

ANÁLISIS CLADÍSTICO, PALEOECOLOGÍA Y EXTINCIÓN DE LA SUBFAMILIA PICHIPILINAE (MARSUPIALIA, CAENOLESTIDAE)

E. Ortiz Jaureguizar *

RESUMEN

La subfamilia Pichipilinae es un grupo monofilético que comprende tres géneros y seis especies de pequeños marsupiales extinguidos, que habitaron el extremo austral de América del Sur desde la «Edad-mamífero» Colhuehuapense (Mioceno temprano) hasta la Montehermosense (Plioceno tardío). Se realizó un análisis cladístico de los Pichipilinae empleando dieciséis caracteres dentales, y las seis especies conocidas fueron consideradas como taxones terminales. Los caracteres apomórficos fueron identificados utilizando a la subfamilia Caenolestinae como grupo externo. El análisis produjo un cladograma, con 16 pasos, un índice de consistencia de 0,93 y un índice de retención de 0,83. En este cladograma: 1) *Phonocdromus gracilis* es el grupo hermano de las restantes especies de Pichipilinae; 2) *Pichipilus halleuxi* + *Pliolestes tripotamicus* y *Pichipilus rigssi* + *Pichipilus centinelus* + *Pichipilus osborni* son dos grupos hermanos y 3) la relación entre *Pichipilus rigssi* + *Pichipilus centinelus* + *Pichipilus osborni* no está resuelta. Los resultados del análisis cladístico soportan la hipótesis previa de una estrecha relación filogenética entre *Pliolestes tripotamicus* y *Pichipilus halleuxi*. Es posible que nuevos y más completos especímenes fósiles de *Pichipilus halleuxi* permitan: a) incluir esta especie en *Pliolestes*; o b) incluir a *Pliolestes tripotamicus* en *Pichipilus*. Es posible inferir que los Pichipilinae fueron mamíferos escansoriales e insectívoro-frugívoros, que vivieron bajo condiciones climático-ambientales húmedas y templado-cálidas. La extinción de estos marsupiales estuvo relacionada probablemente con los cambios climático-ambientales ocurridos en la porción austral de América del Sur durante el lapso Mioceno medio-Plioceno.

Palabras clave: *Mammalia*, *Marsupialia*, *Caenolestidae*, *Pichipilinae*, América del Sur, Mioceno, Plioceno, Cladismo, Paleocología, Extinción.

ABSTRACT

The extinct subfamily Pichipilinae is a monophyletic group that comprise three genera and six species of small marsupials that lived on Southern South America from early Colhuehuapian (early Miocene) to Montehermosan (late Pliocene) land-mammal «ages». A cladistic analysis of the Pichipilinae was carried out using sixteen dental characters, and the six species considered as terminal taxa. Apomorphic character states were identified using the subfamily Caenolestinae as outgroup. The analysis yielded one cladogram, with 16 steps, a consistency index of 0.93, and a retention index of 0.83. In this cladogram: 1) *Phonocdromus gracilis* is the sister group to the other Pichipilinae species; 2) *Pichipilus halleuxi* + *Pliolestes tripotamicus* and *Pichipilus rigssi* + *Pichipilus centinelus* + *Pichipilus osborni* are two sistergroups, and 3) the relationship among *Pichipilus rigssi* + *Pichipilus centinelus* + *Pichipilus osborni* is unresolved. The results of the cladistic analysis support the previous hypothesis of a close phylogenetic relation between *Pliolestes tripotamicus* and *Pichipilus halleuxi*. It is probably that new and more complete fossil specimens of *Pichipilus halleuxi* allow: a) to include this species in *Pliolestes*; or b) to include *Pliolestes tripotamicus* in *Pichipilus*. It is possible to infer that Pichipilinae were scansorial, nocturnal and insectivorous-frugivorous mammals, that lived on wet and warm-temperate climatic conditions. Probably, its extinction was related to the climatic-environmental changes occurred on Southern South America during the middle Miocene-late Pliocene span.

Key words: *Mammalia*, *Marsupialia*, *Caenolestidae*, *Pichipilinae*, South America, Miocene, Pliocene, Cladistics, Paleocology, Extinction.

* Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE). Facultad de Ciencias Naturales y Museo. P.º del Bosque, s/n. 1900 La Plata, República Argentina.

Dirección actual: Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid, España. E-mail: mcnoj90@pinar1.csic.es.

Introducción

En la subfamilia Pichipilinae Marshall, Case y Woodburne, 1989, se incluyen seis especies de pequeños marsupiales extinguidos: *Phonocdromus gracilis* Ameghino, 1894; *Pichipilus osborni* Ameghino, 1890; *Pichipilus riggsi* (Simpson, 1932); *Pichipilus centinelus* Marshall y Pascual, 1977; *Pichipilus halleuxi* Marshall, 1990, y *Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955. Los Pichipilinae han sido registrados únicamente en el extremo austral del continente sudamericano durante el lapso comprendido entre las «Edades-mamífero» Colhuehuapense (Mioceno temprano) y Montehermosense (Plioceno tardío), aunque su biocrón pudo extenderse hasta la «Edad-mamífero» Chapadmalalense, si se acepta la inclusión en ella de la fauna de la «Formación» Irene o «Irenense»¹ (tabla 1).

