiciops gliroides*, la única especie viviente del Orden Microbiotheria, el segundo incisivo inferior (i3 de la nomenclatura de Hershkovitz, 1982) está alineado con los restantes dientes de la serie; esto es, no existe un puente o trabécula ósea bucal entre el i2 y el i4 que indique una implantación más lingual del i3. Tanto los alvéolos (MPEF-PV 5676 b) como los alvéolos y raíces (MLP 92-X-10-10) de los especímenes de *Pachybiotherium* muestran no sólo un perfecto alineamiento, sino una morfología similar: las raíces están comprimidas mesiodistalmente, por lo que su diámetro buco-lingual es mucho mayor.

***Pachybiotherium* cf. *P. acclinum* Ameghino, 1902**

Material referido. Fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los i2–p2, MPEF-PV 5676b; fragmento mandibular derecho sin dientes, MPEF-PV 5839.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Barranca Sur del lago Colhue Huapi (Departamento de Sarmiento, Provin-

cia de Chubut, Argentina). Formación Sarmiento, Miembro Colhue Huapi. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Descripción y comentarios. El ejemplar MPEF-PV 5676 b consiste en un resto mandibular edéntulo cuyos rasgos generales coinciden con los de *Pachybiotherium acclinum*. Según puede observarse en los alvéolos de la serie incisiva, el segundo incisivo inferior no estaba sobremontado; asimismo, la sínfisis mandibular es corta, llegando posteriormente hasta un punto por debajo de la raíz posterior del p2; ambos caracteres confirman la pertenencia de este ejemplar a los Microbiotheriidae. Su tamaño y la morfología alveolar coinciden con otros ejemplares de *P. acclinum*; la altura del cuerpo mandibular, sin embargo, es menor que en ellos. Asimismo, a juzgar por el alvéolo del canino, este diente no era de implantación subvertical, sino algo procumbente, lo que también lo diferencia de los ejemplares conocidos de *P. acclinum*. Tanto la altura del cuerpo mandibular como la semi-procumbencia del canino inferior podrían deberse a que este ejemplar corresponde a un individuo subadulto.

Género *Clenia* Ameghino, 1904

1904. *Clenia* Ameghino, p. 260; Ringuelet, 1953, p. 281.

1906. *Clenialites* Ameghino, p. 422.

1953. *Microbiotherium* Ringuelet, p. 277.

Especie tipo. *Clenia minuscula* Ameghino, 1904

Especies incluidas. La especie tipo solamente (véanse los comentarios a *C. minuscula* más abajo).

Distribución. Patagonia central, Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Diagnosís. Como la de la especie tipo.

***Clenia minuscula* Ameghino, 1904**

Figura 3.1–6

1904. *Clenia minuscula* Ameghino, p. 260; Ringuelet 1953: p. 281.

1906. *Clenialites minusculus* Ameghino, p. 422, fig. 315; Ameghino 1907, fig. 1.

1955. *Oligobiotherium divisum* Reig, p. 121.

1982. *Microbiotherium divisum* Marshall, p. 22.

Holotipo. Un fragmento mandibular izquierdo con los m1–m2, MACN-A 52-381.

Material referido. Fragmento mandibular izquierdo con el p2, MLP 82-V-2-88; fragmento mandibular derecho con m2–m3, MLP 83-III-I-204b; fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los p3 y m1 completo, MPEF-PV 4746; fragmento mandibular izquierdo con p3–m2, MPEF-PV 4750; fragmento mandibular derecho sin dientes, MPEF-PV 4751; fragmento mandibular izquierdo con

p3-m1, MPEF-PV 5677; fragmento mandibular derecho con el m4, MPEF-PV 5859; fragmento mandibular izquierdo con alvéolos y raíces de los p1–p3 y m4 y los m1–m3 completos (Fig. 3.1–2), MPEF-PV 6017; m1 izquierdo, MPEF-PV 4738; m1 izquierdo, MPEF-PV 4747; m1 izquierdo, MPEF-PV 4748; m1 izquierdo, MPEF-PV 4749; m1 izquierdo, MPEF-PV 4933; m1 derecho, MPEF-PV 4968; m1 izquierdo, MPEF-PV 6023; m2 derecho, MPEF-PV 4743; m2 izquierdo, MPEF-PV 4744; m2 izquierdo, MPEF-PV 4745; m2 izquierdo, MPEF-PV 4965; m2 izquierdo, MPEF-PV 4998; m3 izquierdo, MPEF-PV 4935; m3 izquierdo, MPEF-PV 4937; m3 derecho, MPEF-PV 4742; m3 derecho incompleto, MPEF-PV 4957; m3 izquierdo, MPEF-PV 5285; m4 derecho, MPEF-PV 4942; fragmento de maxilar izquierdo con P3–M1 (Fig. 3.3–4), MPEF-PV 4912; M1 derecho, MPEF-PV 4914; M1 derecho incompleto, MPEF-PV 4955; M2 izquierdo, MPEF-PV 4915; M2 izquierdo (Fig. 3.5–6), MPEF-PV 4974; M3 izquierdo, MPEF-PV 4916; MPEF-PV 6028, M3 izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Barranca Sur del lago Colhue Huapi (Departamento Sarmiento, Provincia de Chubut, Argentina). Formación Sarmiento, Miembro Colhue Huapi. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense). Los ejemplares MPEF-PV 4750, MPEF-PV 4748, MPEF-PV 4749, MPEF-PV 4743, MPEF-PV 4742, MPEF-PV 4744, MPEF-PV 4738, MPEF-PV 4747, MPEF-PV 4751, MPEF-PV 4746 y MPEF-PV 4745 proceden del “nivel C”; los ejemplares MPEF-PV 4942, MPEF-PV 4937, MPEF-PV 4935, MPEF-PV 4933, MPEF-PV 4926, MPEF-PV 4915, MPEF-PV 4914 y MPEF-PV 4912 proceden del “nivel C Gris”; el ejemplar MPEF-PV 4974 procede del “nivel ‘B’”; el ejemplar MPEF-PV 4998 procede de “Mono 2”, el ejemplar MPEF-PV 5285 del nivel “Mono Oeste Superficial” y los ejemplares MPEF-PV 4968, MPEF-PV 4965, MPEF-PV 4957 y MPEF-PV 4955 proceden de “Mono Este Superficial”. El resto de los ejemplares aquí referidos no tiene una procedencia específica más allá del Miembro Colhue Huapi.

Medidas. Se detallan en el Apéndice 2 (Archivo Suplementario en línea).

Diagnosis enmendada. *Clenia minuscula* se diferencia de los restantes Microbiotheria por la siguiente combinación de caracteres: protocónido de los m1–m2 inclinado lingualmente; hipocónido de los m1–m3 poco saliente; paracónido de los m1–m2 comprimido anteroposteriormente; rama horizontal mandibular baja; escasa diferencia de tamaño entre los M3/m3 y M4/m4; postcrístida de los m1–m2 orientada perpendicularmente al eje dentario.

Emended diagnosis. *Differs from other Microbiotheria in the following combination of characters: lingually inclined protocónid in m1–m2; hypoconid of m1–m3 slightly salient labially; paraconid of m1–m2 antero-posteriorly compressed; horizontal ramus proportionally low; only slight difference in size between M/m3 and M/m 4, postcrístid of m1–m2 transversely oriented with respect to the dental axis.*

Descripción. El ejemplar MLP 82-V-2-88 ha preservado la región incisiva del cuerpo mandibular; al igual que en *Pachybiotherium*, esta es proporcionalmente más corta que en otros Microbiotheriidae, si bien los alvéolos de los i1–i4 son de sección más subcircular que en los de aquel género (*i.e.*, más comprimidos anteroposteriormente). El alvéolo del i4, parcialmente preservado, sugiere que el i4 era un tercio más pequeño que los i1–i3. Si bien comparte una morfología general similar a la de otros miembros de esta familia, en el p2 del ejemplar MLP 82-V-2-88, la cresta anterior no desciende abruptamente, sino que se dispone de forma casi subhorizontal. A juzgar por sus alvéolos preservados, el p3 era claramente más grande que el p2. Los premolares se disponen casi sin diastemas entre sí, aunque parece existir una pequeña separación entre el p3 y el m1 en el ejemplar MPEF-PV 6017. Los molares inferiores tienen un aspecto general similar a los de *Pachybiotherium*, sobre todo en su mitad posterior; el carácter muy poco saliente de los hipocónidos hace que los talónidos adquieran un aspecto subcuadrangular en vista oclusal. Como en el resto de los microbiotéridos, los hipocónidos son menos salientes en los molares posteriores que en los anteriores, por lo que en el m3, por ejemplo, el talónido parece aún más rectangular que el del m1. En los m1–m3, el paracónido está bien comprimido en sentido anteroposterior. El hipoconúlido no está particularmente alejado del entocónido, como ocurre en “*Microbiotherium gallegosense*”, *Eomicrobiotherium* y, en menor medida, en algunos ejemplares de *Pachybiotherium acclinum*.

Los molares superiores MPEF-PV 4915, MPEF-PV 4974 y MPEF-PV 4916 tienen protoconos muy anchos (*i.e.*, su diámetro anteroposterior es casi el mismo que el diámetro labiolingual), más que en cualquier otro microbiotérido colhuehuapense, y delimitan cuencas del trigono muy amplias. *Pachybiotherium illuminatum*, del “Pinturense” de la Provincia de Santa Cruz, también se caracteriza por poseer protoconos muy anchos (Goin *et al.*, 2010b). Tanto el paracónulo como el metacónulo, aunque reducidos, están presentes, siendo el metacónulo de mayor tamaño. En el M2, la plataforma estilar está menos desarrollada que en *Oligobiotherium*, siendo las cúspides estilares menos notorias. Las

laderas posterolabial del paracono y anterolabial del metacno son abruptas y delimitan hacia el centro de la plataforma estilar un área de contorno subtriangular y relativamente plana, rasgo que distingue a los molares superiores de *Clenia* de los de otros microbiotheríidos. Los M2 y M3 son similares y se diferencian por la postmetacrista más corta del M3. Comparado con *Oligobiotherium*, las cúspides estilares están algo más desarrolladas, en especial la StB.

Comentarios. Los nuevos materiales permiten reevaluar el concepto de *Clenia minuscula*, previamente conocida sólo a través de su holotipo. Siguiendo a Ringuet (1953) y Reig (1955), Marshall (1982, p. 22) sinonimizó a *Clenia minuscula* con *Oligobiotherium divisum* y a ambos géneros con *Microbiotherium* (Marshall, 1982, p. 11). Con el beneficio de una muestra mucho mayor, queda claro que *Clenia minuscula* es una especie válida y distinta de *Oligobiotherium divisum*. Por otra parte, los resultados del análisis filogenético no apoyan las hipótesis que sostenían la pertenencia de *Clenia minuscula* a *Microbiotherium* o a *Oligobiotherium* (ver los resultados y la discusión del análisis filogenético). Por el contrario, se desprende la condición de grupos hermanos entre *Clenia minuscula* y *Pachybiotherium*, compartiendo el protocónido de los molares inferiores inclinado (arqueado) lingualmente en los m1–m2. Si bien el cuerpo mandibular de *Clenia minuscula* es relativamente alto en relación al resto de los Microbiotheriidae, no alcanza la altura relativa de las especies de *Pachybiotherium* (Tabla 1 en el Apéndice 1, Archivo Suplementario en línea), por lo que revalidamos a *Clenia* como género válido de los Microbiotheriidae.

Género *Oligobiotherium* Ameghino, 1902

1902. *Oligobiotherium* Ameghino, p. 124.
1932. *Microbiotherium* Simpson, p.2; Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 387; Marshall, 1982, p. 22.
1953. *Microbiotheridion* Ringuet, p. 280.
1971. ?*Microbiotherium* Pascual y Odreman Rivas, p. 387.

Especie tipo. *Oligobiotherium divisum* Ameghino, 1902.

Especies incluidas. La especie tipo solamente.

Distribución. Patagonia central, Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Diagnosis. Como la de la especie tipo.

Oligobiotherium divisum Ameghino, 1902

Figura 3.7–10

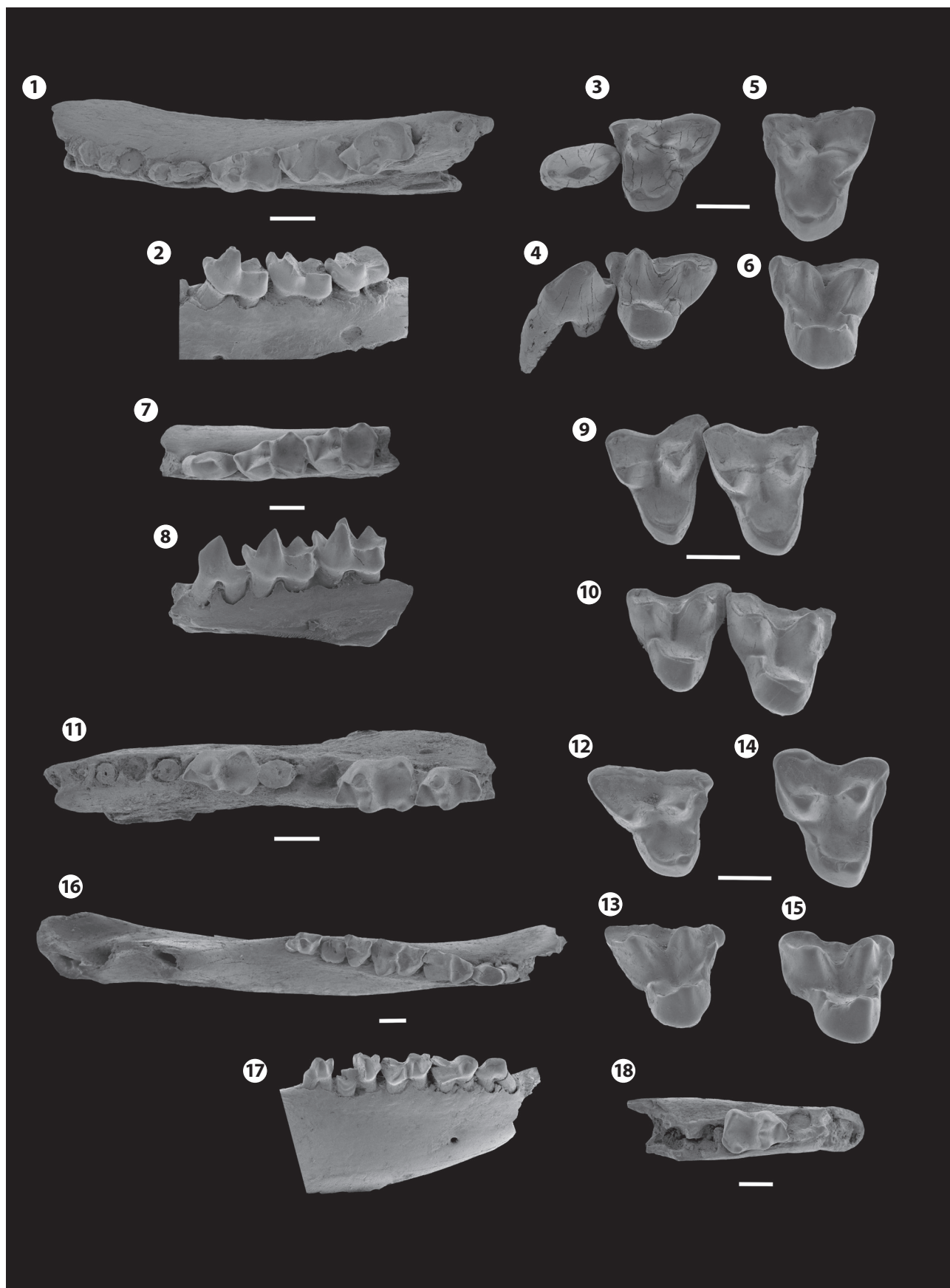
1902. *Oligobiotherium divisus* (sic) Ameghino, p. 124; Ringuet, 1953, p. 268.
1930. *Oligobiotherium divisum* Simpson, p. 36; Reig, 1955, p. 121.
1932. *Microbiotherium hernandezi* Simpson, p. 2; Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 387.
1953. *Microbiotheridion hernandezi* Ringuet, p. 280; Reig, 1955, p. 152.
1971. ?*Microbiotherium divisus* (sic) Pascual y Odreman Rivas, p. 387.
1982. *Microbiotherium divisum* Marshall, p. 22.

