UN PRIMITIVO NOTONYCHOPIDAE (LITOPTERNA) DEL PALEOCENO INFERIOR DE PUNTA PELIGRO, CHUBUT, ARGENTINA

J. F. Bonaparte * y J. Morales **

RESUMEN

Se comunica un nuevo ungulado con dentición pre-selenodonta del Paleoceno inferior, Peligrense, de Patagonia, Argentina. Su morfología dentaria es muy similar a la de *Notonychops*, pero con caracteres más primitivos. La morfología de las cúspides, el tipo de desgaste y los caracteres crescentiformes del M_3 indican que *Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov. presenta fuertes evidencias del desarrollo de caracteres selenodontos, por lo que se lo considera como el más primitivo representante del orden Litopterna.

Requisia y probablemente *Wainka* son primitivos en relación a *Notonychops*, pero su similitud morfológica justificaría su inclusión en la misma familia Notonychopidae. Se considera que la radiación adaptativa de los ungulados paleocenos de América del Sur fue precoz, eventualmente rápida, lo que dificulta encontrar un modelo filogenético suficientemente explicativo.

Palabras clave: *Litopterna*, *Notonychopidae*, *Paleoceno inferior*, *Punta Peligro*, *Argentina*.

ABSTRACT

The discovery of a new ungulate species, *Requisia vidmari* gen. nov., nov. sp. in the lower Paleocene of Punta Peligro, Chubut (Argentina) represents the earliest known record of Litopterna. The dental morphology of this new genus is very similar to that known for *Notonychops powelli* Soria, 1989, differing mainly by its more primitive M_3 , which is less elongated and less selenodont. *Requisia vidmari*, together with *Wainka tshotshe* Simpson, 1948, can be included in the family Notonychopidae, which appear to represent an ancestral grade in the evolution of Litopterna. Because cladogenesis of South American ungulates clearly took place prior to the Punta Peligro fauna and was apparently rapid, phylogenetic interpretation is difficult.

Key words: *Litopterna*, *Notonychopidae*, *Lower Paleocene*, *Punta Peligro*, *Argentina*.

Introducción

En el verano de 1991 el Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» organizó un viaje de exploración paleontológica en cooperación con el Departamento de Geología de la Universidad Nacional de la Patagonia, al denominado «Banco Negro Inferior», parte superior de la Formación Salamanca *sensu* Andreis *et al.* (1975), que se expone en las cercanías de Punta Peligro, ubicada en la costa atlántica a unos 50 km al norte de Comodoro Rivadavia (fig. 1). Como resultado de viajes anteriores, Bonaparte *et al.* (1993) dieron a

conocer diversos ungulados de este «Banco Negro Inferior», el cual tras el notable hallazgo de monotremas realizado por Pascual *et al.* (1992) y el reconocimiento que *Sudamerica ameghinoi* corresponde al orden Multituberculata (Krause y Bonaparte, 1990) se ha convertido en la más singular de las localidades fosilíferas con mamíferos cenozoicos de la Patagonia.

En este trabajo se da a conocer un primitivo ungulado, probablemente vinculado a la radiación adaptativa que dio origen a los Litopterna, uno de los grupos de ungulados más distintivos que caracterizan a la fauna de mamíferos cenozoicos de

* Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia». Avda. Angel Gallardo 470. 1405 Buenos Aires, Argentina.

** Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. C/ José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid, España.

Fig. 1.—Situación geográfica del yacimiento de Punta Peligro, Chubut, Argentina.

América del Sur. La diferenciación básica de los ungulados sudamericanos se inició en el Tiupampense, Edad/Mamífero reconocida por Ortiz-Jaureguizar y Pascual (1989), Pascual y Ortiz-Jaureguizar (1990), correspondiente al Paleoceno inferior (Van Valen, 1988), probablemente equivalente del Puerquense de América del Norte (Bonaparte *et al.*, 1993; De Muizon y Brito, 1993). Allí, en la fauna local de Tiupampa comunicada por De Muizon *et al.* (1983, 1984), Marshall y De Muizon (1988), De Muizon (1991) se han reconocido taxones de condilartros Mioclaenidae diferenciados en una subfamilia sudamericana Molinodinae, ya reconocida pero no nombrada por De Muizon (1991), y nombrada simultáneamente por Bonaparte *et al.* (1993) y De Muizon y Brito (1993), caracterizados por rasgos bunodontes no observados en los Mioclaenidae norteamericanos. Esta diferenciación interpretada en esa jerarquía taxonómica parece corresponder al inicio de la evolución endémica protagonizada por los mioclenidos inmigrantes que colonizaron, a principios del Paleoceno, el continente sudamericano.

En la fauna local de Punta Peligro, los Molinodinae *Raulvaccia* y *Escribania* están más claramente diferenciados. También en esta fauna se manifiesta el más antiguo y marcado endemismo en la especie *Peligrotherium tropicalis*, cuyo género ha permitido reconocer la familia Peligrotheriidae (Bonaparte *et al.*, 1993). Tenemos así en los primitivos ungulados del «Banco Negro Inferior», aunque sólo conocidos por restos craneanos, mandibulares y dentarios incompletos, una fascinante etapa evolutiva inicial de la diferenciación de algunos de los grupos de mamíferos endémicos de América del Sur. La variada problemática interpretativa que plantea esa temprana diversificación, probablemente heterogénea y por ahora confusa, no habría seguido un camino

evolutivo lineal, sino por el contrario en mosaico, según se desprende de los numerosos y variados registros del Paleoceno superior de Argentina y Brasil (Ameghino, 1901; Simpson, 1948; De Paula Couto, 1952; Patterson y Pascual, 1972) y de los intentos interpretativos más recientes (Cifelli y Soria, 1983; Soria, 1989a y b; Cifelli, 1983a y b, 1993). Es de esperar que la disponibilidad de estos materiales novedosos y más antiguos que los tratados por esos autores nos permitan acercarnos a interpretaciones más satisfactorias sobre algunos aspectos de la temprana diferenciación de estos ungulados.

Sistemática y descripción

Orden LITOPTERNA Ameghino, 1889.
 Familia NOTONYCHOPIDAE Soria, 1989.
 Género tipo *Notonychops* Soria, 1989
Requisia gen. nov.
Requisia vidmari sp. nov.

Distribución

Parte superior de la Formación Salamanca *sensu* Andreis *et al.* (1975), Paleoceno inferior, Chubut, Patagonia, Argentina.