Marshall (1976b, 1980) y Marshall y Pascual (1977) destacaron la existencia de estrechas relaciones filogenéticas entre los géneros *Pichipilus* y *Pliolestes*, señalando a *Pichipilus osborni* como el posible antecesor de *Pliolestes tripotamicus*. Asimismo, postularon una secuencia ancestro-descendiente entre *Pichipilus riggsi* y *Pichipilus osborni*, ubicando a *Pichipilus centinelus* en una posición intermedia. Por último, estos autores ubicaron a *Phonocdromus gracilis* como una línea tempranamente divergente de aquella integrada por *Pichipilus* y *Pliolestes*. Más recientemente, Marshall (1990) señaló que *Pichipilus halleuxi*, una especie descrita por primera vez en ese mismo trabajo, era la especie más próxima al ancestro de *Pliolestes*. Finalmente, Goin *et al.* (1994) propusieron que *Pliolestes* podría ser el grupo hermano de *Pichipilus* y *Phonocdromus*.

Ninguna de las hipótesis filogenéticas propuestas deriva de o fue contrastada con un estudio cladístico. Por esta razón, en este trabajo se realiza el primer análisis cladístico de la subfamilia Pichipilinae, utilizando los principios de la sistemática filogenética desarrollados por Hennig (1968). Más específicamente, los objetivos son:

- 1.º) realizar un estudio cladístico de las especies de Pichipilinae;
- 2.º) confrontar los resultados obtenidos con las hipótesis filogenéticas vigentes; y
- 3.º) analizar la paleoecología y las posibles causas de extinción de la subfamilia.

¹ Para una revisión histórica sobre la correlación temporal del «Irenense» y su fauna de mamíferos, véase Kraglievich (1934), Mignone (1949), Reig (1955), Pascual *et al.* (1965), Fidalgo *et al.* (1975), Marshall *et al.* (1983), Tonni *et al.* (1992a, 1992b) y Goin *et al.* (1994).

Abreviaturas

SALMA: «Edad-mamífero» sudamericana; m: molar inferior; p: premolar inferior; MBD: matriz básica de datos; CI: índice de consistencia (Kluge y Farris, 1969); RI: índice de retención (Farris, 1989).

Material y Métodos

Taxones

La subfamilia Pichipilinae es un grupo monofilético distinguido de los Caenolestinae, su grupo hermano (Marshall, 1980), por cuatro sinapomorfias (Tablas 2 y 3): 1) cúspides del trigónido con altura igual o ligeramente mayor que las del talónido en los m2-3 (carácter 6); 2) presencia de una cuenca amplia y relativamente plana en el talónido de los m1-3 (carácter 7); 3) presencia de una cúspula por detrás de la cúspide lingual del trigónido de los m1-3 (carácter 12), y 4) reducción del paracónido en los m2-3 (carácter 13). Las seis especies conocidas de Pichipilinae fueron consideradas taxones terminales. La tabla 1 lista estas seis especies, sus acrónimos y su distribución geográfica y temporal.

Caracteres

Se emplearon dieciséis caracteres dentarios, de los cuales seis fueron anátomo-morfológicos y diez morfométricos (Tabla 2). Estos últimos fueron transformados en cualitativos, ya que el programa de computación utilizado para realizar el análisis cladístico no acepta caracteres cuantitativos. Para cada carácter se establecieron los estados plesiomorfo y apomorfo por medio del método de comparación con el grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981). De acuerdo con Marshall (1980) y Marshall *et al.* (1989), se consideró a la subfamilia Caenolestinae como grupo externo.

Codificación y análisis

Los caracteres multiestado (Tabla 2) fueron tratados como «no aditivos». En aquellos caracteres en los cuales el material no permitió la determinación inequívoca del estado correspondiente, se consideró a dicho estado como «dato ausente», codificándose con un «?». La Tabla 3 muestra la MBD utilizada, la cual fue analizada con el programa Hennig86 versión 1.5 (Farris, 1988).

Para obtener los cladogramas se empleó la opción *ie* (enumeración implícita), un método exacto que permite hallar el o los cladogramas más cortos. Para cada uno de los cladogramas obtenidos se calcularon los índices de consistencia (CI) y retención (RI), sin considerar los caracteres no informativos (*ie*, 3, 6, 7, 11 y 16; Tabla 3). Con la finalidad de examinar la distribución de los caracteres en los cladogramas obtenidos y producir su impresión gráfica, se utilizó el programa CLADOS versión 1.1 (Nixon, 1992). Las razones que justifican la elección de los programas de computación utilizados pueden verse en Crisci *et al.* (1994).

Resultados

El análisis cladístico produjo un único cladograma, con una longitud de 16 pasos, un CI de 0,93 y

Tabla 1.—Especies de la subfamilia Pichipilinae, sus acrónimos y su distribución geográfica y temporal

Especie	Acrónimos	Distribución geográfica	Distribución temporal (SALMAS)
<i>Phonocdromus gracilis</i>	PHOGR	Patagonia	Santacrucense (tardío)
<i>Pichipilus riggsi</i>	PICRI	Patagonia	Colhuehuapense
<i>Pichipilus centinelus</i>	PICCE	Patagonia	Santacrucense (inferior) [1]
<i>Pichipilus osborni</i>	PICOS	Patagonia	Santacrucense (tardío)
<i>Pichipilus halleuxi</i>	PICHA	Sur de Chile	Friasense
<i>Pliolestes tripotamicus</i>	PLITR	Buenos Aires	Montehermosense [2]

[1] «Piso Notohippidense» de Ameghino (véase Marshall y Pascual, 1977).