Holotipo. Fragmento mandibular izquierdo con la raíz posterior del m2, m3 sin el metacónido y el entocónido y raíces del m4, MACN-A 52-374.

Material referido. Fragmento mandibular izquierdo con alvéolos del i2–p3 y m1 completo, MLP 83-III-I-204a; fragmento mandibular izquierdo con p3–m2 (Fig. 3.7–8), MLP 92-X-10-1; fragmento mandibular derecho con m2, MPEF-PV 4962; fragmento mandibular derecho con m1, MPEF-PV 4989; m1 derecho, MPEF-PV 4741; m1 izquierdo, MPEF-PV 4931; m1 izquierdo, MPEF-PV 4940; m1 izquierdo, MPEF-PV 5284; m2 izquierdo, MPEF-PV 4739; m2 izquierdo, MPEF-PV 4934; m2 izquierdo, MPEF-PV 4943; m2 izquierdo, MPEF-PV 4961; m3 derecho, MPEF-PV 4932; m3 derecho, MPEF-PV 4938; m3 izquierdo, MPEF-PV 4963; m4 derecho, MPEF-PV 4930; m4 derecho, MPEF-PV 5281; fragmento de maxilar derecho con M2–M3 (Fig. 3.9–10), MPEF-PV 5661; fragmento maxilar derecho con M3–M4, MPEF-PV 6026; M1 derecho, MPEF-PV 4737; M1 derecho, MPEF-PV 4919; M1 derecho, MPEF-PV 4920; M1 derecho, MPEF-PV 4971; M1 izquierdo, MPEF-PV 4975; M2 izquierdo, MPEF-PV 4736; M2 derecho, MPEF-PV 5282; M2 izquierdo, MPEF-PV 5283; M3 derecho, MPEF-PV 4918; M3 izquierdo, MPEF-PV 4922.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Gran Barranca, Puesto Almendra (Departamento Sarmiento, Provincia

Figura 3. 1–6, *Clenia minuscula*, 1–2, MPEF-PV 6017, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de los p1–p3 y m4 y los m1–m3 completos en vistas oclusal y labial/ *left mandibular fragment with p1–p3 and m4 alveolus, and complete m1–m3 in occlusal and labial views*, **3–4**, MPEF-PV 4912, fragmento de maxilar izquierdo con P3–M1 en vistas oclusal y lingual/ *left maxillary fragment with P3–M1 in occlusal and lingual views*, **5–6**, MPEF-PV 4974, M2 izquierdo en vistas oclusal y lingual/ *left M2 in occlusal and lingual views*; **7–10, *Oligobiotherium divisum*, 7–8**, MLP 92-X-10-15, fragmento mandibular izquierdo con p3–m2 en vistas oclusal y labial/ *left mandibular fragment with p3–m2 in occlusal and labial views*, **9–10**, MPEF-PV 5661, fragmento de maxilar derecho con M2–M3 en vistas oclusal y oclusolingual/ *right maxillary fragment with M2–M3 in occlusal and occluso-lingual views*; **11–15, *Eomicrobiotherium mikerum*, 11**, MPEF-PV 5658, fragmento mandibular derecho con raíces de los p2–p3, m1 entero, raíces del m2 y m3–m4 enteros en vista oclusal/ *right mandibular fragment with p2–p3 roots, complete m1, m2 roots, and complete m3–m4 in occlusal view*; **12–13**, MPEF-PV 4732, M1 derecho en vistas oclusal (12) y lingual (13)/ *right M1 in occlusal (12) and lingual (13) views*; **14–15**, MPEF-PV 4972, M2 derecho en vistas oclusal y lingual/ *right M2 in occlusal and lingual views*; **16–17, *Microbiotherium* sp., MLP 77-VI-13-13**, fragmento mandibular derecho con p3–m4 en vistas oclusal y labial/ *right mandibular fragment with p3–m4 in occlusal and labial views*; **18**, MPEF-PV 5302, fragmento mandibular izquierdo con m2 y alvéolos del m3 en vista oclusal/ *left mandibular fragment with complete m2 and m3 alveolus in occlusal view*. Escala/ *scale* = 1 mm.



de Chubut, Argentina). Formación Sarmiento, Miembro Colhue Huapi. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense). Los ejemplares MPEF-PV 4741, MPEF-PV 4739, MPEF-PV 4737 y MPEF-PV 4736 provienen del “nivel C”; los ejemplares MPEF-PV 4943, MPEF-PV 4940, MPEF-PV 4938, MPEF-PV 4934, MPEF-PV 4932, MPEF-PV 4931, MPEF-PV 4930, MPEF-PV 4922, MPEF-PV 4920, MPEF-PV 4919 y MPEF-PV 4918 proceden del “nivel C Gris”; los ejemplares MPEF-PV 4989, MPEF-PV 4975, MPEF-PV 4971 proceden del “nivel B”, los ejemplares MPEF-PV 5284, MPEF-PV 5283 y MPEF-PV 5282 proceden del nivel “Mono Oeste Superficial” y los ejemplares MPEF-PV 4961, MPEF-PV 4962 y MPEF-PV 4963 de “Mono Este Superficial”. El resto de los ejemplares aquí referidos no tiene una procedencia específica más allá de su exhumación en el Miembro Colhue Huapi.

Medidas. Se detallan en el Apéndice 2 (Archivo Suplementario en línea).

Diagnosis enmendada. *Oligobiotherium divisum* se diferencia de los restantes Microbiotheria por la siguiente combinación de caracteres: m4 reducido en relación al m3, canino inferior de implantación subvertical; rama horizontal mandibular baja, sin diferencia de altura entre los planos alveolares de premolares y molares; p2 alineado con la serie p3–m4; paracónidos de los m1–m2 sin compresión anteroposterior; protocónido del m1 inclinado lingualmente y vertical en el m2; postcrístida de los m1–m2 perpendicular al eje anteroposterior de los molares y metacónido bien retrasado respecto del protocónido en los m1–m2.

Emended diagnosis. *Oligobiotherium divisum* differs from other Microbiotheria by the following combination of features: m4 reduced in relation to m3, lower canine subvertical, horizontal ramus low; the alveolar edge is even at the p3–m1 boundary (i.e., alveolar plane without height difference between premolars and molars); p2 aligned with p3–m4 series; paracónids in m1–m2 not compressed antero-posteriorly; protoconid in m1 lingually bended, while that of m2 vertical; postcristid of m1–m2 transverse to the molar axis; metaconid posterior to the protoconid in m1–m2.

Descripción. El dentario más completo de *O. divisum* es el MLP 83-III-I-204a; presenta los alvéolos de los i2–i4 subiguales entre sí, excepto el más anterior que, si bien mantiene el mismo ancho, es algo más corto que los posteriores. A juzgar por su alvéolo, el canino era de tamaño apenas moderado, de sección subcircular y estaba implantado verticalmente. El p1 se implanta algo oblicuamente en la serie yugal al igual que el p2, en menor medida. Las raíces del p3 se disponen en forma

paralela al eje dentario. El p3 es el mayor de los premolares. Según se aprecia en el borde ventral mandibular por debajo del canino, la rama horizontal mandibular era relativamente baja. El foramen mentoniano anterior se ubica por debajo de la raíz anterior del p1; un segundo foramen, algo menor, aparece por debajo de la raíz posterior del m1. El p3 es de sección suboval y está bien comprimido en sentido labiolingual, presenta una única cúspide central de la cual parten dos crestas cortantes: una anterior y una posterior. La cresta posterior no corre exactamente por la mitad de la ladera posterior del diente, sino que lo hace algo labialmente a ésta, delimitando en la base una pequeña cuenca sin cúspide aparente. Los molares inferiores son alargados y de aspecto relativamente grácil. Los m1–m3 se caracterizan por la escasa compresión anteroposterior del paracónido, el carácter saliente del hipocónido y por presentar el metacónido del m1 relativamente pequeño y algo desplazado posteriormente. La reducción del m4 es menos notoria que en *Microbiotherium*. Como en otros microbiotéridos, los cúngulos anterobasales son vestigiales o ausentes.

Varios especímenes pertenecientes a la dentición superior se refieren aquí a *Oligobiotherium divisum*. Todos concuerdan en tamaño con los dientes inferiores asignados a *O. divisum*, así como también con la morfología inferida a partir de la dentición inferior. Los rasgos más salientes de la dentición superior son: el largo de los dientes disminuye visiblemente del M1 al M3; si bien el M4 está reducido con respecto al M3, dicha reducción es menor que en *M. tehuelchum* y mucho menor que en *M. patagonicum* y *Dromiciops*. Los protoconos de los M1–M3 son relativamente anchos y, comparados con *M. tehuelchum*, sus cúspides son menos excéntricas. En el M2 es posible distinguir las cuatro cúspides estilares: StA grande y ocupando toda la esquina parastilar del diente; StB muy pequeña y labial al paracono; StC comprimida labiolingualmente, dividida en dos cúspulas de menor tamaño que la StB; posterior a esta cúspide se desarrolla una cresta que llega casi hasta la base de la StD; y StD poco comprimida labiolingualmente y con la base más grande que las dos anteriores. Como en otros microbiotéridos, la preparacrista se dirige a la StA, el paracono y el metacono son subiguales en altura, la postmetacrista se reduce progresivamente del M1 al M3 (estando en los M3 orientada más perpendicularmente que en los dientes anteriores) y el paracónulo y el metacónulo están poco desarrollados (si bien el metacónulo es algo más grande que el paracónulo). En el M3, las cúspides estilares son menos visibles, desarrollándose un esbozo de repisa o cresta muy baja casi ininterrumpida a lo largo de la cara labial del diente. En el M4, el metacono está presente

y es más desarrollado que en otros microbiotéridos, lo cual le otorga al diente un aspecto subtriangular. En los M1–M3 los ectoflexos son más pronunciados que en *M. tehuelchum*, alcanzando un desarrollo similar a los de *Dromiciops*.

Concordantemente con el carácter relativamente saliente de los hipocónidos de los molares inferiores, el alargamiento labiolingual del protocono en los M1–M3 sugiere un mayor componente masticatorio ectental de *Oligobiotherium* con respecto a formas de tamaño similar como *Clenia*, *Microbiotherium* o *Dromiciops*.

Comentarios. Marshall (1982, p. 25–26) resumió consideraciones previas de Reig (1955) sobre *Oligobiotherium divisum* y concordó con él en sinonimizar a *O. divisum*, *Clenia minuscula* y *Microbiotherium hernandezi* en una única especie, *M. divisum*. Nosotros concordamos en la identidad específica de *M. hernandezi* y *O. divisum*, no así en su coespecificidad con *Clenia minuscula* (ver más arriba). A pesar de su carácter sumamente fragmentario, el holotipo de *O. divisum* (MACN-A 52-374) comparte con el holotipo de *M. hernandezi* (AMNH 29664) tres de sus rasgos distintivos: hipocónidos salientes, paracónidos no comprimidos anteroposteriormente y m4 reducido pero no vestigial con respecto al m3. Los ejemplares aquí referidos a *O. divisum* también concuerdan con ambos holotipos en estos y otros rasgos visibles en el AMNH 29664: moderado desarrollo del canino, tamaño relativo e implantación de los premolares, compresión lateral del p3, metacónido (sobre todo en el m1) bien desplazado posteriormente. En síntesis, *M. hernandezi* es un sinónimo junior de *Oligobiotherium divisum*.

Género *Eomicrobiotherium* Marshall, 1982

1964. ?*Coona* Simpson, p. 7; Simpson, 1967, p. 7.

1977. *Microbiotherium* Del Corro, p. 32.

Especie tipo. *Eomicrobiotherium gaudryi* (Simpson, 1964).

Especies incluidas. La especie tipo, *E. matutinum* Goin, Abello y Chornogubsky, 2010 y *E. mykerum* sp. nov.

Distribución. Eoceno tardío (Edad mamífero Casamayorensis)—Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense); Patagonia central.

Diagnosis enmendada. *Eomicrobiotherium* se diferencia de los restantes géneros de Microbiotheria por la siguiente combinación de caracteres: postcrístida de los m1–m2 oblicua respecto del eje anteroposterior de los molares; plano alveolar continuo en el límite p3–m1; rama mandibular horizontal baja; metacónido bien retrasado respecto del protocónido en los m1–m2; y paracónido de los m1–m2 no comprimido anteroposteriormente.

Emended diagnosis. *Eomicrobiotherium* differs from other *Microbiotheria* in the following combination of features: postcristid of m1–m2 obliquely set with respect to the dental axis; alveolar edge even at the p3–m1 boundary; low horizontal ramus; metaconid quite posteriorly placed with respect to the protoconid in m1–m2; and paraconid of m1–m2 not compressed anteroposteriorly.