Diagnosis

Ungulado pre-selenodonto, distinto a los Molinodinae buno-braquiodontos de Tiupampa y Punta Peligro. Premolares superiores y M_3 del morfotipo presente en *Notonychops*, pero con parastilo y metastilo subiguales, cíngulo labial del P^3 - P^4 muy pequeño, y P^4 menos molarizado.

Holotipo

UNPSJB Pv 944. Fragmento de maxilar derecho con los premolares 3 y 4 relativamente completos, raíces incompletas de los molares 1 y 2, y porción medial del alvéolo interno del molar 3 (figs. 2 y 3, Pl 1; fig. 1).

Procedencia estratigráfica

Niveles inferiores del «Banco Negro Inferior», sección superior de la Formación Salamanca *sensu* Andreis *et al.*, 1975, Edad/Mamífero Peligrense (Bonaparte *et al.*, 1993), Paleoceno inferior.

Plancha 1: 1.—*Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov. Holotipo, fragmento de maxilar con P³⁻⁴, y alvéolos del M¹⁻². Vista oclusal estereoscópica Paleoceno inferior de Punta Peligro. Escala gráfica 5 mm. 2.—*Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov., fragmento de maxilar con P³⁻⁴. Vista oclusal estereoscópica. Paleoceno inferior de Punta Peligro. Escala gráfica 5 mm. 3.—*Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov., fragmento de molar superior, probablemente un M¹ izquierdo. Vista oclusal estereoscópica. Paleoceno inferior de Punta Peligro. Escala gráfica 5 mm. 4.—*Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov., M₃ derecho. Vista oclusal estereoscópica. Paleoceno inferior de Punta Peligro. Escala gráfica 5 mm.

Procedencia geográfica

A unos 200 m al oeste de los acantilados costeros de Punta Peligro, 50 km al norte de Comodoro Rivadavia, provincia de Chubut, Patagonia, Argentina.

Diagnosis

La misma que para el género por monotipia.

Hipodigma

UNPSJB Pv 945. Fragmento de maxilar derecho con los premolares 2 y 3 completos (fig. 3, Pl. 1; fig. 2).

Material referido

UNPSJB Pv 947, molar superior incompleto, probablemente M^1 izquierdo (fig. 4, Pl. 1; fig. 3). UNPSJB Pv 946, M_3 izquierdo, con el trigónido afectado por meteorización (fig. 5, Pl. 1; fig. 4).

Descripción

Holotipo. UNPSJB Pv 944

El holotipo es un fragmento de maxilar derecho con los premolares 3 y 4 casi completos, el sector posterior del alvéolo del P^2 , parte de las raíces del M^1 , la raíz interna del M^2 , y un sector dorsal anterior del alvéolo interno de la raíz del M^3 . El fragmento de maxilar tiene adherido un relleno de matriz de la porción lateral del conducto de las narinas, un sector muy vascularizado del seno maxilar ubicado dorsalmente de los M^2 y M^3 , y restos de un foramen maxilar ubicado dorsalmente del P^3 . La cara externa del maxilar se ha preservado sólo en el sector de los P^{3-4} y en la parte anterior del M^1 .

El P^3 (longitud, 5,8 mm; anchura, 8 mm) está incompleto ya que falta el sector más anterior entre la «cúspide labial» y el protocono, incluso la parte labial de éste. No obstante, a nivel del alvéolo se ha conservado el grosor del esmalte quebrado, lo que permite lograr una reconstrucción aproximada del sector. Otros sectores de esmalte faltan, uno en el lado labial de la «cúspide labial», frente al ectoflexo, y otro en el sector lingual de la «cúspide labial». Estas falencias junto al desgaste que presenta en gran parte del precíngulo limitan la descripción y comparación de este premolar. La «cúspide labial» es mesiodistalmente más extensa que transversalmente. Labialmente a esta cúspide existe una región estilar bien definida, con expansiones subcirculares anterior y posterior, enmarcadas por los sectores correspondientes del cíngulo labial. El estilo posterior es más amplio que el anterior y el cíngulo que lo bordea posee cuatro cúspulas. El ectoflexo es poco marcado y no posee cíngulo. El protocono es relativamente grande a juzgar por la porción conservada. Una leve depresión rodea lingualmente al protocono y se une a los extremos linguales de los cíngulos anterior y posterior. Del protocono hacia la «cúspide labial» se extiende una superficie que forma un ángulo de 80° con la cara lingual de la «cúspide labial». Del precíngulo se conserva su sector más lingual que está bien definido por una

Fig. 2.—*Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov. Holotipo: A, fragmento de maxilar con P^{3-4} , y alvéolos del M^{1-2} . En vista oclusal. B, detalle de los P^{3-4} . Paleoceno inferior de Punta Peligro. Escala gráfica 5 mm.

foseta. La reconstrucción del P^3 nos muestra que su morfología general habría sido comparable a la del P^4 .

El P^4 (longitud, 6,3 mm; anchura, 9 mm) está prácticamente completo, con efectos de desgaste por oclusión en el protocono, en toda la extensión mesiodistal de la «cúspide labial», y en la región de la paracrista y precíngulo. Es levemente más grande que el P^3 . La «cúspide labial» es grande y muestra en su cara lingual un surco dorsoventral que sugiere una etapa previa a la definición de para y metacono. El desgaste que posee llega hasta el sector del metastilo, formando un lofo que se reduce hacia delante, alcanzando al parastilo. Como en el P^3 el metastilo es más grande, con la depresión más profunda y la cresta del cíngulo que la bordea labial y posteriormente es pronunciada, con cuatro cúspulas poco evidentes. La foseta del metastilo está bordeada anterior y labialmente por la cresta del cíngulo anterior que no presenta cúspulas. Ambas fosetas de la región estilar confluyen dorsalmente hacia el modesto ectoflexo, desprovisto de cíngulo. El protocono es de base relativamente grande, cónico, de tal modo que su ápice es relativamente reducido. Presenta desgaste por oclusión que labialmente se prolonga por la paracrista hasta el parastilo; posterolabialmente el desgaste se prolonga hasta un incipiente cónulo; y sobre la metacrista hasta la región próxima al metastilo. En los tres sectores de desgaste presenta tendencia a la formación de lofos. El protocono es ventralmente menos pronunciado que la «cúspide labial», y entre ambos existe una superficie mesiodistalmente convexa y transversalmente cóncava. En esa superficie el esmalte es de textura rugosa, especialmente en el sector posterior en donde se observan gránulos. Los cíngulos anterior y posterior forman una foseta cerca del borde lingual del premolar, pero sin indicios de cúspides en sus bordes.