[2] Puede extenderse hasta la primera parte de la SALMA Chapadmalalense, si se acepta la inclusión en ella de la «Formación» Irene o «Irenense» (véase Introducción).

un RI de 0,83 (fig. 1). En este cladograma, *Phonocdromus gracilis* aparece como el grupo hermano de las restantes especies de Pichipilinae. Dentro de este conjunto se reconocen dos grupos monofiléticos, uno formado por *Pichipilus halleuxi* + *Pliolestes tripotamicus*, y el restante por *Pichipilus riggsi* + *Pichipilus centinelus* + *Pichipilus osborni*. Finalmente, las relaciones entre los integrantes de este último agrupamiento no aparecen resueltas (fig. 1).

Discusión

Análisis de los taxones

El análisis cladístico concuerda, en líneas generales, con la clasificación infrasubfamiliar de la subfamilia Pichipilinae propuesta por Marshall (1980, 1990). Las dos únicas dudas radican en la posición de *Pichipilus halleuxi* y en la relación entre *Pichipilus riggsi* + *Pichipilus centinelus* + *Pichipilus osborni*. En el primer caso, *Pichipilus halleuxi* se separa de las restantes especies del género formando un grupo monofilético con *Pliolestes tripotamicus* (fig. 1). Tal como se aprecia en la misma figura, esta relación obedece a la presencia de dos sinapomorfías (caracteres 4 y 8; Tabla 3). Frente a esta situación, cabrían dos alternativas: 1) excluir a *Pichipilus halleuxi* del género *Pichipilus* e incluirla en el género *Pliolestes*; o 2) incluir a *Pliolestes tripotamicus* en el género *Pichipilus* (en este caso, podrían o no ser asignados a dos nuevos subgéneros). Ambas alternativas mejoran las hipótesis filogenéticas vigentes (Marshall, 1990) y concuerdan con las relaciones biogeográficas existentes entre las faunas friasense y chasiquense-montehermosense (véase Pascual y Bondesio, 1982; Ortiz Jaureguizar, 1986, 1989; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Sin embargo, esta decisión debe postergarse hasta que aparezcan restos más completos de *P. halleuxi*. Tal como puede verse en la Tabla 3, el único ejemplar conocido posee sólo doce de los dieciséis caracteres utilizados en este estudio, siendo dos de

ellos (*i.e.*, 15 y 16; Tabla 3) de gran importancia para dilucidar sus afinidades.

Con el objeto de estudiar el efecto producido por el hallazgo de ejemplares en los que los estados de estos últimos caracteres pudieran observarse, se realizaron tres experiencias. En la primera, a partir de la MBD representada en la Tabla 3 se construyó una nueva matriz en la cual los estados de los caracteres 15 y 16 tuvieron un valor de 0, alejando a *Pichipilus halleuxi* de *Pichipilus*. Como resultado se obtuvo un cladograma con la misma topología, longitud e índices que el resultante de la matriz original (fig. 2a). En este caso, la elección de una u otra hipótesis quedaría al arbitrio del taxónomo. En la segunda experiencia se siguió el criterio inverso, *i.e.*, se construyó una MBD en la cual los estados de los caracteres 15 y 16 tuvieron un valor de 1, acercando a *P. halleuxi* a *Pichipilus*. Se obtuvieron 18 cladogramas con una longitud de 17 pasos, un CI de 0,88 y un RI de 0,66. Cabe señalar que el número de cladogramas no se redujo luego de aplicar el proceso denominado «pesaje sucesivo» (Farris, 1988). El árbol de consenso estricto que sintetiza la infor-

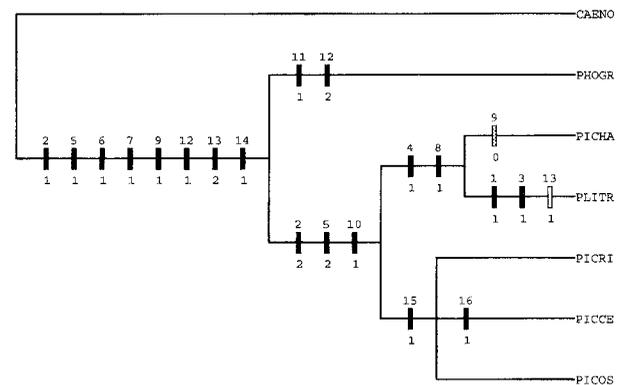


Fig. 1.—Cladograma de las 6 especies de Pichipilinae (longitud = 16; CI = 0,93; RI = 0,83). Los cambios en los estados de los caracteres se hallan superpuestos en el cladograma. Rectángulos negros: apomorfias; rectángulos con trama de puntos: paralelismos; rectángulos blancos: reversiones. Véase la tabla 1 para los acrónimos.

Tabla 2.—Lista de los caracteres utilizados, con sus estados plesiomorfos y apomorfos y su correspondiente codificación