Eomicrobiotherium mykerum sp. nov.

Figura 3.11–15

Etimología. *Mykerum*, del griego *mykeros*, “almendra”, por Puesto Almendra (Barranca Sur del Lago Colhue Huapi), localidad tipo de la nueva especie.

Holotipo. Fragmento mandibular derecho con raíces de los p2–p3, m1 completo, raíces del m2 y m3–m4 completos, MPEF-PV 5658 (Fig. 3.11).

Material referido. Fragmento mandibular izquierdo con las raíces de los m2–m3 y el m4 completo, MPEF-PV 5292; m1 izquierdo, MPEF-PV 4944; m1 derecho, MPEF-PV 4964; m1 derecho MPEF-PV 4993; m2 izquierdo, MPEF-PV 4734; m2 izquierdo, MPEF-PV 4939; m2 izquierdo, MPEF-PV 4959; m2 izquierdo, MPEF-PV 4990; m2 derecho, MPEF-PV 6024; m3 izquierdo, MPEF-PV 4729; m3 izquierdo, MPEF-PV 4733; m3 izquierdo, MPEF-PV 4960; m4 izquierdo, MPEF-PV 4986; M2 izquierdo, MPEF-PV 4731; M1 derecho, MPEF-PV 4732 (Fig. 3.12–13); M2 derecho, MPEF-PV 4917; M2 derecho, MPEF-PV 4972 (Fig. 3.14–15); M3 derecho, MPEF-PV 4973; M3 izquierdo, MPEF-PV 6027; M4 izquierdo MPEF-PV 4730.

Procedencia geográfica y estratigráfica. El holotipo y los ejemplares referidos (excepto el MPEF-PV 5292) proceden de la localidad Barranca Sur del lago Colhue Huapi (Departamento Sarmiento, Provincia de Chubut, Argentina). Formación Sarmiento, Miembro Colhue Huapi. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense). El ejemplar MPEF-PV 5292 procede de la localidad de Loma Blanca (Gaiman, Provincia de Chubut). Formación Sarmiento, Miembro Trellew. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense). Los ejemplares de la localidad Barranca Sur proceden de los siguientes niveles: “nivel C”, ejemplares MPEF-PV 4733, MPEF-PV 4730, MPEF-PV 4732, MPEF-PV 4731, MPEF-PV 4734 y MPEF-PV 4729; “nivel C Gris”, ejemplares MPEF-PV 4944, MPEF-PV 4939 y MPEF-PV 4917; “nivel B”, ejemplares MPEF-PV 4993, MPEF-PV 4990, MPEF-PV 4986, MPEF-PV 4973 y MPEF-PV 4972; “Mono Este Superficial”, ejemplares MPEF-PV 4964, MPEF-PV 4960 y MPEF-PV 4959. El resto de los ejemplares aquí referidos no

tiene una procedencia específica más allá de su exhumación en el Miembro Colhue Huapi.

Medidas. Se detallan en el Apéndice 2 (Archivo Suplementario en línea).

Diagnosis. *Eomicrobiotherium mykerum* sp. nov. se diferencia de las restantes especies del género por su menor tamaño, el talónido del m1 proporcionalmente más ancho (i.e., el hipocónido es más saliente), la ubicación más central del hipoconúlido del m1 y la menor compresión anteroposterior del paracónido del m1. Difiere de *E. matutinum* por el menor desarrollo del entocónido, la mayor longitud relativa de la pre-entocrístida y la mayor gracilidad de los protoconos en los molares superiores.

Diagnosis. *Eomicrobiotherium mykerum* sp. nov. differs from other species of the genus by its smaller size; wider talonid of m1 (i.e., the hypoconid is more projected labially); hypoconulid of m1 more centrally placed; and less anteroposteriorly compressed paraconid in m1. It differs from *E. matutinum* by a less developed entoconid, a longer pre-entocristid, and more gracile protocones in the upper molars.

Descripción. El holotipo es el ejemplar más completo conocido para esta nueva especie. El cuerpo mandibular es de altura moderada y la hilera de los dientes yugales se dispone en forma casi recta, estando apenas arqueada por delante del p2. El foramen mentoniano anterior es relativamente grande y se ubica entre p1 y p2; el foramen mentoniano posterior, más pequeño, lo hace por debajo de la raíz anterior del m1. A juzgar por los alvéolos preservados, el p3 era claramente más grande que el p2; como en otros microbiotéridos, la raíz anterior del p2 tiene un diámetro de aproximadamente la mitad del de la raíz posterior. En el m1, el cóngulo anterobasal está ausente, el protocónido es comparativamente muy grande, con su cúspide inclinada lingualmente; el metacónido se ubica claramente por detrás del protocónido; el talónido es muy amplio tanto por el carácter saliente del hipocónido como por la disposición más lingual del entocónido, por lo que ambas cúspides delimitan una cuenca amplia y relativamente poco profunda. Un carácter de *E. mykerum* sp. nov. compartido con "*M. gallegosense*" es la posición casi central del hipoconúlido en el m1 (y en menor medida en el m2), ubicado sobre el borde posterior del talónido; en consecuencia, en vista oclusal el talónido tiene un aspecto romboidal. En *E. mykerum* sp. nov., el hipoconúlido está algo más diferenciado que en otros microbiotéridos, donde es una estructura reducida y relativamente plana. La pre-entocrístida es larga y recta y su dirección se corresponde con un eje que atraviesa las cúspides del paracónido y el entocónido.

El m2 MPEF-PV 6024 se diferencia de los m1 de modo

similar a lo que ocurre entre los molares homólogos de *E. gaudryi*: el metacónido se implanta algo menos posteriormente que en los m1, aparece un vestigio de cóngulo anterobasal, el hipocónido y el entocónido son menos salientes, y el hipoconúlido está más próximo al entocónido. Todos estos rasgos están más acentuados en el m3 del holotipo.

El m4 del holotipo está claramente reducido con respecto al m3, si bien no alcanza la reducción extrema observada en *Microbiotherium* o *Dromiciops*. El metacónido está casi en línea con el protocónido y el paracónido está menos reducido que en los molares anteriores; el cóngulo anterobasal está más desarrollado que en el m3. El talónido está algo reducido (a modo de espolón posterior al trigónido); el hipocónido es claramente más bajo que el entocónido, por lo que la cuenca del talónido no es horizontal, sino que muestra un claro declive hacia la cara labial del diente. La diferencia de altura entre el hipocónido y el entocónido está presente sólo en formas tempranas como *Mirandatherium*, de modo apenas incipiente, y *Marambiotherium glacialis* Goin, Case, Woodburne, Vizcaíno y Reguero, 1999, con un declive extremo.

El contorno de los molares superiores no es simétrico en vista oclusal, dado que el protocono es levemente excéntrico, ubicándose casi a la misma altura que la esquina parastilar del diente. Adicionalmente, el protocono es algo más angosto que en otros microbiotéridos. En todos los molares, el paracono y el metacono son subiguales en altura y la preparacrista se dirige a la esquina parastilar. La centrocrista es baja. Como en otros microbiotéridos, la postmetacrista se vuelve más transversal al eje dentario del M1 al M3; la postmetacrista del M3 es algo más corta que la del M2 y la de éste es subigual a la del M1. Tanto el paracónulo como el metacónulo alcanzan un escaso desarrollo; la plataforma estilar es estrecha y no desarrolla el reborde labial de otros microbiotéridos. La StC es claramente visible en el M2 y vestigial en el M3; la StB está ausente en el M1 y es vestigial o ausente en los M2–M3; la StD es visible sólo en el M2, siendo en este molar más alargada y más baja que la StC. Al menos en los M1–M3, el cóngulo anterior no se une a la preprotocrista, sino que ésta termina en la base del paracónulo.

Género *Microbiotherium* Ameghino, 1887

Especie tipo. *Microbiotherium patagonicum* Ameghino, 1887.

Especies incluidas. La especie tipo, *M. tehuelchum*, *M. acicula* y *M. praecursor*.

Distribución. Oligoceno temprano–Mioceno temprano (edades mamífero Tinguiririquense, Colhuehuapense y Santacrucense); Patagonia central.

Microbiotherium* sp.*Figura 3.16–17**

Material referido. Rama mandibular derecha con p3–m4 muy gastados, MLP 77-VI-13-13 (Fig. 3.16–17); fragmento de rama mandibular izquierda con m2 y alvéolos del m3, MPEF-PV 5302 (Fig. 3.18); m1 izquierdo, MPEF-PV 4941; m2 izquierdo, MPEF-PV 4728; m3 derecho, MPEF-PV 4923; m2 izquierdo, MPEF-PV 4966; m2 izquierdo, MPEF-PV 4967; m2 izquierdo, MPEF-PV 4987; m2 derecho MPEF-PV 4988; m3 derecho, MPEF-PV 4991; m3 derecho, MPEF-PV 4992.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Barranca Sur del lago Colhue Huapi (Departamento Sarmiento, Provincia de Chubut, Argentina). Formación Sarmiento, Miembro Colhue Huapi. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense). Los ejemplares MPEF-PV 4941 y MPEF-PV 4923 proceden del “nivel C Gris”; los ejemplares MPEF-PV 4991, MPEF-PV 4988, MPEF-PV 4987 y MPEF-PV 4992 proceden del “nivel B”; el ejemplar MPEF-PV 4728 procede del “nivel C”; los ejemplares MPEF-PV 4966 y MPEF-PV 4967 proceden de “Mono Este Superficial”; el ejemplar MLP 77-VI-13-13 no tiene una procedencia específica más allá de su exhumación en el Miembro Colhue Huapi. El ejemplar MPEF-PV 5302 procede de la localidad de Loma Blanca (Gaiman, Provincia de Chubut), Formación Sarmiento, Miembro Trelew. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Medidas. Se detallan en el Apéndice 2 (Archivo Suplementario en línea).

Descripción y comentarios. El MLP 77-VI-13-13 es el ejemplar más completo de esta serie. La rama horizontal es alta, recta y robusta, arqueándose mesialmente por delante del p3. El p3 es muy similar al del género *Microbiotherium*; la raíz anterior se implanta en un punto más lingual que el extremo mesial de la corona; se aprecia un pequeño talón posterior en este diente, más reducido que el de *M. tehuelchum* y similar al de *M. praecursor*. La serie molar está muy desgastada, si bien puede apreciarse que, al menos en el m2, el metacónido está poco desplazado posteriormente con respecto al protocónido; al igual que en *M. tehuelchum*, los hipocónidos son moderadamente salientes; el m4 es comprimido labiolingualmente y está claramente reducido en relación al m3. A juzgar por las dimensiones dentarias, el ejemplar MLP 77-VI-13-13 constituye el microbiotérico más pequeño exhumado hasta ahora en niveles colhuehuapenses. La preservación del resto de los materiales referidos a *Microbiotherium* sp. no permite una determinación taxonómica más precisa.

MICROBIOTHERIIDAE indet.

Material referido. Fragmentos mandibulares MPEF-PV 4727, MPEF-PV 5831, MPEF-PV 5866, MPEF-PV 4946, MPEF-PV 4947, MPEF-PV 4950, MPEF-PV 4970, MPEF-PV 6018 y MPEF-PV 6019; premolares aislados MPEF-PV 6020 y MPEF-PV 6021; fragmentos de molares inferiores MPEF-PV 4724, MPEF-PV 4726, MPEF-PV 4904, MPEF-PV 4924, MPEF-PV 4925, MPEF-PV 4926, MPEF-PV 4927, MPEF-PV 4928, MPEF-PV 4929, MPEF-PV 4936, MPEF-PV 4956, MPEF-PV 4958, MPEF-PV 4980, MPEF-PV 4981, MPEF-PV 4983, MPEF-PV 4984, MPEF-PV 4985 y MPEF-PV 6025; molares superiores (completos o fragmentarios) MPEF-PV 4911, MPEF-PV 4725, MPEF-PV 4978, MPEF-PV 4723, MPEF-PV 4722, MPEF-PV 4721, MPEF-PV 4720, MPEF-PV 4719, MPEF-PV 4718, MPEF-PV 4913, MPEF-PV 4979, MPEF-PV 4909, MPEF-PV 4953, MPEF-PV 4921, MPEF-PV 4977, MPEF-PV 4906, MPEF-PV 4907, MPEF-PV 4908, MPEF-PV 4905, MPEF-PV 4954 y MPEF-PV 4910.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Barranca Sur del lago Colhue Huapi (Departamento Sarmiento, Provincia de Chubut, Argentina). Formación Sarmiento, Miembro Colhue Huapi. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Comentarios. Las dimensiones y el aspecto general de los cuerpos mandibulares sugieren que estos especímenes podrían ser asignados tanto a *Clenia* como a *Oligobiotherium*. Por su parte, los restos dentarios no permiten referir con seguridad estos materiales a taxón alguno de Microbiotheriidae.

Orden POLYDOLOPIMORPHIA Archer, 1984

Suborden BONAPARTHERIIFORMES Pascual, 1980

Superfamilia ARGYROLAGOIDEA Ameghino, 1904

Familia ARGYROLAGIDAE Ameghino, 1904

Género ***Proargyrolagus*** Wolff, 1984

Especie tipo. *Proargyrolagus bolivianus* Wolff, 1984.

Especies incluidas. *P. bolivianus* y *P. argentinus* sp. nov.

Distribución. Oligoceno tardío–Mioceno temprano, América del Sur.

Comentarios. Sobre la pertenencia de los Argyrolagidae (y del resto de los Argyrolagoidea, i.e., Groeberidae y Patagoniidae) a los Polydolopimorphia, véase Goin y Candela (2004).

***Proargyrolagus argentinus* sp. nov.**

Figura 4.1–12

Etimología. *Argentinus*, en referencia a la República Argenti-

na, país de origen de la totalidad de los materiales asignados a esta nueva especie.

Holotipo. M2 derecho, MPEF-PV 4711 (Fig. 4.9–10).