Del M^1 se ha conservado sólo las raíces interna y la anteroexterna unidas. El tamaño de la raíz interna indica que el sector del protocono era mesiodistalmente mayor que en el P^4 .

Fig. 3.—*Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov., fragmento de maxilar con P³⁻⁴. En vista oclusal. Paleoceno inferior de Punta Peligro. Escala gráfica 5 mm.

Del M² se conservó sólo la raíz interna que es de diámetro mesiodistal mayor que en el M¹.

Finalmente, del M³ se ha preservado el sector superior, incompleto del alvéolo de la raíz interna. A pesar de estar incompleto este sector alveolar nos otorga confianza en la identificación de la serie dentaria, que desde el sector posterior del alvéolo del P² se extiende hasta el vestigio del alvéolo interno del M³.

Maxilar izquierdo incompleto con premolares. UNPSJB Pv 954

Se trata de un fragmento de maxilar izquierdo con dos premolares, probablemente los P² y P³, hallado junto al ejemplar holotipo. El fragmento de maxilar sólo alberga los dientes y no advertimos en él ningún detalle morfológico de interés. Los premolares están prácticamente completos, con algún efecto de meteorización sólo en la «cúspide labial» y de desgaste por oclusión.

El P² (longitud, 5,6 mm; anchura, 6 mm) es de contorno triangular, tan extenso mesiodistalmente como transversalmente. Los cíngulos anterior y posterior recorren casi todo el perímetro del premolar excepto en un muy breve sector labial, y en el sector lingual del paracono. Se observan cúspulas en el sector anterobucal del precíngulo y en la mayor parte del sector posterior del postcíngulo. La «cúspide labial» es proporcionalmente grande y su base cubre prácticamente toda la extensión mesiodistal del premolar entre ambos cíngulos. El ápice de la cúspide no se ha preservado, pero lo que se observa de su contorno indica que era de mayor diámetro mesiodistal que transversal, y que su desgaste se prolonga hacia delante, formando una suerte de lofo. El protocono posee fuerte desgaste por oclusión, especialmente en su mitad posterior, y que se prolonga en una extensa superficie orientada posteriormente, cubriendo parte del sector posterobucal de la «cúspide labial». El protocono es menos pronunciado que la «cúspide labial» y entre ambos hay un valle transversalmente cóncavo y mesiodistalmente muy convexo. En la región estilar no están definidas las depresiones anterior y posterior que se observan en el P³. Aunque con efectos de desgaste, hay evidencias de una cúspide en el metastilo.

El P³ (longitud, 5,5 mm; anchura, 7,5 mm) es más extenso transversalmente que mesiodistalmente. La «cúspide labial» es el rasgo más prominente que posee. Es cónica, con sus caras lingual y bucal convexas, esta última prácticamente en línea con la cara externa de la corona. Esta cúspide es algo alargada mesiodistalmente, con mayor desgaste por oclusión en su sector posterolingual el que alcanza hasta la cúspide del metastilo. Los cíngulos anterior y posterior son extensos, comparables a la extensión que presentan en el P². La región estilar está mejor definida que en el P², con una leve plataforma estilar formada

Fig. 4.—*Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov., fragmento de molar superior, probablemente un M¹ izquierdo. En vista oclusal. Paleoceno inferior de Punta Peligro. Escala gráfica 5 mm.

por dos concavidades. La anterior, el parastilo, con el reborde marcado y una modesta cúspide parastilar, y la posterior menos marcada pero con la cúspide del metastilo más prominente y unida a la «cúspide labial». El protocono presenta un desgaste por oclusión que se prolonga por la metacrista hasta un punto más atrás y arriba que la cúspide del metastilo, formando un extenso lofo. La paracrista no posee desgaste evidente. Se prolonga dorsalmente en una cara casi vertical, plana, algo inclinada hacia delante, terminando en el precíngulo. Entre el protocono y la base de la «cúspide labial» existe una superficie más plana que en el P², con un cónulo en el sector anterocentral, casi en el borde de la paracrista. La forma que acusa el desgaste de la metacrista sugiere que habría otro cónulo comparable próximo al borde posterior. Estos cónulos sugieren una tendencia acentuada a la molarización del P³.

Molar superior incompleto. UNPSJB Pv 947, referido a *R. vidmari*

Se trata de las 2/3 partes de la corona de un probable M¹ izquierdo, con la raíz del sector lingual completa, en tanto que las dos raíces labiales faltan. El molar muestra fuerte desgaste en el sector lingual, en donde la mayor parte del esmalte ha sido desgastado, quedando la dentina expuesta. El protocono, sea por el desgaste o por condición propia está ubicado más dorsalmente que el metacono y lo poco que se ha conservado del paracono. Se aprecia claramente que el metacono está bien delimitado del paracono, aunque la conexión entre ellos, en forma de V invertida, es de posición más ventral que la región desgastada de la corona. El metacono, desgastado en el sector apical y lingual, forma un lofo más extenso mesodistalmente que transversalmente. La plataforma estilar se ha conservado sólo en el sector posterolabial, en donde se aprecia un fuerte desgaste que ha expuesto la dentina. En la región posterodistal del molar se extiende un hipolofo con desgaste, que deja ver la dentina en su interior. Labialmente este lofo, o cíngulo posterior, descende en forma marcada y se adosa a la base del metacono.