Caracteres	Estados plesiomorfos	Estados apomorfos
1. Tamaño del p3	Grande (0)	Pequeño (1)
2. Forma del cíngulo anterobasal de los molares	Estrecho (0)	Ligeramente ensanchado (1); ancho (2)
3. Pequeña cresta prolongando el cíngulo anterobasal en la superficie anterior del trigónido	Ausente (0)	Presente (1)
4. Grado de desarrollo del entocónido	Bien desarrollado (0)	Poco desarrollado (1)
5. Relación ancho del trigónido / ancho del talónido	Trigónido aproximadamente tan ancho como el talónido (0)	Trigónido ligeramente más estrecho que el talónido (1); trigónido mucho más estrecho que el talónido (2)
6. Relación entre la altura de las cúspides del trigónido y el talónido	Cúspides del trigónido notablemente más altas que las del talónido (0)	Cúspides del trigónido de altura igual o ligeramente menor que las del talónido (1)
7. Forma de la cuenca del talónido	Estrecha y poco profunda (0)	Amplia y relativamente plana (1)
8. Relación entre la altura del paracónido y el metacónido en el m1	Metacónido más alto que el paracónido (0)	Metacónido más bajo que el paracónido (1)
9. Relación entre la altura de las cúspides linguales y labiales del m1	Cúspides linguales más bajas que las labiales (0)	Cúspides linguales igual o más altas que las labiales (1)
10. Extensión posterior del cíngulo anterobasal en los m1-2	Hasta el borde anterior del talónido (0)	Hasta el borde posterior del trigónido (1)
11. m2-3 de forma estrecha y alargada	Ausente (0)	Presente (1)
12. Cúspula por detrás del metacónido en los m2-3	Ausente (0)	Poco desarrollada (1); muy desarrollada (2)
13. Grado de coalescencia entre el paracónido y el metacónido en los m2-3	Sin coalescencia (0)	Coalescencia escasa (1); coalescencia mayor (2)
14. Relación entre la altura del protocónido y el metacónido en los m2-3	Protocónido más alto que el metacónido (0)	Protocónido de menor o igual altura que el metacónido (1)
15. Relación longitud anteroposterior máxima del m2 / longitud anteroposterior máxima del m3	m2 más largo que el m3 (0)	m2 aproximadamente tan largo como el m3 (1)
16. Relación longitud anteroposterior máxima del m4 / longitud anteroposterior máxima del m3	Longitud del m4 menor o igual a la mitad de la longitud del m3 (0)	Longitud del m4 mayor que la mitad de la longitud del m3 (1)
17. Tamaño corporal estimado (*)	Pequeño (0)	Muy pequeño (1); grande (2); muy grande (3)

* El tamaño corporal se estimó a partir de la superficie oclusal del m2, de acuerdo con los trabajos de Gingerich *et al.* (1982), Gingerich y Smith (1984), Ortiz Jaureguizar y Pascual (1988), y Ortiz Jaureguizar (1990). La única excepción fue *Pichipilus halleuxi*, ya que al no preservarse el m2 en el único ejemplar conocido, se siguió la estimación cualitativa dada por Marshall (1990). Este carácter sólo fue empleado para construir los ocho cladogramas cuya información común se visualiza en el cladograma de consenso estricto de la figura 3. Para más detalles, véase Discusión (*Análisis de las taxa*).

Tabla 3.—MBD que muestra la distribución de los estados de los caracteres en las seis especies de Pichipilinae, empleando a los Caenolestinae (CAENO) como grupo externo

Taxa	Caracteres																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17(1)
CAENO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PHOGR	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	2	1	0	0	1
PICRI	?	2	0	0	2	1	1	?	?	1	0	1	2	1	1	0	0
PICCE	0	2	0	0	2	1	1	0	1	1	0	1	2	1	1	1	2
PICOS	?	2	0	0	2	1	1	?	1	1	0	?	2	1	1	?	3
PICHA	0	2	0	1	2	1	1	1	0	1	0	?	2	?	?	?	2
PLITR	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2

(1) Este carácter (tamaño corporal estimado) sólo ha sido utilizado para obtener los ocho cladogramas cuya información común se resume en el cladograma de consenso estricto de la figura 3.

Véase la tabla 1 para los restantes acrónimos y la tabla 2 para los caracteres.

mación común a todos ellos se grafica en la figura 2b. En este caso no sería posible tomar una decisión unívoca, ya que *P. halleuxi* se relaciona en algunos casos con las restantes especies de *Pichipilus* y en otros con *Pliolestes tripotamicus*. Finalmente, en la tercera experiencia se construyó una MBD con la misma distribución de los estados para *P. halleuxi* que en la anterior, pero con un 1 en el carácter 16 en *Pichipilus osborni*, acercando así a *P. halleuxi* a esta última especie y a *P. centinelus*. Como resultado se obtuvieron 8 cladogramas con una longitud de 17 pasos, un CI de 0,88 y un RI de 0,66. El número de cladogramas no se redujo aplicando el método del pesaje sucesivo. El cladograma de consenso estricto resultante posee la misma topología que el obtenido en la experiencia anterior (fig. 2b). En este caso, tampoco sería posible decidir sin dudas la asignación precisa de *P. halleuxi*. Consecuentemente, si se toma como premisa básica la estabilidad de la clasificación, tanto el resultado original como el obtenido en estos tres experimentos señalan que hasta tanto no se cuente con material más completo y/o con nuevos caracteres, es conveniente mantener a *P. halleuxi* dentro del género *Pichipilus*.

En el caso de *Pichipilus riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni*, el cladograma muestra que ni *P. riggsi* ni *P. osborni* presentan autapomorfías que soporten su separación específica (fig. 1). Sin embargo, si se considera la diagnosis revisada de las tres especies (Marshall y Pascual, 1977: 102 y 109) se advierte con claridad que la diferencia entre ellas radica en el tamaño y la robustez de los m2-3, reconociéndose una secuencia creciente desde *P. riggsi* a *P. osborni*, ubicándose *P. centinelus* en una posición intermedia. En este estudio tales caracteres no han sido considerados, puesto que al tener el tamaño un alto valor adaptativo (véase Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Damuth y MacFadden, 1990) es esperable encontrar un elevado número de homoplasias dentro de la subfamilia. A fin de corroborar

esta hipótesis se construyó una MBD similar a la original, a la cual se le agregó una columna referida al tamaño (Tabla 3). De acuerdo con los trabajos de Gingerich *et al.* (1982), Gingerich y Smith (1984), Ortiz Jaureguizar y Pascual (1988) y Ortiz Jaureguizar (1990), el tamaño se determinó en función del logaritmo natural de la superficie oclusal del m2, reconociéndose tres estados (Tabla 2). Este carácter multiestado se consideró como no aditivo, obteniéndose como resultado un total de 8 cladogramas con una longitud de 20 pasos, un CI de 0,90 y un RI de 0,71. El número de cladogramas no pudo ser reducido aplicando el método del pesaje sucesivo. La información común a todos ellos se observa en el cladograma de consenso estricto de la figura 3.