Material referido. M1 derecho, MPEF-PV 4715; M1 derecho, MPEF-PV 4714 (Fig. 4.7–8); M1 derecho, MPEF-PV 4786; M2 derecho MPEF-PV 4781; M2 izquierdo MPEF-PV 4547; M3 izquierdo, MPEF-PV 4713 (Fig. 4.11–12); M3 derecho, MPEF 4783-PV; M4 derecho, MPEF-PV 4782; Mx izquierdo, MPEF-PV 4784; Mx izquierdo, MPEF-PV 4785; m1 izquierdo, MPEF-PV 4712 (Fig. 4.1–2); m2 izquierdo, MPEF-PV 4778 (Fig. 4.3–4); m2 izquierdo, MPEF-PV 4789; m2 derecho, MPEF-PV 4776; m3 izquierdo, MPEF-PV 4716; m3 derecho, MPEF-PV 4710 (Fig. 4.5–6); m3 derecho, MPEF-PV 4788; m3 derecho, MPEF-PV 4790; m4 derecho, MPEF-PV 4717; mx derecho, MPEF-PV 4780; mx izquierdo, MPEF-PV 4787; mx derecho, MPEF-PV 4775.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Puesto Almendra, Gran Barranca (Barranca sur del Lago Colhue Huapi), Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut, Argentina. Formación Sarmiento, Miembro Colhue Huapi. Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Medidas. Se detallan en el Apéndice 2 (Archivo suplementario en línea).

Diagnosis. Se diferencia de *Proargyrolagus bolivianus* por los siguientes rasgos: molares superiores e inferiores más comprimidos en sentido labiolingual, diámetro anteroposterior del trigónido de los m2–m3 proporcionalmente más largo, protocónido vestigial, M2–M3 con el ectoflexo menos profundo y la esquina parastilar menos desarrollada, M2 con el metacónulo más expandido lingualmente, M1 con el protocono menos expandido lingualmente y el paracono+StB más reducidos.

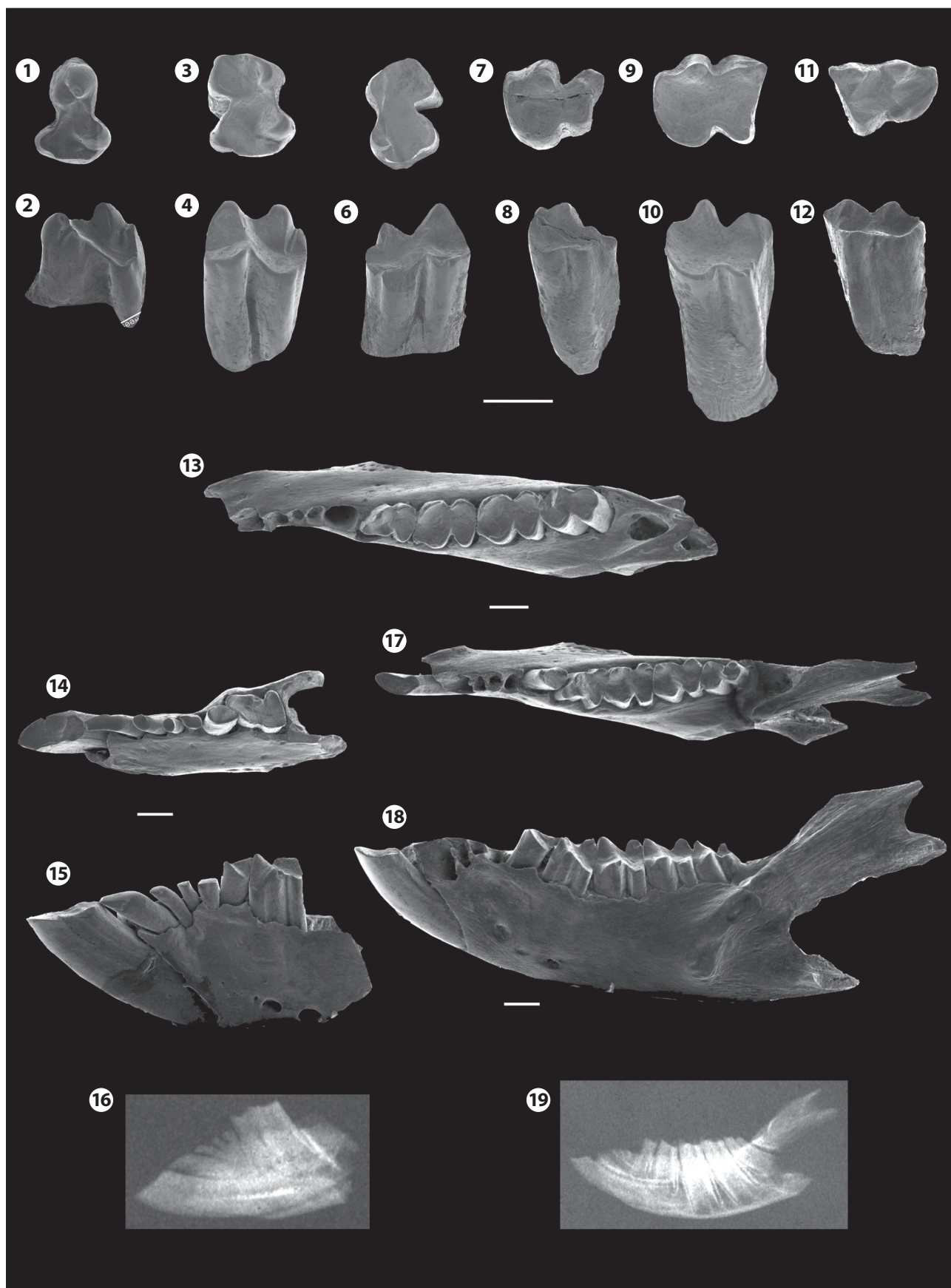
Diagnosis. Differs from *Proargyrolagus bolivianus* in the following features: upper and lower molars more labiolingually compressed; proportionally longer trigonid in m2–m3; protocónid vestigial; M2–M3 with shallower ectoflexus and less developed parastilar corner; metaconule of M2 more developed labiolingually; protocone of M1 less developed lingually and with more reduced paracone+StB.

Descripción. Los ejemplares asignados a *Proargyrolagus argentinus* sp. nov. consisten en piezas dentarias aisladas, mostrando todas un buen grado de preservación. Todos los molares son protohypsodontes; esto es, son de corona alta y las raíces están cerradas en su extremo distal.

La morfología del m1 es claramente distinta de aquella de los m2–m3 en la conformación del trigónido. El molar está notablemente comprimido en sentido labiolingual y presenta un protocónido muy grande y prominente en su extremo anterior (*i.e.*, la cara anterior del m1 no es plana como en el resto de los molares inferiores sino que adopta la forma de una quilla o vértice relativamente anguloso). Labial y basalmente al protocónido se ubica un pequeño ectostílido. Posterior y lingualmente al protocónido se aprecia una estructura de difícil homologación; si bien su borde dorsal es crestiforme, su pared anterior es redondeada. En tal sentido, podría constituir o bien un metacónido o bien la porción más anterior de la pre-entocrístida. En otros argirolágidos existe una estructura similar, aunque su aspecto de cúspide es más evidente, por lo que aquí se la homologa al metacónido. No existe cuenca del trigono; la pared posterior del protocónido no es vertical, sino que se orienta oblicuamente, hasta conectarse con el talónido. El talónido muestra una morfología menos derivada; es ancho y cóncavo y las tres cúspides que lo forman son claramente reconocibles: el entocónido, muy desarrollado y desplazado anteriormente; el hipoconúlido, bien comprimido anteroposteriormente; y el hipocónido, mucho más bajo que el entocónido. El entocónido es cónico, alto, algo comprimido en sentido anterolingual-posterolabial y muestra su cara interna o anterolingual levemente cóncava. El hipoconúlido es claramente distinguible como una cúspide; debido a su alto grado de compresión anteroposterior, su cara posterior es plana y forma parte de la misma cara posterior del diente.

A diferencia del m1, el m2 tiene el trigónido y el talónido más isodiamétricos tanto en largo como en ancho. Estas estructuras se disponen a modo de lóbulos anterior y posterior, separados por un profundo surco labial y otro lingual, mucho menos notorio. El trigónido, similar al del m1, muestra

Figura 4. 1–12, *Proargyrolagus bolivianus*, 1–2, MPEF-PV 4712, m1 izquierdo en vistas oclusal y labial/ left m1 in occlusal and labial views; 3–4, MPEF-PV 4778, m2 izquierdo en vistas oclusal y labial/ left m2 in occlusal and labial views; 5–6, MPEF-PV 4710, m3 derecho en vistas oclusal y labial/ right m3 in occlusal and labial views; 7–8, MPEF-PV 4714, M1 derecho en vistas oclusal y lingual/ right M1 in occlusal and lingual views; 9–10, MPEF-PV 4711, M2 derecho en vistas oclusal y lingual/ right M2 derecho in occlusal and lingual views; 11–12, MEF-PV 4713, M3 izquierdo en vistas oclusal y lingual/ left M3 in occlusal and lingual views; 13–19, *Anargyrolagus primus*, 13, MPEF-PV 5474, fragmento mandibular izquierdo con los m1–m4 en vista oclusal/ left mandibular fragment with m1–m4 in occlusal view; 14–16, MPEF-PV 5291, fragmento mandibular izquierdo con los i1–m1 en vistas oclusal, labial y vista radiográfica lateral/ left mandibular fragment with i1–m1 in occlusal and labial views, and lateral radiographic view; 17–19, MPEF-PV 5299, fragmento mandibular izquierdo con el i1 y los p3–m4 en vistas oclusal y labial y vista radiográfica lateral/ left mandibular fragment with i1 and p3–m4 in occlusal, labial, and lateral radiographic views. Escala/ scale = 1 mm.



su cara anterior con una quilla que contribuye a aumentar el diámetro anteroposterior del trigónido y lo distingue claramente de *P. bolivianus*. Al igual que en la especie tipo, el m2 presenta un talónido proporcionalmente más largo que el trigónido, relación que se invierte en el m3. En vista oclusal, el metacónido y, en menor medida, el entocónido están profundamente transformados, constituyendo lofos paralelos al eje dentario. Estas cúspides son altas, subiguales en altura y desarrollan amplias crestas anteriores y posteriores a modo de un lofo casi continuo. El ejemplar MPEF-PV 4778 tiene poco desgaste, por lo que se aprecia que el borde posterior del entocónido es redondeado, dándole un aspecto más típicamente cuspidado que el metacónido. Por el contrario, las cúspides labiales (ectostílido e hipocónido) son bajas y planas; posterolingualmente, se observa el hipoconúlido como una cúspide comprimida anteoposteriormente y ubicada inmediatamente por detrás del entocónido. El ejemplar MPEF-PV 4778 permite apreciar el protocónido vestigial, cúspide mucho más desarrollada en *P. bolivianus*. Por último, los extremos apical y radicular son más angostos labiolingualmente que la porción media del diente.

La morfología oclusal del m3 es similar a aquella del m2. En el ejemplar MPEF-PV 4710, se aprecia que el entocónido es apenas más reducido que en el m2. En el MPEF-PV 4716, las raíces están cerradas, poco individualizadas como tales, por lo que el diente adquiere un aspecto prismático, con su extremo radicular más ahusado y el apical más ancho. Una fina capa de cemento cubre completamente la mitad radicular, así como también partes de las caras anterior y posterior del diente y del surco lingual. Con variantes, este rasgo se repite en otros molares de distintos argirólágidos. En vista posterior, se aprecia que la cara lingual del diente es levemente convexa y la labial es cóncava.

El m4 se caracteriza por la marcada reducción del talónido en relación al trigónido, siendo ambos subiguales en largo. Este molar está reducido en relación a los m2–m3 y la altura de su corona es menor. El metacónido es la cúspide más alta, comprimida labiolingualmente a modo de lofo. Anteriormente en el trigónido, a la altura del contacto con el m3, la capa de esmalte se adelgaza.

El M1 MPEF-PV 4714 presenta un escaso grado de desgaste y se puede apreciar la mayor altura de las cúspides labiales. Al igual que en *P. bolivianus*, este molar presenta un profundo ectoflexo (menos notorio hacia el ápice de la corona), delimitando dos sectores labiales. El anterior es más reducido que el posterior e incluye a la StB+paracono muy reducida y a la esquina parastilar del diente (más baja que la

StB y de aspecto cuspidado). El sector posterior comprende la StD+metacono; esta cúspide es de mayor tamaño que la StB+paracono y presenta una cresta corta que termina en la esquina metastilar del diente, de aspecto cuspidado (?StE). El protocono es más pequeño y está menos expandido lingualmente en comparación al metacónulo, por lo que el diente es más angosto anterior que posteriormente. El MPEF-PV 4715 presenta un mayor grado de desgaste, lo que explica algunas diferencias entre ambos M1; la cara oclusal es más grande, rasgo entendible debido a que el diente es de aspecto fusiforme y, por lo tanto, los sucesivos planos de desgaste muestran, hasta cierto punto, una mayor área oclusal. El ectoflexo es más profundo que en el MPEF-PV 4714. Lo inverso ocurre con el surco lingual (o entoflexo) que separa al protocono del metacónulo, siendo menos profundo en el MPEF-PV 4715. Los ejemplares MPEF-PV 4715 y MPEF-PV 4786 tienen tres raíces: anterolabial, posterolabial y lingual.

A diferencia del M1, el ectoflexo de los M2–M3 es poco profundo en relación al entoflexo. La cara anterior del M2 es plana en casi toda su extensión y oblicua respecto al eje dentario. Por su parte, la cara posterior del diente (cresta postmetaconular) es redondeada. Labialmente, se aprecian dos cúspides, StB+paracono y StD+metacono, cada una con una cresta anterior y otra posterior, paralelas al eje dentario; la cresta anterior de la StB+paracono termina en la esquina parastilar del diente, mientras que la cresta posterior de StD+metacono lo hace en la esquina metastilar. Al igual que en el M1, el metacónulo es mucho más amplio y de contorno más redondeado que el protocono, pero esta cúspide está tan expandida lingualmente como el metacónulo, dando una sección más cuadrangular que en el M1.

El M3 está claramente más comprimido en sentido labiolingual que el M2, por lo que es relativamente más alargado; las esquinas parastilar y metastilar están más expandidas hacia delante y atrás, respectivamente, de modo que la sección del M3 es más trapezoidal que cuadrangular. A diferencia de los M1–M2, la StB+paracono es relativamente grande, siendo algo más alta que la StD+metacono. Ambas cúspides están unidas entre sí por crestas descendentes paralelas al eje dentario. Además, emiten crestas hacia delante (la StB+paracono) y hacia atrás (la StD+metacono) que se relacionan con las esquinas parastilar y metastilar, respectivamente. El metacónulo es más amplio que el protocono, pero menos saliente lingualmente. El ectoflexo está mucho menos desarrollado que en el M2 y es apenas distinguible. El

protocono tiene sus caras anterolingual y posterolingual más planas, por lo que en vista oclusal es de aspecto más triangular que en los M1–M2.