M₃. UNPSJB Pv 946, referido a *Requisia vidmari*

Este molar fue encontrado en las proximidades de los maxilares descritos más arriba. Está completo en su perímetro oclusal pero con efectos de meteorización que han afectado mayor-

Fig. 5.—*Requisia vidmari* gen. nov., sp. nov., M₃ derecho. En vista oclusal. Paleoceno inferior de Punta Peligro. Escala gráfica 5 mm.

mente al trigónido, pero que felizmente permiten observar diversos caracteres importantes para su identificación sistemática, e inferir otros a partir de algunos caracteres preservados. El M₃ se encontró a 5 m del lugar de los maxilares, y consideramos que por su posición en el lugar corresponde, probablemente a uno de los dos maxilares. El molar mide 11,1 mm de largo máximo; el largo mesiodistal máximo del trigónido es de 6,6 mm y su ancho máximo (estimado) de 6 mm; el largo máximo del talónido entre la unión de la cresta oblicua y el borde más posterior de la corona es de 3,5 mm; y el ancho máximo del talónido es de 5,9 mm entre el borde bucal del hipocónido y el lingual de la base del entocónido. En cuanto a las raíces, la anterior está distalmente incompleta, es mesiodistalmente plana y no hay indicaciones de bifurcación en el sector preservado, aunque su sección es en forma de 8, con un engrosamiento interno y otro externo que eventualmente podrían estar distalmente separados. La raíz posterior es sensiblemente mayor que la anterior, mesiodistalmente extensa y algo proyectada hacia atrás. El sector de la raíz correspondiente al hipocónulido es transversalmente reducido y un neto surco labial lo delimita del sector anterior de la raíz del talónido.

El trigónido tiene sus cúspides esbozadas en la dentina ya que el esmalte ha desaparecido por meteorización. Ello nos permite inferir que el protocónido y el metacónido eran las cúspides dominantes, y un pliegue de esmalte nos permite inferir que corresponde a la delimitación basal y posterior del paracónido, la que sería una cúspide alta pero mesiodistalmente reducida. La prominencia de la dentina correspondiente al protocónido está ubicada directamente por delante de la unión de la cresta oblicua al postvállido, y más próxima de este rasgo que del borde anterior, carácter que está presente también en *Esthonyx*, y dentro de la mitad labial del trigónido. El metacónido es de posición muy posterior, cerca del borde lingual, también comparable a *Esthonyx*. El paracónido posee su cara anterior preservada parcialmente, lo que permite reconocer que no estaba ubicado próximo al borde anterior del molar, sino en una posición más central del espacio ocupado por el trigónido. Lo que se puede observar del trigónido incompleto de este molar y por las inferencias sobre su morfología a partir de detalles existentes, sugiere que es del tipo presente en *Esthonyx*, con un postvállido alto, vertical, con el trigónido sensiblemente más alto que el talónido, pero con el carácter distintivo de poseer el paracónido en posición más posterior que en las especies de *Esthonyx* (Simpson, 1937).

El talónido se ha preservado mejor y muestra buena información sobre sus distintos caracteres, excepto para el entocónido que está incompleto. La cuenca del talónido es amplia y muestra que las cúspides no eran del tipo bunodonte como en *Escribania* o *Raulvaccia* de la misma localidad y niveles. Por el contrario, el lado lingual del hipocónido, el lado anterior del hipocónulido y lo que se observa de la base del entocónido indican que eran cúspides relativamente altas, dejando un amplio espacio en la cuenca del talónido. La cúspide más grande es el hipocónido, que marca un pronunciado lóbulo labial. Su cúspide

está desgastada hasta el nivel de la dentina, prolongándose el desgaste por el sector posterior de la cresta oblicua y por la crístida que lo conecta con el hipocónulido. También muestra un pronunciado desgaste subvertical en su cara posterolingual, resultante de su oclusión con la paracrista. La cresta oblicua está orientada hacia el sector lingual de la base del protocónido. Es relativamente delgada y alta, y forma un ángulo de cerca de 85° con la línea del postvállido. El hipocónulido posee desgaste que, como el hipocónido muestra la dentina. Por desgaste se aprecia una conexión funcional con el hipocónido, otra en dirección al entocónido pero que no lo habría alcanzado, y otra prolongación del desgaste hacia delante. En vista externa, el hipocónulido posee una cúspide aguda y está separado del hipocónido por una escotadura angulosa. En cambio la separación con el entocónido es redondeada. Del entocónido sólo se ha preservado su base, que es anteroposteriormente alargada, oblonga, con una relación ancho-largo de 1-2, que sugiere tendría una cúspide transversalmente angosta. Es probable que esta cúspide estuviera levemente más atrás que el hipocónido, a juzgar por un engrosamiento lingual de la base del entocónido. La cuenca del talónido, con algunos efectos de meteorización, sugiere que su área más profunda estaba ubicada entre el hipocónido y el entocónido. De allí asciende en forma marcada hacia el ángulo entre la cresta oblicua y el postvállido, y bastante menos hacia el lado lingual anterior, en donde la cuenca del talónido es abierta. El cingúlido del talónido se extiende en forma continua desde el sector posterior del hipocónido por el contorno posterior hasta el sector del entocónido. Es bien definido, y en sectores en que se ha conservado muestra ser profundo, especialmente entre hipocónido e hipocónulido. A diferencia de *Esthonyx* (*E. bisulcatus*, *E. spatularius*), que no poseen cingulo en el talónido, el M₃ referido a *Requisia* muestra este carácter derivado que junto a la inferida posición del paracónido nos hace interpretar que este molar no corresponde a *Tillo-dontia*.

Comparaciones con otros ungulados de Punta Peligro

Raulvaccia bunodonta Bonaparte et al., 1993

No es posible realizar comparaciones satisfactorias con *R. bunodonta* ya que el único material de esta especie consiste en un M₂, incompleto. No obstante, las siguientes observaciones pueden ser válidas como referencias.

- La cresta oblicua de *Raulvaccia* se une al sector labial del metacónido.
- El postvállido es bajo en *Raulvaccia*, con un plano casi transversal y un breve sector oblicuo hacia atrás y lingualmente.
- Marcada bunodoncia.
- Trigónido más extenso anteroposteriormente que el talónido.

De estos caracteres de *Raulvaccia* es posible rescatar algunos de ellos para fundamentar diferencias con el M₃ referido a *Requisia vidmari*. La dirección casi transversal del postvállido del M₂ de *Raulvaccia* se diferencia claramente de la dirección marcadamente oblicua, dirigida hacia atrás y lingualmente, del postvállido del M₃ referido a *Requisia vidmari*. También el grado de bunodoncia presente en

R. bunodonta es claramente más alto que en *R. vidmari*.

Peligrotherium tropicalis Bonaparte et al., 1993

Del M_3 de *Peligrotherium* no se conocen detalles de la superficie de oclusión pero sí de sus proporciones relativas en relación al resto de la dentición inferior. Así tenemos que el M_3 es el más pequeño, tanto en sentido anteroposterior como bucolingual, de la serie dentaria inferior, debido a un proceso de reducción del tamaño de los tres molares inferiores. Tenemos así que la longitud mesiodistal es de 6,9 mm para el M_1 , 7,1 mm para el M_2 , y aproximadamente 6 mm para el M_3 . En el caso de la especie que nos ocupa no se aprecian evidencias directas de reducción del M_3 , ni tampoco en el caso de los molares superiores, que a juzgar por las raíces preservadas no muestran evidencias de reducción. Por otro lado, los premolares inferiores de *P. tropicalis* están hipertrofiados y deben corresponder a premolares superiores también hipertrofiados. En *R. vidmari* no hay evidencias en tal sentido en los premolares superiores.