Existe una importante variabilidad en las relaciones de *Pichipilus riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni* entre sí y con el grupo formado por *P. halleuxi* y *Pliolestes tripotamicus*, fruto precisamente de la presencia de un factor distorsionador como el tamaño. Sin embargo, si se restringe el uso de este carácter al grupo monofilético *P. riggsi* + *P. centinelus* + *P. osborni* (fig. 1) se aprecia que permite diferenciar a *P. riggsi* y a *P. osborni* por sendas autapomorfías (tamaño pequeño y muy grande, respectivamente).

En lo que concierne a la confrontación de los resultados obtenidos con las hipótesis filogenéticas propuestas hasta el momento, existen acuerdos y diferencias. En el primer caso, el cladograma muestra la monofilia de la subfamilia, sustentada por 8 sinapomorfías (fig. 1), cuatro más que las previamente propuestas (pero véase el apartado *Análisis de los caracteres*). Las nuevas sinapomorfías halladas son las siguientes: 1) cingulo anterobasal con ancho intermedio (carácter 2); 2) trigónido ligeramente más estrecho que el talónido (carácter 5); 3) cúspides linguales de altura mayor o igual que las labiales en el m1 (carácter 9), y 4) altura del protocónido menor o igual que la del metacónido (carácter 14). Cabe señalar que las sinapomorfías 1

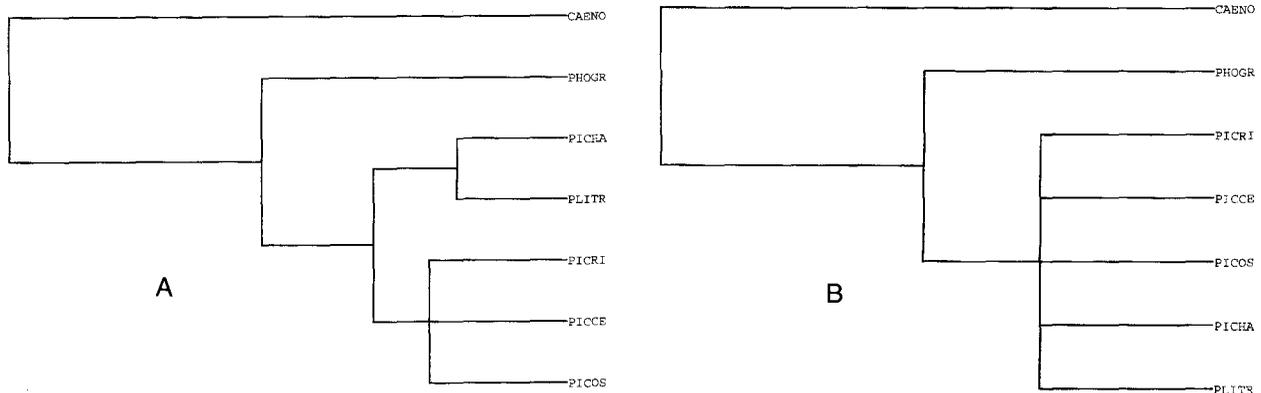


Fig. 2.—Cladograma y/o cladogramas de consenso estricto de las 6 especies de Pichipilinae, reemplazando los ? de la tabla 3 por los estados probables en aquellos caracteres con mayor peso para dilucidar las relaciones entre *Pichipilus halleuxi* y *Pliolestes tripotamicus*. 2a) (izquierda) Cladograma resultante de reemplazar por un 0 los ? de los estados de los caracteres 15 y 16 en *P. halleuxi* (longitud = 16; CI = 0,93; RI = 0,83); 2b) (derecha) Cladograma de consenso estricto que muestra los grupos comunes a los 17 cladogramas resultantes de reemplazar por un 1 los ? de los estados de los caracteres 15 y 16 en *P. halleuxi* y los grupos comunes a los 8 cladogramas resultantes de reemplazar por un 1 los ? de los estados de los caracteres 15 y 16 en *P. halleuxi* y 5 en *P. osborni* (longitud = 17; CI = 0,88; RI = 0,66). Para los acrónimos, véase la tabla 1.

y 2 se mantienen en *Phonocdromus gracilis* pero devienen plesiomorfías en el clado formado por *Pichipilus* + *Pliolestes*, y que la sinapomorfía 3 revierte en *P. halleuxi* (fig. 1). Otra hipótesis que halla corroboración en este análisis es la que señala que *Phonocdromus gracilis* es una línea divergente de aquella integrada por los géneros *Pichipilus* y *Pliolestes* (Marshall, 1976b, 1980; Marshall y Pascual, 1977). Tal como puede apreciarse en la figura 1, *P. gracilis* se diferencia de las restantes especies de la subfamilia por la presencia de dos autapomorfías: 1) presencia de m2-3 estrechos y alargados (carácter 11), y 2) cúspula muy desarrollada por detrás del metacónido en los m2-3 (carácter 12).