El ejemplar MPEF-PV 4782 es asignado tentativamente a un M4. El molar es menor que el M3 y su mitad posterior está muy comprimida en sentido labiolingual. El protocono, cuya arista lingual es aguda, es mucho más saliente que el metacónulo. La cara anterior constituye la parte más elevada de la corona y no se orienta perpendicularmente al eje dentario, sino que se dirige posterolabialmente. Al igual que en el M3, el ectoflexo está muy poco desarrollado.

Comentarios. La estructura cuspidada de los molares inferiores (menos notoria en los superiores) y la presencia de raíces cerradas en todos los molares confirman la pertenencia de los materiales estudiados al género *Proargyrolagus*, previamente conocido sólo para el Oligoceno tardío (Edad mamífero Deseadense) de Bolivia. La aparente restricción de la capa de esmalte en la cara posterior de los molares inferiores, el trigónido y el talónido subiguales y el surco labial poco desarrollado son otros rasgos coincidentes con *Proargyrolagus*.

Todos los ejemplares asignados a *Proargyrolagus argentinus* sp. nov. provienen de la Barranca Sur del Lago Colhue-Huapi, contrastando con su ausencia en la localidad de Gaiman, que brindó numerosos restos de *Anargyrolagus*. Posiblemente, estas diferencias taxonómicas entre ambas localidades obedezcan a razones climático-ambientales, con una mayor proporción de tipos euhipsodontes en el área de Gaiman (Vucetich *et al.*, 2010).

Proargyrolagus argentinus sp. nov. es similar a *P. bolivianus*, el argirolágido más antiguo hasta ahora conocido. *Proargyrolagus* difiere de los restantes argirolágidos conocidos en que los molares son de raíz cerrada y, en los ejemplares no desgastados, persisten cúspides bien desarrolladas, incluyendo el hipoconúlido de los molares inferiores. Otros rasgos plesiomorfos en el contexto de esta familia son la escasa altura de la rama mandibular, su fórmula dentaria relativamente generalizada, la ausencia de un foramen retromolar (“canal retrodentario”, o *retrodental canal* en Hoffstetter y Villarroel, 1974; Sánchez-Villagra *et al.*, 2000), la caja craneana poco globosa y las órbitas relativamente pequeñas (Sánchez-Villagra y Kay, 1997).

Género **Anargyrolagus** Carlini, Pascual y Goin, 2007

Especie tipo. *Anargyrolagus primus* Carlini, Pascual y Goin, 2007.

Especies incluidas. La especie tipo solamente.

Distribución. Mioceno temprano de Patagonia.

Anargyrolagus primus Carlini, Pascual y Goin, 2007

Figuras 1.5,9 y 4.13–19

Holotipo. MACN-Ch 1305, fragmento de maxilar derecho con P3–M2, alvéolos de los C–P2 y parte anterior de los alvéolos del M3; fragmento del septo que separa las fenestras incisiva y maxilar, y parte de la raíz maxilar del arco cigomático.

Material referido. Además de los ejemplares incluidos por Carlini *et al.* (2007), se asignan los siguientes: MPEF-PV 5102, fragmento mandibular derecho con el i1 y los m1–m3; MPEF-PV 5103, fragmento mandibular derecho con el i1 y los m1–m2; MPEF-PV 5291, fragmento mandibular izquierdo con los i1–m1 (Fig. 4.14–16); MPEF-PV 5298, fragmento mandibular izquierdo con los i1, p1 y los p3–m4; MPEF-PV 5299, fragmento mandibular izquierdo con el i1 y los p3–m4 (Fig. 4.17–19); MPEF-PV 5306a, fragmento mandibular izquierdo con el i1 y los m1–m3; MPEF-PV 5473, fragmento mandibular derecho con los m3–m4; MPEF-PV 5474, fragmento mandibular izquierdo con los m1–m4 (Fig. 4.13); MPEF-PV 5295, fragmento mandibular izquierdo con los m2–m4; MPEF-PV 5286, m2 izquierdo; MPEF-PV 5300, m3 izquierdo; MPEF-PV 5306b, m2 derecho; MPEF-PV 5475, m2 derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Loma Blanca, Parque Paleontológico de Bryn Gwyn, sobre el margen sur del Río Chubut a la altura de Gaiman, provincia del Chubut, Argentina. Unidad ¿superior? del Miembro Trelew, Formación Sarmiento (véase Pascual y Carlini, 1987, p. 103); Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Medidas. Se detallan en el Apéndice 2 (material suplementario en línea).

Diagnosis enmendada. *Anargyrolagus primus* difiere de los restantes argirolágidos por la siguiente combinación de caracteres: fórmula dentaria I ?/2, C 1/1, P 3/3, M 4/4; molares euhipsodontes; molares superiores sin surco lingual; ectoflexo del M1 menos profundo que en *Proargyrolagus*; esquina parastilar de los M1–M2 menos desarrollada que en *Proargyrolagus*, pero más que en el resto de los argirolágidos; molares inferiores con el surco lingual más desarrollado que en *Proargyrolagus* y *Microtragulus*; comparado con *Proargyrolagus*, los trigónidos están mucho más desarrollados que los talónidos; los ectostílicos son más redondeados que en *Hondalagus*, *Microtragulus* y *Argyrolagus*; la cresta anterior del metacónido de los m2–m3 es más perpendicular al eje dentario que en *Hondalagus*, *Microtragulus* y *Argyrolagus*; el i2 es menos comprimido labiolingualmente que en *Microtragulus* y *Argyrolagus*; el p3 es subcircular en comparación con *Argyrolagus* y *Microtragulus*, en donde es subtriangular.

Emended diagnosis. *Anargyrolagus primus* differs from other argyrolagids in the following combination of features: dental formula $I\ 2/2$, $C\ 1/1$, $P\ 3/3$, $M\ 4/4$; molars euhypsodont; upper molars without lingual groove; ectoflexus in $M1$ shallower than in *Proargyrolagus*; parastylar corner of $M1$ – $M2$ less developed than in *Proargyrolagus*, but more developed than in other argyrolagids; lower molars with the lingual groove deeper than in *Microtragulus* and *Argyrolagus*; compared with *Proargyrolagus*, trigonids are much more developed than talonids; ectostylids are more rounded than in *Hondalagus*, *Microtragulus*, and *Argyrolagus*; the anterior crest of the metaconid in $m2$ – $m3$ is more transversally placed with respect to the dental axis than in *Hondalagus*, *Microtragulus*, and *Argyrolagus*; $i2$ is less labiolingually compressed than in *Microtragulus* and *Argyrolagus*; $p3$ is subcircular in section as compared with *Microtragulus* and *Argyrolagus*, in which it is subtriangular.

Descripción. Carlini *et al.* (2007) realizaron una descripción pormenorizada de los dientes superiores de este taxón, por lo que en este trabajo se describe mayormente la dentición inferior. De los nuevos restos, nueve son ramas mandibulares, lo que permite ampliar el conocimiento de la morfología mandibular y la serie dentaria inferior.

La altura y el contorno ventral del cuerpo mandibular varían entre los distintos ejemplares, de acuerdo a su carácter juvenil o adulto. En los primeros, son relativamente bajos y el borde ventral está curvado suavemente; los adultos presentan una altura relativa mayor y el borde ventral asciende abruptamente por delante del $m2$. Labial y anteriormente se observan dos o tres forámenes mentonianos; son de tamaño variable y se ubican entre la base del $p3$ y el límite $m1$ – $m2$. Lingualmente, la sínfisis mandibular está pobremente delimitada y se prolonga desde el $i1$ hasta un punto ubicado por debajo del $m2$; ésta constituye una zona de gran rugosidad que presenta dorsalmente un reborde entre el $i1$ y el c . Exactamente por detrás del área sinfisaria se observa el extremo proximal del $i1$, el cual ha quedado expuesto debido a la rotura de la cara mandibular interna. Esta cara se encuentra perforada por numerosos forámenes de tamaño variable hasta el límite más posterior de la mandíbula. Hacia adelante, estos forámenes disminuyen en cantidad y se ubican entre la hilera dentaria y la parte posterior de la sínfisis mandibular.

El ejemplar MPEF-PV 5291 es el único que ha preservado la serie dentaria completa por delante del $p3$. El $i1$ muestra un progresivo aumento del ancho y del diámetro anteroposterior hacia el extremo proximal, de modo que sus dimensiones varían con el crecimiento y el desgaste. Su posición es oblicua al eje mandibular, por lo que el extremo

proximal ocupa una posición lingual. El $i2$, a diferencia de su homólogo en *Argyrolagus* y *Microtragulus*, es de sección más circular y de menor tamaño que el $i1$; debido a su procumbencia, el extremo distal de la corona está en contacto con el extremo posterior de la corona del $i1$. El canino, columnar y procumbente, es de tamaño menor que el $i2$. El $p1$ es el menor de todos los dientes anteriores al $m1$; al igual que el canino, es columnar pero menos procumbente. Los $p2$ – $p3$ son de implantación vertical; el $p2$ se caracteriza por su compresión labiolingual y su tamaño menor que el $p3$. A juzgar por las radiografías obtenidas de los ejemplares MPEF-PV 5291 y MPEF-PV 5299 (Fig. 4.16,19), el tipo de crecimiento euhypsodonte ocurriría en los $i1$ – $i2$ y $p3$, mientras que el canino y los $p1$ – $p2$ tendrían un tipo de crecimiento protohypsodonte (*sensu* Mones, 1982). Por otro lado, la serie molar muestra un crecimiento euhypsodonte, siendo todos los molares prismáticos y de corona alta. En el ejemplar MPEF-PV 5299 (Fig. 4.19), correspondiente a un individuo subadulto, los $m1$ – $m4$ aumentan de tamaño desde la superficie oclusal hacia la base; esta diferencia es más acentuada en el $m4$, por lo que con el crecimiento este molar se torna proporcionalmente más grande que el $m3$. Esto explicaría la variación presente en los tamaños relativos de los $m3$ – $m4$ entre los distintos especímenes estudiados. Un rasgo común a todos los molares es la constricción marcada entre el trigónido y el talónido, con surcos verticales lingual y labial bien desarrollados. El $m1$ es pequeño en relación a los $m2$ – $m3$ y su trigónido es bastante comprimido comparado con el de otros argyrolágidos (excepto *Proargyrolagus bolivianus*, en el que es aún proporcionalmente más angosto). Por su parte, los $m2$ – $m3$ varían en tamaño relativo entre los distintos ejemplares, pero típicamente se diferencian en las proporciones del trigónido y del talónido —el $m2$ presenta un talónido más corto y ancho que el del $m3$ —. Finalmente, los trigónidos de los $m2$ – $m4$ se caracterizan por el ectostílido redondeado, presentando las caras anterior y posterior subiguales, y el metacónido con la cara anterior más perpendicular al eje dentario.

Comentarios. Hasta el momento, la serie antemolar de *A. primus* era desconocida, por lo que los nuevos ejemplares aportan valiosa información sobre la fórmula dentaria de esta especie. Si bien desde un punto de vista morfológico, debido a su aspecto simplificado, es difícil discernir entre dientes incisivos, caninos y premolares, se puede inferir la fórmula antemolar inferior a partir del conocimiento de la presencia de seis alvéolos y/o dientes antemolares inferiores y de tres *loci* premolares en la dentición superior (Carlini *et al.*, 2007).

Dada la información conjunta de las series dentarias superior e inferior, proponemos como fórmula dentaria más probable de *A. primus*: I?/2, C1/1, P3/3, M4/4.

Familia PATAGONIIDAE Pascual y Carlini, 1984

Género **Patagonia** Pascual y Carlini 1987

Especie tipo. *Patagonia peregrina* Pascual y Carlini 1987

Especies incluidas. La especie tipo solamente.

Distribución. Mioceno temprano de Patagonia.

Patagonia peregrina Pascual y Carlini, 1987

Figura 5.1–3

Holotipo. Un fragmento de rama mandibular derecha con tres dientes yugales, la porción intra-alveolar del incisivo y el alvéolo del canino, MACN CH-869,.

Material referido. Un fragmento mandibular derecho con los m1–m2 completos, MACN CH-864; fragmento mandibular derecho con los m1–m3, MACN CH-865; fragmento mandibular izquierdo con los m2–m3, MACN CH-866; fragmento mandibular izquierdo con los m1–m2, MACN CH-867; fragmento mandibular derecho con los m1–m3, MACN CH-868; fragmento mandibular izquierdo con los m1–m2, MACN CH-870; fragmento mandibular derecho con los m2–m3, MACN CH-875; mandíbula derecha completa con el incisivo, el canino y los m1–m3, MLP 90-II-13-15a (Fig. 5.2–3); fragmento mandibular izquierdo con los m2–m3, MLP 90-II-13-15b; fragmento mandibular derecho con el incisivo y los m1–m2, MPEF-PV 4777; fragmento mandibular derecho con los m2–m3 y la porción proximal del incisivo, MPEF-PV 5296; fragmento de maxilar izquierdo con parte del paladar, la porción basal del arco cigomático y los M1–M3, MPEF-PV 5290 (Fig. 5.1).

Procedencia geográfica y estratigráfica. “Loma Blanca”, Parque Paleontológico de Bryn Gwyn, sobre el margen sur del Río Chubut a la altura de Gaiman, provincia del Chubut, Argentina. Unidad ¿superior? del Miembro Trelew, Formación Sarmiento (véase Pascual y Carlini, 1987, p. 103); Mioceno temprano (Edad mamífero Colhuehuapense).

Medidas. Se detallan en el Apéndice 2 (Archivo suplementario en línea).

Diagnosis enmendada. Fórmula dentaria I?1/i1, C?1/?c1, P?0/p0, M3/m3; cuerpo mandibular corto y profundo, con la mitad posterior robusta y muy convexa labialmente; cresta maseterica fuerte, limitando una fosa maseterica de ubicación relativamente dorsal por detrás de dicha cresta; sínfisis mandibular subvertical, lisa, no fusionada; único incisivo inferior hipertrofiado, muy comprimido lateralmente, rodeado

por esmalte y con el plano oclusal subvertical en su mitad anterior; su extremo proximal, de raíz abierta, extendido posteriormente hasta debajo del m3; ?canino inferior muy reducido, procumbente y de aspecto incisiforme, separado de los molares por un fuerte diastema; molares superiores e inferiores euhypsodontes, de aspecto simple y tubular, de sección subcircular a subcuadrangular.