Escribania chubutensis Bonaparte et al., 1993

Las comparaciones con esta especie las hemos realizado con el M_3 inferior referido a *R. vidmari*. Así advertimos las siguientes diferencias:

- La sección bucal del trigónido es más corta que en *Escribania*. El postvállido es más oblicuo. El protocónido es de posición más anterior.
- Los sectores anterolingual y anterobucal del trigónido son asimétricos, en tanto que en *Escribania* son casi simétricos.
- Las cúspides del talónido no son bunodontas como en *Escribania* y la cuenca del talónido es más amplia, abierta en *R. vidmari*.
- El hipocónido tiende a formar un lofo que lo une al hipoconúlido en *R. vidmari*; el hipocónido no es cónico como en *Escribania*.
- El postvállido es más alto que en *Escribania*.
- El hipoconúlido es de posición más labial que en *Escribania*.
- La región más alta del molar parece corresponder a las cúspides del trigónido, y no al hipoconúlido como en *Escribania*.
- Hay evidencias de oclusión cortante que no se ven en *Escribania*, y la posición relativa del entocónido es más próxima al extremo posterior.

Estas comparaciones nos indican que *R. vidmari* difiere claramente de los restantes ungulados de

Punta Peligro dados a conocer por Bonaparte et al. (1993), con ciertas reservas pues las mismas están basadas en el M_3 referido a *R. vidmari*. No obstante las diferencias con *P. tropicalis* son las más firmes por el proceso de hipertrofia de premolares y la reducción de los molares, proceso del que no hay evidencias en *R. vidmari*.

Comparación con los Condilartros

Con respecto a los condilartros de Tiupampa (Marshall y De Muizon, 1988; De Muizon, 1991; De Muizon y Marshall, 1987, 1991), la mayor diferencia radica en la tendencia hacia un patrón selenodonto de la dentición de *Requisia*, en contraposición al de *Tiucloaenus minutus* o *Molinodus suarezi* cuya estructura es claramente bunobraquiodonta.

Cuando se compara por ejemplo el M_3 de *Requisia* con el de *M. suarezi*, puede verse con claridad que ambos comparten un mismo patrón estructural, molar relativamente corto con trigónido completo en el que destaca un fuerte paracónido y talónido formado por tres cúspides entre las que el hipocónido es la más desarrollada. Las únicas diferencias estriban en que en *Requisia* tanto el hipocónido como el entocónido son ya decididamente crescentiformes, mientras que en *Molinodus* son más piramidales. Así pues, la principal diferencia de *Requisia* con respecto a estos condilartros es su tendencia manifiesta a un patrón dentario de tipo selenodonto.

Requisia vidmari muestra una notable mezcla de caracteres derivados y primitivos, cuando es comparado con los condilartros de Tiupampa, o con los condilartros y ungulados del Paleoceno de América del Sur. Llama la atención la precoz molarización y selenodoncia de los premolares. Por el contrario la estructura del molar superior y la del M_3 es relativamente primitiva, aunque en ambos, la selenodoncia se marca incipientemente.

Las diferencias con los Didolodontidae son aún más acusadas, todos ellos poseen una dentición estructuralmente más derivada que la de los condilartros de Tiupampa, con aparición en los molares superiores de hipocono, en algunas formas de mesostilo, el mayor grado de molarización de los premolares, pero sobre todo por la fuerte adaptación bunodonta de la dentición.

Comparaciones con *Notonychops powelli* Soria, 1989

Notonychops powelli Soria, 1989 está representado por un cráneo y mandíbulas incompletos, pero con buena información dentaria. Proviene de la sec-

ción inferior de la Formación Río Loro, en la provincia de Tucumán, que Soria y Powell (1982) asignaron al Paleoceno medio. Soria consideró a *Notonychops* como el género tipo de la familia Notonychopidae, familia que refirió al orden Notopterna Soria, 1983.

Las comparaciones del tipo de *R. vidmari* con *N. powelli* son las siguientes:

— *Requisia* es aproximadamente un 10 a 15 % más grande que el holotipo de *Notonychops*.

— Las proporciones entre los P³-P⁴ de *Requisia* y de *Notonychops* se mantienen, ya que en ambos el P⁴ es levemente mayor que el P³.

— Los premolares de *Notonychops* poseen el parastilo más desarrollado que el metastilo, en tanto que en *Requisia* son prácticamente iguales.

— En particular el parastilo del P⁴ de *Notonychops* es sensiblemente mayor que el de *Requisia*.

— El cíngulo labial de los P³-P⁴ de *Notonychops* está bien desarrollado, en tanto que en *Requisia* es prácticamente inexistente.

El resto de los caracteres se conforman satisfactoriamente como para admitir que se trata de géneros muy vinculados; *Notonychops* con caracteres más derivados en: a) parastilo más grande, b) cíngulo labial bien desarrollado y c) mayor molarización del P⁴.

— El tipo de desgaste que posee *Notonychops* es comparable al que presenta *Requisia*.

— *Notonychops* muestra una asimetría marcada entre el parastilo y el metastilo, que no se aprecia en la figura 1A del trabajo de Soria (1989: pág. 262).

Fragmento de maxilar con P²-P³

Existe una identidad básica, familiar, entre ambos ejemplares, pero con diferencias que tienen que ver, como en el caso anterior, con distintos grados de derivación (géneros). Este ejemplar de *R. vidmari* es levemente mayor (menos del 10 %) que *Notonychops*, y presenta menos desgaste.

— El contorno de ambos premolares es muy coincidente en los ejemplares que se comparan, pero:

a) Ectoflexo inexistente en *R. vidmari*, en tanto que en *Notonychops* es evidente, aunque poco marcado, tanto en el P² como en el P³.

b) Plataforma o espacio estilar casi inexistente en *R. vidmari*, en tanto que está bien desarrollado en los P²-P³ de *Notonychops*.

c) P² proporcionalmente más pequeño en *Notonychops*.

d) Paracono proporcionalmente más grande en *R. vidmari*.

e) Metastilo y parastilo sensiblemente más desarrollados en *Notonychops*. En *R. vidmari* sólo incipientes.