En cuanto a las discrepancias, la primera se relaciona con el modelo de especiación seguido. En los trabajos de Marshall (1976b, 1980, 1990) y Marshall y Pascual (1977), subyace un modelo de especiación básicamente anagenético para la secuencia *Pichipilus riggsi*-*Pliolestes tripotamicus* (fig. 4a). Tal como se observa en la figura 1, este análisis señala que el proceso de especiación no ha sido anagenético sino cladogenético. Como se mencionó precedentemente, todas las especies analizadas muestran, con la excepción de *Pichipilus riggsi* y *Pichipilus osborni*, al menos una autapomorfía que las identifica (fig. 1). Pero si se añade el patrón de cambios en el tamaño corporal, la hipótesis de un proceso de especiación anagenético debe rechazarse totalmente, ya que ninguno de los taxa terminales puede ser ancestro de otro. Para representar gráficamente esta conclusión, se construyó un árbol de Wagner (véase Crisci y López Armengol, 1983) a partir del cladograma de la figura 1, superponiendo al mismo la que a mi juicio es la más probable hipó-

tesis de evolución del tamaño corporal. Los resultados se observan en la figura 4b.

La segunda discrepancia se relaciona con la posibilidad, enunciada por Goin *et al.* (1994), de que *Pliolestes* fuese el grupo hermano de *Pichipilus* y *Phonocdromus*. Estos autores sustentaron esta alternativa sobre la base de la existencia en *Pliolestes* de un «... mosaico de rasgos primitivos y derivados...» (Goin *et al.*, 1994, pág. 18). Debido a que el cladograma resultante (fig. 1) muestra que *Phonocdromus* es el grupo hermano plesiomorfo de *Pichipilus* + *Pliolestes*, la hipótesis es rechazada. Debe destacarse que de acuerdo con la hipótesis de polaridad sustentada en este trabajo, la presencia de un mosaico de estados plesiomorfos y apomorfos no es una característica exclusiva de *Pliolestes*, sino una constante para todas las especies de la subfamilia (Tabla 3 y fig. 1). Más aún, es precisamente *P. tripotamicus* la especie que muestra menos evolución en mosaico, ya que en ella la relación entre los estados plesiomorfos y apomorfos es menor que en los restantes integrantes de la subfamilia (Tabla 3 y fig. 1).

Análisis de los caracteres

De acuerdo con el cladograma obtenido (fig. 1), la secuencia de cambio de los estados de los caracteres muestra el siguiente patrón (Tablas 2 y 3):

Carácter 1: La presencia de un p3 reducido es una autapomorfía de *Pliolestes tripotamicus*.

Carácter 2: Los estados de este carácter fueron considerados inicialmente como no aditivos. El cla-

dograma resultante es compatible con tres alternativas de cambio igualmente probables a partir de un cíngulo anterobasal estrecho (0): a) cíngulo con un ancho intermedio (en el ancestro de la subfamilia, manteniéndose en *Phonocdromus*), del cual se deriva un cíngulo con un ancho mayor (*Pichipilus* y *Pliolestes*) (fig. 1); b) cíngulo ancho (ancestro de la subfamilia, manteniéndose en *Pichipilus* y *Pliolestes*), del cual deriva el cíngulo intermedio (*Phonocdromus*), y c) derivación independiente de ambas apomorfías, a partir del estado plesiomorfo presente en el ancestro de la subfamilia. Debido a la variabilidad observada, no es posible utilizar por el momento ninguna de estas apomorfías como diagnósticas de la subfamilia.

Carácter 3: La presencia de una pequeña cresta que prolonga en cíngulo anterobasal en la superficie anterior del trigónido de los molariformes es una autapomorfía de *Pliolestes tripotamicus*.

Carácter 4: La presencia de un entocónido poco desarrollado es una sinapomorfía de *Pichipilus halleuxi* y *Pliolestes tripotamicus*.

Carácter 5: Como en el caso del carácter 2, los estados de este carácter fueron considerados inicialmente como no aditivos. También como en el caso de aquel carácter, el cladograma es compatible con tres alternativas de cambio igualmente probables derivadas a partir de un trigónido aproximadamente tan ancho como el talónido (0): a) un trigónido ligeramente más estrecho que el talónido (presente en el ancestro de la subfamilia y mantenido en *Phonocdromus*), del cual se deriva un trigónido marcadamente más estrecho que el talónido (en *Pichipilus* y *Pliolestes*) (fig. 1); b) un trigónido marcadamente más estrecho que el talónido (presente en el ancestro de la subfamilia y mantenido en *Pichipilus* y *Pliolestes*), del cual se deriva un trigónido ligeramente más estrecho que el talónido (presente en *Phonocdromus*), y c) una derivación independiente de ambas apomorfías, a partir del estado plesiomorfo presente en el ancestro de la subfamilia. Debido a la variabilidad observada, no es posible utilizar por el momento ninguna de estas apomorfías como diagnósticas de la subfamilia.

Carácter 6: La presencia de cúspides del talónido iguales o ligeramente más altas que aquellas del trigónido es una de las cuatro sinapomorfías clásicas de la subfamilia.

Carácter 7: La presencia de una cuenca del talónido más amplia y relativamente plana es otra de las cuatro sinapomorfías clásicas de la subfamilia.