Emended diagnosis. *Dental formula I?1/i1, C?1/?c1, P?0/p0, M3/m3; short and deep horizontal ramus; with the posterior half convex and stout; strong masseteric crest bordering a masseteric fossa, which is dorsally placed posterior to the crest; unfused, subvertical symphysis; single lower incisor hypertrophied, very compressed laterally, completely surrounded by enamel, and with the occlusal plane subvertical on its anterior half; its proximal tip open-rooted and extended posteriorly up to a point below m3; lower ?canine very reduced, procumbent, and incisor-shaped; long diastema between the lower ?canine and molars; upper and lower molars euhypsodont, tube-shaped, subcircular to subquadrangular in section.*

Descripción. El paladar carece de fenestras, si bien en su parte más anterior y ventral se aprecian unos pequeños forámenes por delante de los M1–M2, el más anterior de mayor tamaño. Estos forámenes constituyen las aberturas de finos conductos que corren perpendicularmente a la serie dentaria entre el M1 y el M2 y que luego se orientan más oblicuamente. Dorsalmente se pueden observar las raíces abiertas de los molares. En vista lateral, se aprecia una serie de forámenes que abren en distintos puntos de la cara labial. La base del arco cigomático se ubica a la altura del M1 y continúa por delante de éste en una superficie plana marcando el límite anterior de la serie molar.

La mandíbula es alta, aumentando progresivamente hacia atrás. La región posterior presenta lingualmente una fosa pterigoidea muy excavada que incluye, al menos, dos forámenes ventrales pequeños. La rama horizontal es labialmente más convexa en su mitad posterior. Existe un único foramen mentoniano ubicado cerca del borde ventral, labialmente al alvéolo del incisivo. El borde alveolar es recto a la altura de los molares; por delante, le sigue un diastema con el borde dorsal mandibular de aspecto crestado que se eleva hacia adelante, por lo que el plano alveolar del canino se ubica por encima del de la serie molar. En la superficie del diastema se observa un pequeño foramen que equidista del m1 y del canino. A este nivel, la mandíbula se hace claramente más angosta que en la región molar. Dorsalmente a la fosa pterigoidea, abre un foramen ovalado con su eje mayor en dirección aproximadamente anteroposterior. El tamaño mandibular del ejemplar MLP 90-II-13-15b es algo menor que el del holotipo.

El incisivo inferior es procumbente y su curvatura hace que su tercio distal sea casi vertical. La porción intralveolar se orienta lingualmente en forma progresiva, de adelante hacia atrás, hasta un punto debajo del m3. En sección es

ovalado, comprimido en sentido labiolingual y más estrecho posteriormente. El esmalte rodea totalmente al diente, pero la capa se adelgaza en la porción posterolabial y en la mayor parte de su cara lingual. La cara oclusal muestra una pendiente abrupta desde el extremo anterior al posterior; no obstante, está por encima del plano oclusal de la serie molar.

El ?canino inferior es procumbente, algo ovalado, con el eje menor orientado en sentido labiolingual.

Los molares inferiores son subcuadrangulares, siendo el m1 más largo que ancho y presentando un surco vertical muy superficial en la cara lingual; el m2 es más cuadrangular, con sus caras anterior y posterior planas; por último, el m3 es más triangular, con un vértice posterolingual saliente, las caras anterior y lingual planas, en un ángulo de 90°, y la cara labial curva uniendo las dos anteriores. Todos los molares presentan una faceta de desgaste de dirección anterolabial-posterolingual, evidenciando movimientos propalinales de masticación.

Entre los molares superiores, el M1 es subcuadrangular, con la cara anterior curva y la posterior bien plana. Presenta una implantación recumbente (hacia atrás). El M2, menos recumbente que el M1, es subcuadrangular con las caras laterales y posterior planas y la anterior curva. El M3 es subtriangular y de implantación vertical, con la cara anterior aplana y las caras labial y lingual convergiendo hacia la parte posterior del diente. Al igual que los molares inferiores, los superiores presentan una faceta de desgaste con orientación posterolingual-anterolabial.

ARGYROLAGOIDEA indet.

Figura 5.4–5

Material referido. Fragmento mandibular ?izquierdo con un molariforme, MPEF-PV 4846.

Procedencia geográfica y estratigráfica. “Loma Blanca”, Parque Paleontológico de Bryn Gwyn, sobre el margen sur del Río Chubut a la altura de Gaiman, provincia del Chubut, Argentina. Unidad ?superior? del Miembro Trelew, Formación Sarmiento.

Medidas. Molariforme: largo, 1,1 mm; ancho, 0,8 mm.

Descripción y comentarios. El ejemplar es demasiado fragmentario como para precisar sus probables afinidades dentro de los *Argyrolagoidea*. En el extremo anterior se ha preservado parte del alvéolo de un incisivo hipertrofiado y procumbente. Posterior a éste, existe un alvéolo simple y subcircular. Por detrás, se observa una cresta muy corta que separa el último alvéolo del primer molariforme. Este diente es euhipsodonte, de contorno irregular y con dos surcos, uno lingual y otro labial, que lo dividen en dos lóbulos claramente asimétricos, de los

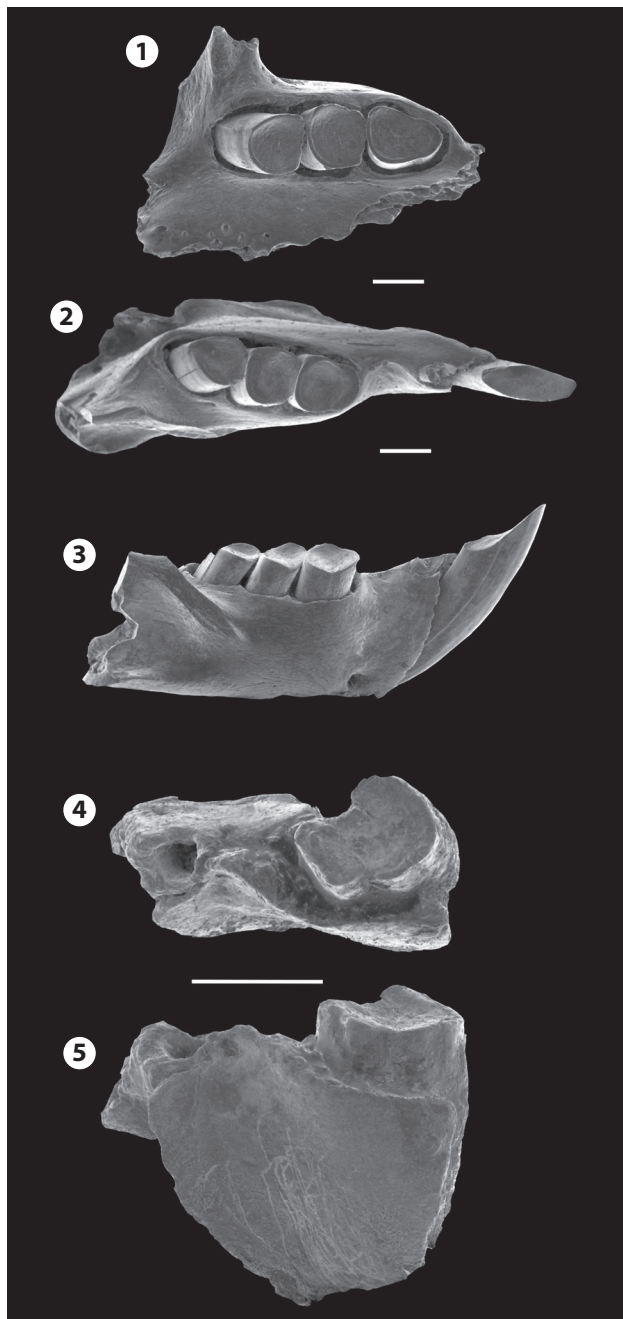


Figura 5. 1–3, *Patagonia peregrina*, 1, MPEF–PV 5290, fragmento maxilar izquierdo con los M1–M3 en vista oclusal/ *left maxillary fragment with M1–M3 in occlusal view*, 2–3, MLP 90–II–13–15a, fragmento mandibular derecho con incisivo, canino y m1–m3 en vistas oclusal y labial/ *right mandibular fragment with incisive, canine and m1–m3 in occlusal and labial views*; 4–5, *Argyrolagoidea* indet., MPEF–PV 4846, fragmento mandibular ?izquierdo con un molariforme/ *left mandibular fragment with a molariform tooth*. Escala/ *scale* = 1 mm.

cuales el posterior es más largo y ancho que el anterior. El molariforme presenta cierto desgaste; ambos surcos recorren toda la altura del diente hasta la base de la corona. La raíz es abierta.

Comparado con los argirolágidos y patagónidos conocidos, MPEF-PV 4846 muestra al menos un rasgo distintivo: el diastema extremadamente corto entre el primer molariforme y el alvéolo anterior. Además, el diastema no es plano, sino en forma de cresta. Los surcos del molariforme no son tan profundos como en los argirolágidos ni tan superficiales como en los patagónidos subadultos. En cuanto al contorno oclusal del molariforme, es suavemente bilobulado a diferencia de los patagónidos, mientras que, a diferencia de los argirolágidos, no termina en forma aguda, sino plana.

Posiblemente, este ejemplar constituya un nuevo taxón de Argyrolagoidea. A la espera de materiales más completos, optamos por considerarlo un Argyrolagoidea indet.

Cohorte "AMERIDELPHIA" Szalay, 1982

Orden DIDELPHIMORPHIA Gill, 1872

Superfamilia DIDELPHOIDEA Gray, 1821

DIDELPHOIDEA indet.

Figura 7

Material referido. Fragmento de maxilar izquierdo conservando parte de la región palatal, las raíces de los P1 y P3 y los P2 y M1–M4 completos, muy desgastados, MLP 77-VI-13-26 (Fig. 7).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Barranca Sur del lago Colhue Huapi (Departamento de Sarmiento, Provincia del Chubut, Argentina). Niveles inciertos, probablemente referibles al Miembro Colhue Huapi de la Formación Sarmiento (Edad mamífero Colhuehuapense) (H. Herrera, com. pers., 2005).

Medidas. P3: largo, 2,77 mm, ancho, 1 mm; M1: largo,

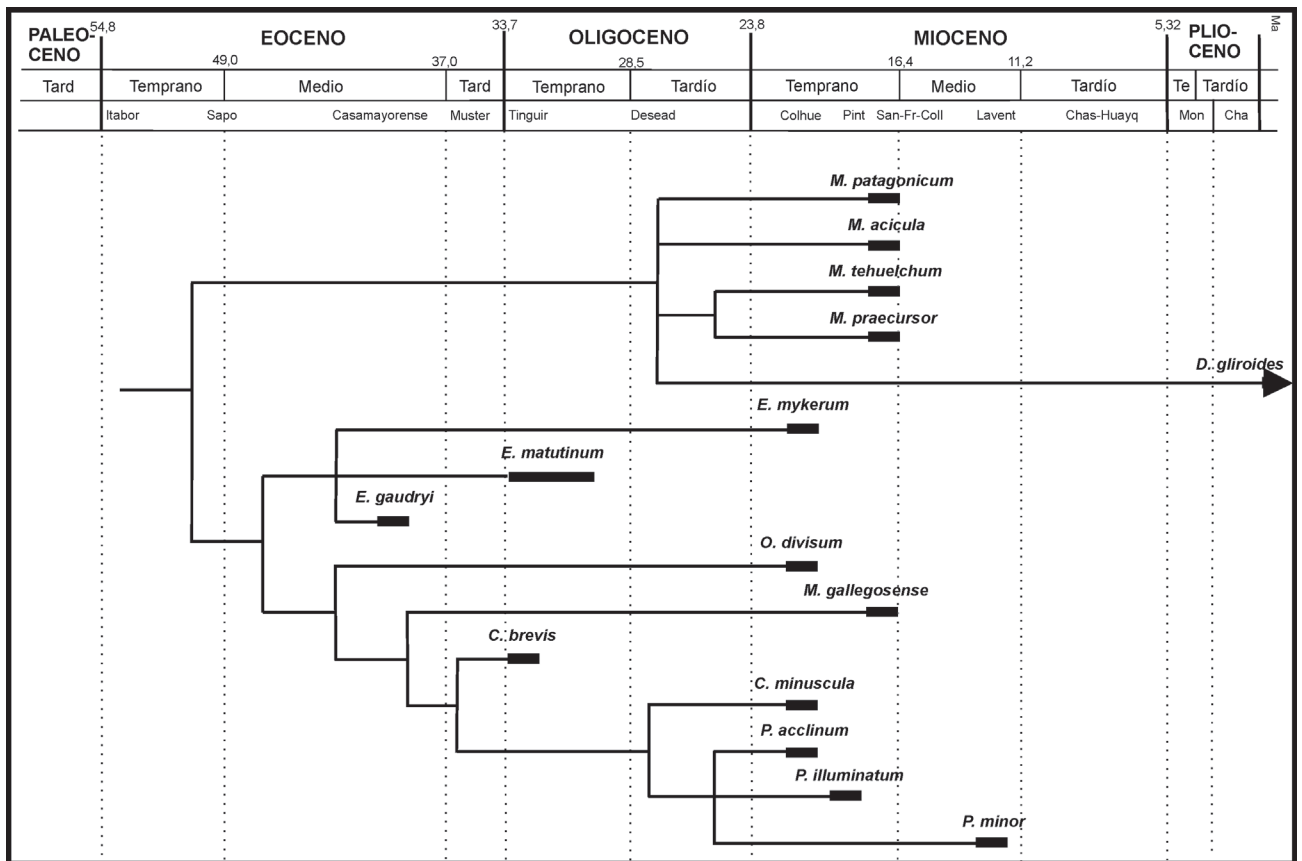


Figura 6. Filogenia de los Microbiotheriidae calibrada en el tiempo, basada en el cladograma de la Figura 2. Las barras sólidas indican las distribuciones temporales conocidas. Las unidades geocronológicas, Edades mamífero y faunas están basadas en Flynn and Swisher (1995) y Gelfo *et al.* (2009)/ time-calibrated phylogeny of Microbiotheriidae based on cladogram in Figure 2. Known ranges of species are indicated by solid bar. Geochronologic units, mammal Ages, and faunas based on Flynn and Swisher, 1995 and Gelfo *et al.*, 2009. **Itabor**, Itaboraiense/ Itaboraian; **Sapo**, fauna de Paso del Sapo/ Paso del Sapo fauna; **Muster**, Mustersense/ Mustersan; **Tinguir**, Tinguiririquense/ Tinguirirican; **Desead**, Deseadense/ Deseadan; **Colhue**, Colhuehuapense/ Colhuehuapian; **Pint**, fauna Pinturense/ Pinturan Fauna; **Sant-Fr-Coll**, Santacrucense, Friasense y Colloncurense/ Santacrucian, Friasian, and Colloncuran; **Lavent**, Laventense/ Laventan; **Chas-Huay**, Chasiyuense y Huayqueriense/ Chasicoan and Huayquerian; **Mon**, Montehermosense/ Montermosan; **Cha**, Chapadmalalense/ Chapadmalalan.