M₃

Las comparaciones del M₃ referido a *R. vidmari* con el M₃ de *Notonychops powelli* muestra las siguientes afinidades:

— El postvállido es alto, dispuesto oblicuamente hacia atrás y lingualmente.

— El metacónido es, en ambas formas, de posición posterior. La cuenca del talónido es abierta lingualmente.

— Los caracteres del cíngulo labial.

Al mismo tiempo se aprecian diferencias significativas que, en general, revelan que el M₃ referido a *R. vidmari* posee diversos caracteres plesiomorfos con respecto a *N. powelli*. Las diferencias observadas son las siguientes:

— El M₃ de *R. vidmari* es un 25 % más grande que en *Notonychops*.

— Es probable que los molares inferiores de *R. vidmari* hayan sido proporcionalmente más grandes que en *Notonychops*.

— El metacónido está más delimitado en *Notonychops*; es más breve anteroposteriormente y está bien separado del paracónido.

— El paracónido es de posición anterior y central en *Notonychops*, en tanto que en *R. vidmari* es de posición (inferida) lingual.

— La cresta oblicua es de posición más labial en *R. vidmari*.

— El talónido es de proporciones distintas. En *R. vidmari* es tan ancho como largo; en *Notonychops* es angosto y alargado. El lófidio del talónido de *Notonychops* es continuo, desde el postvállido por el hipocónido hasta el hipoconúlido, formando una media luna de ancho constante. En *R. vidmari* hay un comienzo de lofo en el hipocónido y parte de la cresta oblicua, pero no podría superar la profunda escotadura entre el hipocónido e hipoconúlido.

— El borde anterior del trigónido es más bien plano en *R. vidmari*, en tanto que es muy ovoide en *Notonychops*.

En síntesis, las relaciones con *Notonychops* son muy estrechas, aunque éste es claramente más avanzado en la morfología de M₃, ya notablemente seleccionado como lo reconociera Soria (1989), con hipocónido muy crescentiforme que alcanza a tocar

la base del metacónido; y en la ausencia del paracónido.

Wainka tshotshe Simpson, 1948

Entre las formas del Paleoceno de Sudamérica es interesante señalar la estrecha relación de *Requisia* con *Wainka tshotshe* Simpson, 1948 del Riochiquense de Patagonia. El M_3 de *Wainka* es algo más derivado que el de *Requisia*, en particular por la morfología más crescentiforme del hipocónido, y la mayor elongación del molar. Los molares superiores, hasta donde es posible compararlos, exhiben una morfología semejante con cónulos y cíngulos laterales bien desarrollados. Aunque en *Requisia* no se conserva la cara externa del molar superior, sí se compara esa cara del molar de *Wainka* con la de los premolares de *Requisia*, puede verse cómo los elementos estructurales son morfológicamente cercanos, en particular por el desarrollo de un cíngulo externo grande con parastilo y metastilo muy bien desarrollados, especialmente el primero. Asimismo, la compresión transversal del paracono y metacono del molar de *Wainka* es comparable a la que se observa en la cúspide principal externa del P^4 de *Requisia*. Por estas razones interpretamos que *Wainka* es un género muy cercano a *Requisia*.

Requisia, *Wainka* y *Notonychops* forman un grupo de géneros estrechamente emparentados, caracterizados por la posesión de molares superiores sencillos, sin mesostilo ni hipocono. Conos principales estrechos e incipientemente selenodontos, parastilo y metastilo fuertes, cíngulos bien desarrollados. Premolares superiores con cúspide lingual bien desarrollada, crescentiforme como la labial, estilos bien desarrollados y cíngulos fuertes. Molares inferiores con talónido aún con cúspides diferenciadas, pero alargadas y claramente crescentiformes, premolares inferiores (no conocidos en *Requisia*) molarizados, con talónido diferenciado. Todas estas características permiten incluirlos en la familia Notonychopidae definida por Soria (1989).

Comparación con los Litopterna

El sentido clásico de este orden, que comprendía a los Proterotheroidea y a los Machrauchenioidea, ha sido cambiado por Cifelli (1983b, 1993) al incluir a varias formas con dentición próxima a la de los Didolodontidae, pero con la estructura postcraneal que caracteriza a las formas lofodontas. La división de los Litopterna en una familia plesiomórfica, Protolipternidae y el suborden Lopholipterna, propuesta por Cifelli (1983b) responde a este hecho. Hasta

donde es comparable, *Requisia*, y por tanto *Wainka* y *Notonychops*, se diferencia de los Protolipternidae por las mismas razones apuntadas para diferenciarlos de los Didolodontidae, que básicamente se resumen en la posesión de patrones dentarios diferentes, unos bunodontos y los otros con tendencia selenodonta.

Los Proterotheroidea y Macrauchenioidea, son grupos cuyas estrechas afinidades han sido reconocidas desde Ameghino (1889) cuando propuso el orden Litopterna, interpretación que, con modificaciones formales, han seguido los autores posteriores (Scott, 1910; Simpson, 1948; Patterson y Pascual, 1972; De Paula Couto, 1979; Soria, 1981; Cifelli, 1983, 1993). Ambas superfamilias presentan denticiones muy especializadas, fácilmente diferenciables de *Requisia*.

Es interesante la comparación con *Paranisolambda prodromus* (De Paula Couto, 1952; Cifelli, 1983), considerado como un Proterotheroidea primitivo. El M_3 de *Requisia* es muy próximo al conocido en esta especie, y las diferencias que, con él presenta, son semejantes a las señaladas con respecto a *Wainka*, excepto que en la forma de Itaboraí el hipocónido alcanza más lingualmente al metacónido, como ocurre en *Notonychops* y en otros Lopholipterna, pero conservando un paracónido bien desarrollado. En los molares superiores la existencia de un mesostilo fuerte es la diferencia más evidente, que presenta *Paranisolambda* con respecto a *Notonychops*, además el paracono y el metacono están bien separados y son más crescentiformes. El parastilo sigue siendo importante, y llama la atención el gran desarrollo en talla y altura del cíngulo posterior que alcanza la talla del protocono y se sitúa junto a él a modo de hipocono, pero ambos claramente lofodontos. (Un lofo está formado por el paracónulo + protocono, y el otro por el metacónulo + cíngulo lateral posterior, que podría ser considerado hipocono.)