Carácter 8: La presencia de un metacónido de menor altura que la del paracónido en el m1 es una sinapomorfía de *Pichipilus halleuxi* y *Pliolestes tripotamicus*. Sin embargo, la aparición de nuevos res-

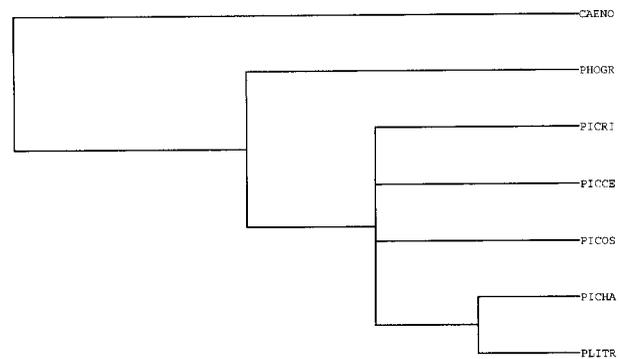


Fig. 3.—Cladograma de consenso estricto que resume la información común a los 8 cladogramas resultantes de adicionar como un nuevo carácter el tamaño corporal estimado (carácter 17) de cada especie de la tabla 3 (longitud = 20; CI = 0,90; RI = 0,71). Para los acrónimos, véase la tabla 1.

tos de *Pichipilus osborni* y/o *Pichipilus riggsi* puede modificar esta valoración (Tabla 3).

Carácter 9: La presencia de cúspides linguales iguales o más altas que las labiales en el m1 es una nueva sinapomorfía para la subfamilia. Este estado revierte posteriormente en *Pichipilus halleuxi*, deviniendo una pérdida apomórfica para esta especie. Este cambio, no contemplado en la hipótesis de polaridad original, hace que la misma sea rechazada.

Carácter 10: La presencia de un cíngulo anterobasal extendido posteriormente sólo hasta el borde posterior del trigónido en los m1-2 es una sinapomorfía de *Pichipilus* y *Pliolestes*.

Carácter 11: La presencia de m2-3 estrechos y alargados es una autapomorfía de *Phonocdromus*.

Carácter 12: Como en el caso de los caracteres 2 y 5, los estados de este carácter fueron considerados inicialmente como no aditivos. También como en aquellos caracteres, el cladograma muestra la existencia de tres alternativas igualmente probables a partir de la ausencia de cúspula por detrás del metacónido en los m2-3 (0): a) presencia de una cúspula poco desarrollada (en el ancestro de la subfamilia, manteniéndose en *Pichipilus* y *Pliolestes*), de la cual se deriva una cúspula muy desarrollada (*Phonocdromus*) (fig. 1); b) presencia de una cúspula muy desarrollada en el ancestro de la subfamilia, manteniéndose en *Phonocdromus*, de la cual se deriva una cúspula poco desarrollada en *Pichipilus* y *Pliolestes*, y c) aparición independiente de ambas apomorfías, a partir de la condición plesiomorfa presente en el ancestro de la subfamilia. Dado que todas las especies presentan una cúspula por detrás del metacónido, es preferible mantener esta característica como diagnóstica de la subfamilia, dejando de lado toda consideración referente a su grado de desarrollo.

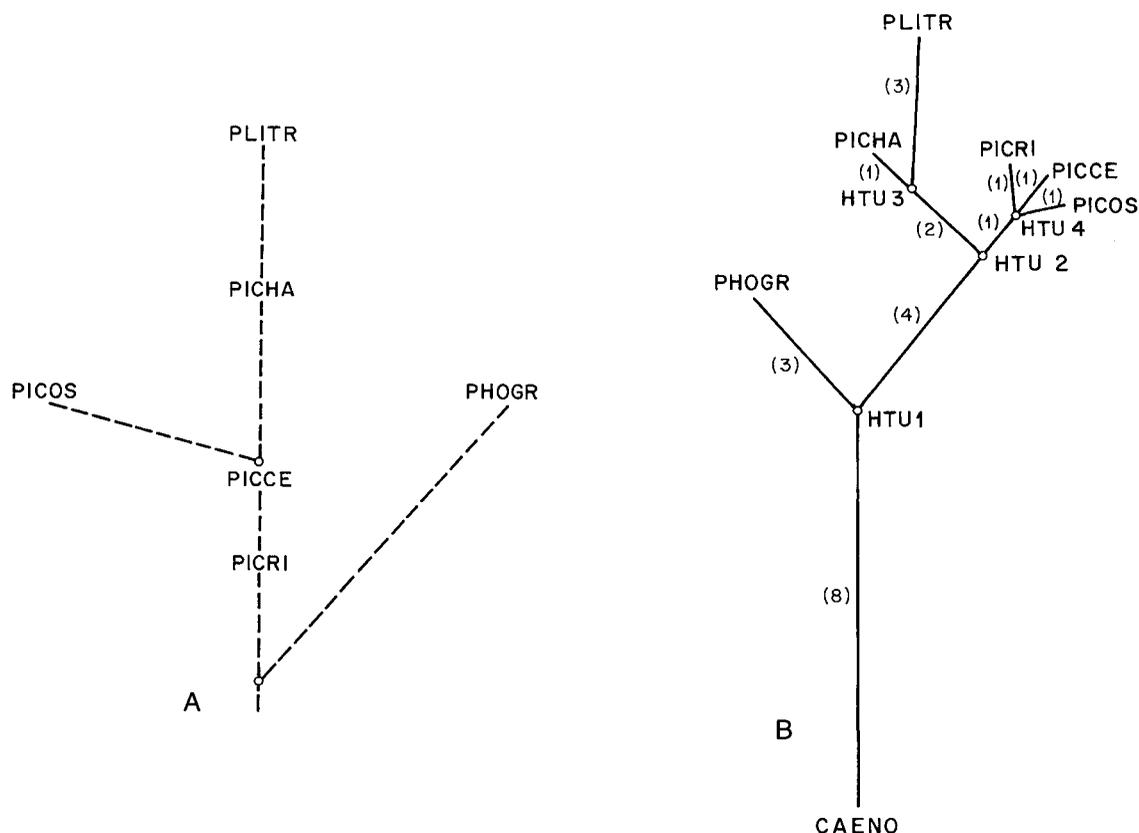


Fig. 4.—Hipótesis de las relaciones filogenéticas de los Pichipillinae (acrónimos según la tabla 1). 4a) (izquierda) árbol filogenético derivado de las propuestas de Marshall (1976, 1990) y Marshall y Pascual (1977); 4b) (derecha) árbol filogenético derivado del cladograma de la figura 1 (los valores entre paréntesis señalan la cantidad de cambio evolutivo).