3,71 mm, ancho, 3,40 mm; M2: largo, 3,84 mm; M3: largo, 3,77 mm; M4: largo, 3,25 mm, ancho, 3,61 mm.

Descripción. El maxilar ha preservado el borde labial y anterior del foramen palatino mayor del lado izquierdo; aparentemente, el extremo anterior de este foramen llegaba hasta el nivel de la raíz anterior del P3. Los premolares superiores son alargados y más bien comprimidos en sentido labiolingual. Existe un diastema notable entre el P1 y el P2. A juzgar por los alvéolos y las raíces de P1 y P3, la diferencia de tamaño entre el P1 y el P2 (este último, más grande), por un lado, y entre el P2 y el P3 (este último, más grande), por el otro, es relativamente abrupta. El P2 es tricúspide, con la cúspide central mucho más grande y alta que la anterior y la posterior. La cara labial de este diente es relativamente plana, mientras que la lingual es algo convexa. El diente está engrosado en su porción media, a la altura de la base y por encima del borde anterior de la raíz posterior. El M4 de este ejemplar no está reducido con respecto al M3. Los molares muestran, como rasgo saliente, una fuerte cuenca del trigono limitada lingualmente por el protocono muy robusto. Los M1–M3 tienen los protoconos fuertemente desgastados y, en el caso de los M2–M3, parcialmente rotos, por lo que no es posible advertir la presencia definida de un metacónulo. No existe paracónulo en ninguno de estos molares. El M4, mejor preservado que los anteriores, no tiene paracónulo ni metacónulo. A juzgar por sus bases respectivas, el metacono es más grande que el paracono en los M1–M3. En el M4, ambas cúspides son subiguales en tamaño y altura. Las postmetacristas son sucesivamente más cortas del M1 al M4, en relación con el tamaño relativo de cada diente, y se orientan cada vez más transversalmente respecto del eje dentario. La plataforma estilar es muy angosta, si bien ha preservado las cúspides estilares StA, StB, StC y StD en todos los molares excepto en el M4, en el que se ha preservado sólo la StA y la StB; una minúscula cúspide labial al metacono en este diente podría corresponder a la StD. El paracono y la StB están claramente apareados en los M1–M2; a pesar del fuerte desgaste, puede apreciarse que ambas cúspides están más separadas en el M3, aunque menos en el M4. La preparacrista, tal como se aprecia en el M2, es vestigial y termina labialmente en un punto por delante de la StB. La StA se ubica en un punto más bajo que el resto de las cúspides estilares. La StB es la cúspide más grande en todos los molares. La StC es equidistante de StB y StD en los M1–M2, aparentemente más reducida y desplazada en el M3 e inexistente en el M4. La StD es más reducida, menos diferenciada y comprimida labiolingualmente que la StB y disminuye de tamaño hacia atrás en la serie molar; no obstante, es más alta y diferenciada que la StC en los M1–M3.

Debido al grado de desgaste, es imposible apreciar con claridad la centrocrista en los M1–M3. En el M4, la centrocrista forma, en vista oclusal, una estructura en V.

Comentarios. Las cúspides estilares muestran un moderado desarrollo, excepto la StB que es proporcionalmente grande, lo cual permite descartar su pertenencia a los *Microbiotheria*. Tampoco es referible a ningún grupo de *Sparassodonta*, ya que no muestra ninguno de los rasgos derivados característicos de estos últimos: gran desarrollo de las postmetacristas, orientadas más paralelas al eje dentario que en el ejemplar MLP 77-VI-13-26; reducción de los protoconos; y centrocrista recta y muy corta, con el paracono y el metacono muy próximos entre sí. En los *Polydolopimorphia* y *Paucituberculata*, por su parte, el paracono y el metacono se aparean con las StB y StD, respectivamente. Si bien en MLP 77-VI-13-26 la StB se ubica muy próxima al paracono, la StD se aleja progresivamente del metacono del M1 al M4. Si bien no es posible verificar la presencia o ausencia de cónulos en los M1–M3 de este ejemplar, en el M4 están ausentes, mientras que en todos los *Polydolopimorphia* y en casi todos los *Paucituberculata* están presentes y bien desarrollados. En todo caso, la morfología posterolabial del protocono no sugiere agrandamiento alguno del metacónulo en el ejemplar MLP 77-VI-13-26. El conjunto de rasgos señalados sugiere, por el contrario, la pertenencia de MLP 77-VI-13-26 a algún grupo de *Didelphimorphia*, aún indeterminado. Lamentablemente, el grado de desgaste de la mayor parte de los molares de este ejemplar impide precisar sus posibles afinidades.

Orden indet.

Familia DERORHYNCHIDAE Marshall, 1987

Género *Coona* Simpson, 1938

Type species. *Coona pattersoni* Simpson, 1938.

***Coona gutierrezzi* (Del Corro, 1977) n. comb.**

1977. *Microbiotherium gutierrezzi* Del Corro, p. 32.

1982. *Eomicrobiotherium gutierrezzi* Marshall, p. 60, fig. 27.

Holotipo. MACN-A 18228, fragmento mandibular izquierdo con las raíces del p1, p3, m2 y m4, y con los p2, m1 y m3 casi completos (el m3 tiene roto el trigónido). Colectado por Orlando Gutiérrez en Febrero de 1975. Fue numerado erróneamente por Marshall (1982) como MACN-A 18288.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Localidad “E” en Schaeffer (1947: 3, fig. 1); Cañadón Hondo, Chubut, Argentina. Serie de bentonitas verdes (*bird clay*). Eoceno tardío (Subedad Barranquense, Edad mamífero Casamayorensis).

Medidas. Largo del p2, 1,4 mm; ancho del p2, 0,6 mm; largo del m1, 1,3 mm; ancho del m1 (talónido), 0,9 mm; largo del m3, ca. 1,05 mm; ancho del m3 (talónido), 0,7 mm.

Diagnosis enmendada. Tamaño 40% menor que el de *C. pattersoni*; paracónido proporcionalmente menos reducido; sin cíngulo posterior al talónido.

Emended diagnosis. Size 40 % smaller than *C. pattersoni*; less reduced paraconid; postcingulum absent.

Comentarios. Entre los resultados de este trabajo, se destaca la reconsideración de la entidad y diversidad de los representantes del género *Microbiotherium* (Microbiotheriidae). Esto ha permitido la exclusión de varias especies previamente referidas a este género (véase más arriba). Es el caso de "*Microbiotherium*" *gutierrez* que, además, no puede ser asignada a ningún representante de la Familia Microbiotheriidae ni del Orden Microbiotheria. Si bien no constituye una especie de la Edad Colhuehuapense (objetivo principal de esta contribución), se comenta aquí por ser un resultado directo de este trabajo.

El holotipo (único espécimen asignado) de *Microbiotherium gutierrez*, del Casamayorensis de Cañadón Hondo, fue revisado previamente por Marshall (1982). Este autor asignó la especie al género *Eomicrobiotherium*, considerándolo entonces un Didelphidae. En este mismo género y como especie tipo del mismo, incluyó a *E. gaudryi*; esta última especie había sido referida previamente a "*Coona*" por Simpson (1964, p. 7). Posteriormente (Marshall, 1987; Marshall *et al.*, 1990), se incluyó a *Eomicrobiotherium* entre los Microbiotheriidae.

Nuestra revisión del holotipo de *E. gutierrez* (MACN-A 18288) nos lleva a la conclusión de que no pertenece a la Familia Microbiotheriidae. El material consiste en una man-

díbula izquierda muy fragmentaria y cubierta por laca en la que se han preservado el p3, el m1 y parte del m3. El cuerpo mandibular es relativamente bajo y alargado. El p3 es bajo, pero robusto, y su cúspide central se encuentra fuertemente inclinada hacia delante; se aprecia un amplio diastema entre este diente y el m1; la raíz anterior aparenta estar menos desarrollada que la posterior. El m1 tiene el trigónido más largo que el talónido; el protocónido es subigual en altura al metacónido; el paracónido es mucho más bajo que las dos primeras cúspides, la paracristida está bien desarrollada; el talónido es muy corto; el entocónido es robusto, mucho más alto que el hipocónido, y ocupa buena parte de la pared lingual; no se aprecia desarrollo alguno de la pre-entocristida; el hipocónido es más saliente labialmente que el protocónido; la cristida oblicua termina anteriormente en un punto por debajo de la porción central de la pared posterior del protocónido; el hipoconúlido está notablemente reducido y se ubica inmediatamente por detrás del entocónido; no hay cíngulo posterior al talónido; finalmente, el cíngulo anterobasal está moderadamente desarrollado y bien extendido desde la base del paracónido hasta la base del protocónido. El m3 está roto a nivel del trigónido; su tamaño es subigual o apenas mayor que el del m1; el resto de su morfología no presenta mayores diferencias con aquél. A juzgar por los alvéolos del m4, este molar era subigual o apenas menor que el m3; la raíz posterior del m4 es más chica que la anterior, lo que sugiere que el talónido estaba algo reducido.

El ejemplar MACN-A 18288 pertenece en realidad a los "Ameridelphia" Derorhynchidae. La paracristida bien desarrollada, el acortamiento del talónido, la reducción del hipoconúlido y el gran tamaño y la forma columnar del entocónido son rasgos derivados que excluyen a "*M.*" *gutierrez* de

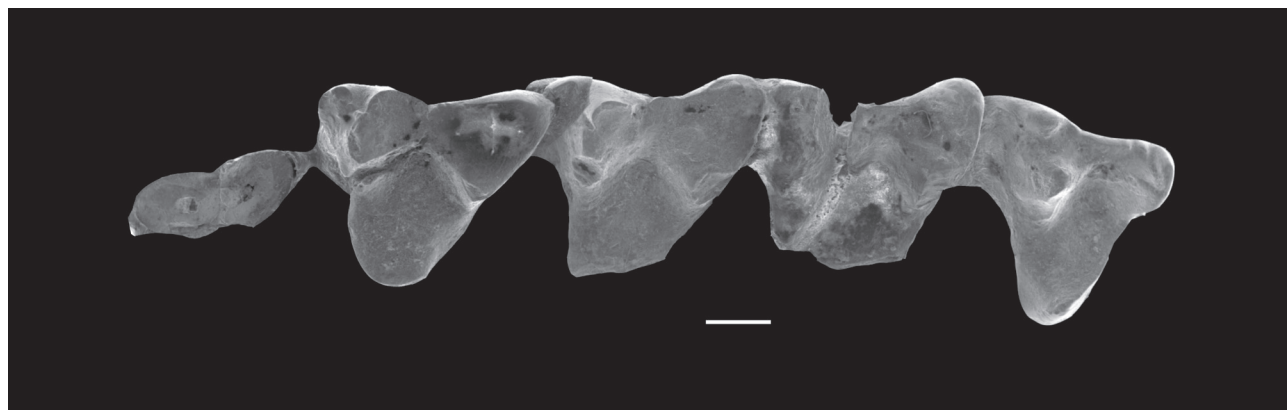


Figura 7. Didelphoidea indet. MLP 77-VI-13-26, fragmento maxilar izquierdo con las raíces de los P1 y P3 y los P2 y M1-M4 completos, en vista oclusal/ left maxillary fragment with P1 and P3 roots, and complete P2 and M1-M4, occlusal view. Escala/ scale= 1 mm.

los Microbiotheriidae. Adicionalmente, la no reducción del m4 y de los cúngulos anterobasales de los molares inferiores constituye un rasgo plesiomorfo ausente en los microbiotéridos y presente en los derorhínquidos, al igual que todos los rasgos derivados mencionados en primer término (Goin, 1991; Goin *et al.*, 1996).

En el contexto de los Derorhynchidae, MACN-A 18228 muestra mayores afinidades con *Coona pattersoni*, especie de la misma edad y de la cual se distingue por su tamaño claramente menor y la ausencia de cúngulo posterior al talónido (postcrístida); asimismo, el paracónido está menos reducido y menos comprimido anteroposteriormente. Por todos estos argumentos, referimos la especie *M. gutierrezzi* al Género *Coona* (Derorhynchidae), dando lugar a la nueva combinación *Coona gutierrezzi*.

CONCLUSIONES

Microbiotheria

El análisis cladístico de los Microbiotheriidae es el primero realizado desde el esquema de relaciones filogenéticas propuesto por Marshall (1982). Nuestros resultados difieren de la hipótesis presentada por este autor en que *Oligobiotherium divisum* y “*Microbiotherium gallegosense*” conforman un clado distinto del que agrupa a *M. acicula*, *M. patagonicum*, *M. tehuelchum* y *D. gliroides*. Otro resultado contrastante es la pertenencia de los clados *Eomicrobiotherium* y *Pachybiotherium* a los Microbiotheriidae.

La composición taxonómica actual de los Microbiotheriidae difiere de la considerada por Marshall (1982) en el reconocimiento de las especies *Clenia minuscule* y *Oligobiotherium divisum* y en la inclusión de *Eomicrobiotherium gaudryi* y *Pachybiotherium acclinum*, excluyéndolas de Didelphidae, así como de otras especies reconocidas recientemente (Goin 1997, Goin *et al.*, 2010a, Goin *et al.*, 2010b). Asimismo, en este trabajo se justifica la exclusión de *Coona gutierrezzi* n. comb. (*Microbiotherium gutierrezzi*, *sensu* Del Corro 1977) de los Microbiotheriidae, un taxón que había sido incluido en *Eomicrobiotherium* por Marshall (1982).

Para Marshall (1982), la máxima diversificación taxonómica de los microbiotéridos habría ocurrido en el Santacrucense, con el registro de cuatro especies pertenecientes al género *Microbiotherium*. Por el contrario y como resultado de esta revisión, se aprecia que la máxima diversidad ocurrió en el Colhuehuapense, con el registro de cinco géneros y cinco especies (una de ellas innominada; Tabla 3). En el nuevo esquema taxonómico, en el Santacrucense están presentes cinco especies, pero pertenecientes a sólo dos géneros.