Relaciones filogenéticas

El análisis filogenético aquí presentado se basa en el trabajo de Cifelli (1993), en la matriz de datos se han añadido tres nuevos taxones, *Notonychops*, *Wainka*, no considerados previamente por este autor, y el nuevo género aquí descrito *Requisia*. Por otro lado se ha eliminado a *Megadolodus*, forma del Mioceno de Colombia, que no aporta información al análisis de la radiación basal de los Litopterna s.l., así como a los Didolodontidae. Estos han sido reconocidos por Cifelli (1983a y b, 1993) como un grupo separado de los Litopterna, en base a su morfología postcraneal, particularmente del tarso.

Fig. 6.—Cladograma de los Litopterna. Consenso estricto de 24 árboles basados parcialmente en la matriz de taxones y caracteres de Cifelli, 1993. [Rohf's CI (1) = 0,683]. Asmithwoodward = *Asmithwoodwardia*.

Todos los caracteres considerados por Cifelli han sido utilizados en su sentido original, habiéndose agregado tres nuevos caracteres que se relacionan con el desarrollo del patrón dentario selenodonto.

- Talónido del M_3 corto (0), largo (1).
- Hipocónido del M_3 cuspidado (0), crescentiforme (1).
- Trigónido con protocono cuspidado (0), crescentiforme (1).

Los árboles filogenéticos han sido obtenidos mediante los programas PAUP 3 y Mac Clade 3. Es evidente que las relaciones de parentesco entre estos grupos de ungulados son todavía problemáticas. La inclusión de los tres taxones citados más arriba modifica parcialmente el árbol filogenético de Cifelli (1993).

El cladograma estricto obtenido (fig. 6) presenta algunas diferencias llamativas con respecto al mencionado de Cifelli; la más importante es la unión de los Litopternidae en un grupo monofilético segregado precozmente del resto de los Litopterna. La estrecha relación entre los Macrauchenioidea y los Proterotheriidae están fuera de duda, y su agrupación en el suborden Lopholipterna (Cifelli, 1983, 1993) está bien justificada, aunque es sólo una confirmación del parentesco reconocido desde antiguo. Al igual que en los resultados obtenidos por Cifelli, *Victorlemoinea*, *Indalecia* y *Adiantoides* formarían

un grupo monofilético, que junto con *Notonychops* forman una policotomía. *Wainka* y *Requisia* se relacionan a nivel de grupo hermano con todo este conjunto, por tanto, situados en la base de la radiación de los Lopholipterna.

Una diferencia puntual se produce en el clado de los Macrauchenioidea, así en el cladograma de consenso estricto los cuatro taxa considerados forman una policotomía, pero en un 75 % de los árboles obtenidos Macraucheniidae y Adianthidae se relacionan a nivel de grupos hermanos.

La separación de *Victorlemoinea*, *Indalecia* y *Adianthoides* de los Proterotheriidae y Macrauchenioidea es manifestación de la existencia de vías diferentes en la adaptación dentaria de este grupo, y probablemente por esta razón merecerían ser excluidos del suborden Lopholipterna. *Notonychops* es ciertamente primitivo con respecto a estos dos grupos, y aunque la proximidad a *Indalecia* es notable, no se encuentran razones objetivas para relacionarlo más directamente con uno u otro grupo. De forma que la utilización del suborden Notopterna para las familias Indalecidae y Notonychopidae no queda justificada en nuestro análisis, probablemente en un futuro próximo nuevos datos puedan aportar argumentos en favor o en contra de esta hipótesis. *Requisia* y *Wainka*, conocidos sólo fragmentariamente, indudablemente son extraordinariamente próximos a *Notonychops*, y su inclusión en la misma familia que este género parece justificada, aunque no se evidencie en el análisis filogenético.

La separación de los Prolipternidae de todas estas formas selenodontas, es coherente con la peculiar combinación morfológica que poseen, postcraneal de tipo Litopterna y dentición Didolodontidae, ninguna de estas combinaciones puede estrictamente calificarse de primitiva, y más bien reflejaría la precoz especialización de los Litopterna hacia modos diferentes de alimentación.

Es evidente, como así lo demuestra la existencia de patrones dentarios muy diferentes en la fauna de Punta Peligro, que la radiación adaptativa de los ungulados sudamericanos fue ciertamente precoz, según lo sugiere la presencia de *Peligrotherium tropicalis* (Bonaparte *et al.*, 1993), con la notable reducción en tamaño del M^3 . No menos significativa es la de formas bunodontas agrupadas en Molinodinae (Bonaparte *et al.*, 1993), como así la especie *Requisia vidmari* aquí descrita, que con la información actualmente disponible sería la evidencia más antigua de un representante de los Litopterna (fig. 7), evidenciando la aparición precoz de un patrón dentario selenodonto, que se desarrollará plenamente a lo largo de todo el Terciario, llegando a dar lugar a una radiación adaptativa con tipos tan peculiares como *Thoatherium* o *Macrauchenia*.

Fig. 7.—Distribución temporal de los Litopterna en base al cladograma de la figura 6. Abreviaturas: TI = Tiupampense, PE = Peligrense, Ca = Niveles con Carodnia, RI = Riochiquense, CA = Casamayoreense, MU = Mustersense.

La edad de mamíferos Peligrense representó a una época en la que los ungulados sudamericanos comenzaron a distanciarse morfológicamente de sus ancestros norteamericanos, probablemente involucrados en un proceso evolutivo cladogenético. Este fenómeno evolutivo habría sido estimulado por variadas causas físicas y biológicas como el aislamiento biogeográfico, una geografía distinta a la que habitaron sus ancestros, la poca presión competitiva de depredadores ya que los Carnívoros no colonizaron América del Sur durante el Paleógeno, en tanto que los Metatheria paleocenos fueron de pequeña talla. También habrá que contar la existencia de cualidades internas en esos primitivos ungulados que favorecieron el establecimiento de cambios morfo-anatómicos que dieron lugar al surgimiento de especies progresivamente más diferenciadas de sus ancestros.

AGRADECIMIENTOS

J. F. Bonaparte agradece a la National Geographic Society y al distinguido Chairman del Committee for Research and Exploration Dr. Barry. A C. Bishop por su estímulo y apoyo. A los participantes de la última expedición paleontológica a Punta Peligro Sres. Martín Vince, V. Escribano, M. Isasi, J. Vidmar, S. Cerruti y U. Labaronese. Al Museo Argentino de Ciencias Naturales y al Consejo Nacional de Investigaciones por apoyo institucional. Al Ministerio de Educación y Ciencia de España por otorgarme apoyo para un año sabático en España, oportunidad en que se inició este trabajo. J. Morales expresa su agradecimiento a los Dres. Mariano Bond, Richard Cife-

lli, Christian De Muizon, Manuel Nieto, Edgardo Ortiz-Jaureguizar, Lillian Paglarelli Bergqvist y José Prado por las facilidades en la consulta de material y por sus estimables sugerencias. A José Arroyo por la realización de los dibujos. Asimismo este trabajo se ha realizado dentro del Programa de Cooperación con Iberoamérica del Ministerio de Educación y Ciencia (1994-1996).

Referencias

- Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Acad. Nac. Ciencias Córdoba*, 1-1028.
- Ameghino, F. (1901). Notices préliminaires sur les ongu-lés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Bol. Acad. Nac. Ciencias Córdoba*, 16, 349-426.
- Andreis, R., Mazzoni, M., y Spalletti, L. (1975). Estudio estratigráfico y paleoambiental de las sedimentitas terciarias entre Pico Salamanca y Bahía Bustamante, provincia de Chubut. *Rev. Asoc. Geol. Argentina*, 30, 83-103.
- Bonaparte, J. F., Van Valen, L. M., y Kramartz, A. (1993). La fauna local de Punta Peligro, Paleoceno inferior, de la provincia de Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monograph*, 14, 3-61.
- Cifelli, R. L. (1983a). Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *Amer. Museum Novitates*, 2761, 1-31.
- Cifelli, R. L. (1983b). The origin and affinities of the South America Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *Amer. Museum Novitates*, 2772, 1-49.
- Cifelli, R. L. (1993). The phylogeny of the native South American ungulates. En: F. S. Szalay, M. J. Novacek y M. C. McKenna (eds.), *Mammal Phylogeny*, vol. 2, Springer-Verlag, 195-216.
- Cifelli, R. L., and Soria, M. F. (1983). Systematics of the Adiantidae (Litopterna, Mammalia). *Amer. Museum Novitates*, 2771, 1-25.
- Muizon, C. de (1991). La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno inferior, Formación Santa Lucía), Bolivia. En: R. Suárez-Soruco (ed.), *Fósiles y facies de Bolivia*. *Rev. Técnica de YPF*, 12, 575-624.
- Muizon, C. de, et Brito, I. M. (1993). Le Bassin calcaire de Sao José de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brésil): ses relations fauniques avec le site de Tiupampa (Cochabamba, Bolivie). *Ann. Paleontol.*, 79, 233-269.
- Muizon, C. de, Marshall, L. G., and Sigé, B. (1984). The mammal fauna from the El Molino Formation (late Cretaceous, Maestrichtian) at Tiupampa, Southcentral Bolivia. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 6, 327-351.
- Muizon, C. de, et Marshall, L. G. (1987). Deux nouveaux condylarthres (Mammalia) du Maastrichtien de Tiupampa (Bolivie). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 304, 947-950.
- Muizon, C. de, Gayet, M., Lavenue, A., Marshall, L. G., Sigé, B., and Villarroel, C. (1983). Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, South Central Bolivia. *Geobios*, 16, 747-753.
- Muizon, C. de, et Marshall, L. G. (1991). Nouveaux Condylarthres du Paléocène inférieur de Tiupampa (Bolivie). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 13, 201-227.
- Marshall, L. G., y Muizon, C. de (1988). The dawn of the age of Mammals in South America. *National Geogr. Res.*, 4, 23-55.

- Ortiz-Jaureguizar, E., and Pascual, R. (1989). South American land-mammal faunas during the Cretaceous-Tertiary transition: evolutionary biogeography. En: L. Spalletti (ed.), *Contribuciones sobre los simposios sobre Cretácico de América Latina. Parte A: Eventos y registro sedimentario*, 231-251.
- Pascual, R., and Ortiz-Jaureguizar, E. (1990). Evolving climates and mammals faunas in Cenozoic South America. *J. Human Evol.*, 19, 23-60.
- Pascual, R., Archer, M., Ortiz, J., Prado, J., Godthelp, H., and Hand, S. (1992). First discovery of monotremes in South American. *Nature*, 356, 704-706.
- Patterson, B., and Pascual, R. (1972). The fossil mammal fauna of South America. En: A. Keast, F. C. Erk y B. Glass (eds.), *Evolution, Mammals and Southern Continents*, State Univ. of New York Press, 247-309.
- Paula Couto, C. de (1952). Fossil Mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 99, 359-394.
- Paula Couto, C. de (1979). *Tratado de Paleomastozoología*, Academia Brasileira de Ciencias, 590 págs.
- Scott, W. B. (1910). Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I: Litopterna. *Reports Princeton Univ. Expedition to Patagonia*, 7, 156 págs.
- Simpson, G. G. (1937). Notes on the Clark Fork, upper Paleocene, fauna. *Amer. Museum Novitates*, 954, 1-24.
- Simpson, G. G. (1948). The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notioprogonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 91, 1-232.
- Soria, M. F. (1989a). Notopterna: un nuevo orden de mamíferos ungulados eogenos de América del Sur. Parte I: Los Amilnedwardsidae. *Ameghiniana*, 25, 245-258.
- Soria, M. F. (1989b). Notopterna: un nuevo orden de mamíferos ungulados eogenos de América del Sur. Parte II: *Notonychops powelli* gen. y sp. nov. (*Notonychopidae* nov.) de la Formación Río Loro (Paleoceno medio), provincia de Tucumán, Argentina. *Ameghiniana*, 25, 259-272.
- Soria, M. F., y Powell, J. J. (1981). Un primitivo Astrapotheria (Mammalia) y la edad de la Formación Río Loro, provincia de Tucumán, República Argentina. *Ameghiniana*, 18, 155-168.
- Van Valen, L. (1988). Paleocene dinosaurs or Cretaceous ungulates in South America. *Evolutionary Theory*, 4, 45-80.

Recibido el 10 de abril de 1997

Aceptado el 11 de noviembre de 1997