Si bien existen incertezas en las relaciones filogenéticas de los microbiotéridos, expresadas en dos politomías en la filogenia obtenida (Fig. 2), es posible especular acerca de las principales etapas de diversificación evolutiva de estos metaterios. Puesta en un contexto temporal (Fig. 6), la filogenia de los microbiotéridos muestra que es probable que este grupo haya tenido dos cladogénesis principales. La primera, a principios o mediados del Eoceno, dando origen a los dos clados mayores de microbiotéridos: el que agrupa a *Microbiotherium* y *Dromiciops*, por un lado, y el que agrupa los restantes microbiotéridos, por el otro. La segunda, a fines del Oligoceno o principios del Mioceno, produciendo la diversificación de los clados *Clenia–Pachybiotherium* y *Microbiotherium–Dromiciops*. Estos dos eventos no agotan las radiaciones ocurridas entre los miembros del orden: los Woodburnodontidae más antiguos conocidos (los miembros más generalizados del orden) corresponden al Paleoceno tardío–Eoceno temprano de la Formación Las Flores (Goin y Forasiepi, datos no publicados), por lo que es posible hipotetizar un origen y una radiación inicial de los Microbiotheria en el Paleoceno (¿medio?).

Polydolopimorphia

La presencia de *Proargyrolagus* entre los marsupiales colhuehuapenses de la Patagonia constituye un hallazgo interesante e inesperado. Al igual que en el caso de *Necrolestes* Ameghino, 1891 (Goin *et al.*, 2007a), dicho registro parece ser, más probablemente, fruto directo de la gran presión de muestreo que se ha venido realizando en niveles del Miembro Colhue-Huapi de la Formación Sarmiento. Es así que taxones usualmente poco o nada representados por causas diversas (tafonómicas, bajo número poblacional, etc.) aparecen en el registro, aumentando así nuestro conocimiento de la diversidad de la fauna de esta edad. Hasta ahora, *Proargyrolagus* era conocido sólo por su especie tipo, *P. boliviensis*, procedente de niveles deseadenses de la localidad de Salla, Bolivia. Por lo tanto, el registro de *P. argentinus* sp. nov. amplía las distribuciones temporal y geográfica previamente conocidas para este género.

Anargyrolagus primus y *Patagonia peregrina* estaban representadas por restos fragmentarios de sus denticiones. El conjunto de especímenes aquí estudiados incluyó ejemplares con la dentición inferior completa de *A. primus* y la superior de *P. peregrina*, permitiendo de este modo incrementar el conocimiento de sus series dentarias y la morfología molar. Asimismo, el estudio de la morfología dentaria de *A. primus* y *P. argentinus* fue clave para la comprensión de las homologías de cúspides y crestas de los Argirolagidae neógenos más derivados.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M.G. Vucetich y a C. Deschamps por toda la ayuda recibida en torno a los especímenes recolectados en el campo. Al personal del MLP, MACN, UBA y Duke (técnicos, estudiantes, investigadores y responsables del proyecto) que colectó y/o revisó los concentrados fosilíferos de los cuales proceden muchos de los especímenes estudiados. A M. Tomeo por la confección de las figuras que ilustran este trabajo. A un revisor anónimo, A. Forasiepi y E. Cerdeño por sus valiosas observaciones y comentarios al manuscrito originalmente enviado. F. Goin agradece a la Fundación Alexander von Humboldt (Alemania). F. Goin y A. Abello agradecen al CONICET (Argentina, PIPs 5621 y 0361). Parte sustancial de los materiales aquí estudiados fueron colectados merced a un subsidio de la National Science Foundation (Grants SBR 93-18942 y DEB 99-07985) a R. Kay, R. Madden (Duke University) y colegas del MLP.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1–26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–1027.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240–259.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. *Segundo Censo Nacional de la República Argentina* 1: 111–255.
- Ameghino, F. 1901. Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains Crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 16: 349–426.
- Ameghino, F. 1902. Première contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 71–138.
- Ameghino, F. 1903–1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 56: 193–208 (1903); 57: 162–175, 327–341; 58: 35–71, 182–192, 225–291 (1904).
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional Historia Natural de Buenos Aires* 15: 1–568.
- Ameghino, F. 1907. *El origen del hombre*. La Reforma, La Plata, p. 256–265.
- Archer, M. 1984. The Australian marsupial radiation. En: Archer y G. Clayton (Eds.), *Vertebrate zoogeography and evolution in Australasia*. Hesperian Press, Perth, p. 633–808.
- Carlini A.A., Pascual R., Goin F.J. 2007. A new argyrolagid marsupial from the Early Miocene of Patagonia (Argentina). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 245: 323–330.
- Del Corro, G. 1977. Un nuevo microbioterio (Marsupialia) del Eoceno de Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 2: 31–3.
- Eaton, J.G. 1993. Therian mammals of the Cenomanian (Late Cretaceous) Dakota Formation, southwestern Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 105–124.
- Flynn, J. y Swisher, C.C. III 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: Correlation to global geochronologies. En: W.A. Berggren, D.V. Kent, M.P. Aubry y J. Hardenbol (Eds.), *Geochronology, time scales, and global stratigraphic correlation. SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication* 54: 317–333.
- Gelfo, J.N., Goin F.J., Woodburne, M.O. y de Muizon, C. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology* 52: 251–269.
- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 11: 1–22.
- Goin, F.J. 1991. *[Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia, Didelphimorphia) del Cenozoico tardío de la Región Pampeana]*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 327 p. [Inédita].
- Goin, F.J. 1997. New clues for understanding Neogene marsupial radiations. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *A History of the Neotropical Fauna. Vertebrate Paleobiology of the Miocene in Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 185–204.
- Goin, F.J. 2006. A review of the Caroloameghiniidae, Paleogene South American "primate-like" marsupials (?Didelphimorphia, Peradectoidae). En: D. Kalthoff, T. Martin y T. Mörs (Eds.), *Festband für Herrn Professor Whighart v. Koenigswald anlässlich seines 65. Geburtstages. Palaeontographica Abteilung A* 278: 57–67.
- Goin, F.J. y Candela, A. 2004. New Paleogene marsupials from the Amazon Basin of Eastern Perú. En: K.E. Campbell Jr. (Ed.), *The Paleogene mammalian fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series* 40: 15–60.
- Goin, F.J., Candela, A.M.; Bond, M., Pascual, R. y Escribano, V. 1996. Una nueva "comadreja" (Mammalia, Marsupialia) del Paleoceno de Patagonia. *Congreso Paleógeno de América del Sur (Santa Rosa), Resúmenes*, p. 12.
- Goin, F.J., Woodburne, M.O., Case, J.A., Vizcaíno, S.F. y Reguero, M. 1999. New discoveries of "opossum-like" marsupials from Antarctica (Seymour Island, Middle Eocene). *Journal of Mammalian Evolution* 6: 335–365.
- Goin, F.J., Sánchez-Villagra, M.R., Kay, R.F., Anaya-Daza, F. y Takai, M. 2003. New palaeothentid marsupial from the Middle Miocene of Bolivia. *Palaeontology* 46: 307–315.
- Goin, F.J., Abello A., Bellosi, E., Kay, R., Madden, R. y Carlini, A.A. 2007a. Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense). Parte I: Introducción, Didelphimorphia y Sparassodonta. *Ameghiniana* 44: 29–71.
- Goin, F.J., Zimicz, N., Reguero, M.A., Santillana, S., Marenssi, S.A. y Moly, J.J. 2007b. New Mammal from the Eocene of Antarctica, and the origins of the Microbiotheria. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62: 597–603.
- Goin, F.J., Abello, M.A. y Chornogubsky, L. 2010a. Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's Grande Coupure. En: R.H. Madden, A.A., Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 71–107.
- Goin F.J., Tejedor, M.F., Abello, M.A., Martin, G. M. 2010b. Un nuevo microbioterio (Mammalia, Marsupialia, Microbiotheria) de la Formación Pinturas (Mioceno temprano) de la provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 47: 117–122.
- Goin, F.J., Zimicz, N., Forasiepi, A.M., Chornogubsky, L.C., Abello, M.A. En prensa. The Rise and Fall of South American Metatherians: Contexts, Adaptations, Radiations, and Extinctions. En: A.L. Rosenberger y M.F. Tejedor (Eds.), *Origins and Evolution of Cenozoic South American Mammals*. Springer.
- Goloboff, P.A. y Farris, J.S. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics* 17: 26–34.
- Goloboff, P.A., Farris, J. y Nixon, K. 2003. *T.N.T.: tree analysis using new technology*. Program and documentation available from the authors and at: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository, Monthly Journal and Review* 15: 296–311.
- Hershkovitz, P. 1971. Basic crown pattern and cusp homologies of mammalian teeth. En A.A. Dahlberg (Ed.), *Dental morphology and evolution*. University Chicago Press, Chicago, p. 95–150.
- Hershkovitz, P. 1982. The staggered marsupial lower third incisor (I3). *Geobios, Mémoire Spécial* 6: 191–200.
- Hoffstetter, R. y Villarroel, C. 1974. Découverte d'un marsupial microtagulidé (Argyrolagidé) dans le Pliocène de l'Altiplano bolivien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 278: 1947–1950.
- Huxley, T.H. 1880. On the applications of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1880: 649–66.

- Marshall, L.G. 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. *University of California Publications in Geological Sciences* 117: 1–89.
- Marshall, L.G. 1982. Systematics of the South American marsupial family Microbiotheriidae. *Fieldiana, Geology* 10: 1–75.
- Marshall, L.G. 1987. Systematics of Itaboraian (Middle Paleocene) age “opossum-like” marsupials from the limestone quarry at São José de Itaboraí, Brazil. En: M. Archer (Ed.), *Possums and Opossums, Studies in Evolution*, Vol 1. Surrey Beatty and Sons, Sydney, p. 91–160.
- Marshall, L.G. y Muizon, C. de 1995. Part II: The skull. En: *Pucadelphys andinus (Marsupialia, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 165: 21–90.
- Marshall, L.G., Case, J.A., Woodburne, M.O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. *Current Mammalogy* 2: 433–502.
- Mones, A. 1982. An equivocal nomenclature: what means hypsodonty? *Paläontologisches Zeitschrift* 56: 107–111.
- Oliveira, E.V. 1998. [Taxonomia, filogenia e paleobiogeografia de marsupiais “poliprotodontes” do Mesopaleoceno da Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. Tesis doctoral. Universidad Federal de Rio Grande do Sul, 327 p. Inédita].
- Oliveira, E.V. y Goin, F.J. 2011. A reassessment of bunodont metatherians from the Paleogene of Itaboraí (Brazil): Systematics and age of the Itaboraian SALMA. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14: 105–136.
- Pascual, R. 1980. Nuevos y singulares tipos ecológicos de marsupiales extinguidos de América del Sur (Paleoceno tardío o Eoceno temprano) del Noroeste argentino. *20º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 10º Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires), *Actas* 2: 151–173.
- Pascual, R. y Carlini, A.A. 1987. A new superfamily in the extensive radiation of South American Paleogene marsupials. *Fieldiana Zoology, new series* 39: 99–110.
- Pascual, R., y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372–412.
- Paula Couto, C. de 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Didelphidae. *American Museum Novitates* 1567: 1–26.
- Reig, O.A. 1955. Noticia preliminar sobre la presencia de microbiotherinos vivientes en la fauna Sudamericana. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 2: 121–30.
- Reig, O.A., Kirsch, J.A. W. y Marshall, L.G. 1987. Systematic relationships of the living and neocenoic American “opossum-like” marsupials (suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleocene New World and European metatherians. En: M. Archer (Ed.), *Possums and Opossums—Studies in Evolution*, Vol 1. Surrey Beatty and Sons, Sydney, p. 1–89.
- Rieppel, O. 1988. *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser Verlag, Basilea, 202 p.
- Rieppel, O. 1994. Homology, topology, and typology: the history of modern debates. En: B.K. Hall (Ed.), *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*. Academic Press, Nueva York, p. 63–100.
- Ringuelet, A.B. 1953. Revisión de los didelfidos fósiles argentinos. *Revista del Museo Universidad Eva Perón* 3: 265–308.
- Sánchez-Villagra, M.R. y Kay, R.F. 1997. A skull of *Proargyrolagus*, the oldest argyrolagid (Late Oligocene Salla Beds, Bolivia), with brief comments concerning its paleobiology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 717–724.
- Sánchez-Villagra, M.R., Kay, R.F. y Anaya-Daza, F. 2000. Cranial anatomy and paleobiology of the Miocene marsupial *Hondalagus altiplanensis* and a phylogeny of argyrolagids. *Palaeontology* 43: 287–301.
- Schaeffer, B. 1947. An Eocene serranid from Patagonia. *American Museum Novitates* 1331:1–9.
- Simpson, G.G. 1930. Post-Mesozoic Marsupialia. En: J.F. Pompeckj (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, pars 47. Backhuys, Berlín, p. 1–87.
- Simpson, G.G. 1932. Some new or little-known marsupials from the Colpodon beds of Patagonia. *American Museum Novitates* 575: 1–12.
- Simpson, G.G. 1938. A new marsupial from the Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates* 989: 1–5.
- Simpson, G.G. 1964. Los mamíferos casamayorenses de la Colección Tournouër. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1–21.
- Simpson, G.G. 1967. The beginning of the age of mammals in South America. Part. 2. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 137: 1–259.
- Simpson, G.G. 1970. The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 139: 1–86.
- Szalay, F.S. 1982. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. En: M. Archer (Ed.), *Carnivorous Marsupials*, Vol. 2. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, p. 621–640.
- Thomas, O. 1894. On *Micoureus griseus*, Desm., with description of a new genus and species of Didelphidae. *Annals and Magazine of Natural History* 6:184–188.
- Vucetich, M.G., Kramarz, A.G. y Candela, A.M. 2010. Collhuahuanian rodents from Gran Barranca and other Patagonian localities: the state of the art. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 206–220.
- Vullo, R., Gheerbrant, E., Muizon, C. de y Néraudeau, D. 2009. The oldest modern therian mammal from Europe and its bearing on stem marsupial paleobiogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19910–19915.
- Wolff, R.G. 1984. A new Early Oligocene Argyrolagoid (Mammalia, Marsupialia) from Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 108–113.

doi: 10.5710/AMGH.9.11.2012.570

Recibido: 11 de enero de 2012

Aceptado: 9 de noviembre de 2012