Carácter 13: Como en el caso de los caracteres 2, 5 y 12, los estados apomorfos de este carácter fueron considerados inicialmente como no aditivos. El cladograma muestra que a partir de molariformes con para y metacónido no coalescentes (0) se derivaron molariformes con para y metacónido con elevada coalescencia (*Phonocdromus* y *Pichipilus*), diferenciándose a partir de esta conformación molariformes con un grado de coalescencia menor. Esta última morfología representa una autapomorfía para *Pliolestes*.

Carácter 14: La presencia de un protocónido igual o más bajo que el metacónido es una nueva sinapomorfía para la subfamilia.

Carácter 15: La presencia de un m2 aproximadamente igual en longitud al m3 es una sinapomorfía de *Pichipilus riggsi*, *P. centinelus* y *P. osborni*. Sin embargo, esta valoración puede modificarse en caso de que nuevo material demuestre la presencia de este estado en *P. halleuxi* (Tabla 3).

Carácter 16: La presencia de un m4 menor que el 50 % de la longitud del m3 es por el momento una autapomorfía de *Pichipilus centinelus*. Esta valoración

puede modificarse si nuevos hallazgos demuestran su presencia en *P. osborni* y/o en *P. halleuxi* (Tabla 3).

Paleoecología y probables causas de la extinción de los Pichipilinae

El conocimiento de la paleoecología de las especies de la subfamilia Pichipilinae se halla obstaculizado por la falta de representantes vivientes de la subfamilia y por la ausencia de restos del esqueleto postcraneano en las especies fósiles. Consecuentemente, las inferencias se basan en los conocimientos que se poseen de las especies vivientes de la subfamilia Caenolestinae (su grupo hermano plesiomorfo) y en la comparación de su morfología dentaria con la de éstos y los restantes miembros de la superfamilia, *i.e.*, las familias Palaeothentidae y Abderitidae (véase Marshall, 1976a, 1980, 1990; Marshall *et al.*, 1989; Bown y Fleagle, 1993).

Los cenolestinos actuales son formas escansoriales, de hábitos crepusculares a nocturnos. Su régi-

men alimenticio es básicamente insectívoro, aunque consumen también cantidades variables de pequeños vertebrados, gusanos, material vegetal (fundamentalmente semillas) y hongos. Habitan zonas densamente vegetadas, bajo condiciones climáticas templado-frías y húmedas (Osgood, 1921, 1924; Collins, 1973; Kirsch, 1977; Kirsch y Waller, 1979; Meserve *et al.*, 1982; Patterson y Gallardo, 1987). Sin embargo, la restricción de los cenolestinos a estas zonas climáticas no debe necesariamente interpretarse como una adaptación original y exclusiva a este tipo de condiciones, sino más probablemente como una respuesta adaptativa reciente. Esta interpretación se basa en el hecho de que durante el prolongado lapso en que habitaron la Patagonia y la región pampeana, las condiciones climático-ambientales predominantes fueron templado-cálidas y húmedas, como lo sugiere la presencia de numerosos grupos de vertebrados indicadores de este tipo de climas (véase Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990 y la bibliografía allí citada). A modo de ejemplo, cabe destacar la coexistencia de cenolestinos y primates platirrininos en Patagonia durante el lapso Colhuehuapense-Santacrucense. Al respecto, es sugestivo que en las condiciones climáticas actuales la extensión más austral de los platirrininos no sobrepase los 28-30° de latitud Sur (Redford y Eisenberg, 1992). Consecuentemente, los climas originales bajo los cuales vivieron los cenolestinos durante el Terciario fueron al menos templado-cálidos y húmedos.

En cuanto a las especies de las extinguidas familias Palaeothenidae y Abderitidae, las inferencias paleoecológicas se realizaron sobre la base de su comparación con marsupiales australianos actuales que presentan morfologías dentarias similares. De acuerdo con Marshall (1980), dadas las similitudes que guardan los Palaeothenidae con los Petauridae *Petaurus* y *Dactylopsila*, se infiere que poseyeron, como éstos, una dieta insectívora-fitófaga que incluiría insectos adultos y larvas, savia, exudados («gums»), hojas y frutos (véase Kay y Hylander, 1978). En cuanto a sus hábitos, se infiere que habrían sido escansoriales y nocturnos (véase Dawson, 1983). También siguiendo a Marshall (*op. cit.*), las inferencias paleoecológicas sobre los Abderitidae se realizaron comparándolos fundamentalmente con el Burramyidae *Burramys parvus*. De este modo, se infirió para las especies de esta familia una dieta frugívora-insectívora, en la que se incluirían frutos, semillas, flores, néctar, larvas e insectos adultos (véase Dimpel y Calaby, 1972; Dawson, *op. cit.*; Kerle, 1984). En lo que se refiere a sus hábitos, se infiere que se trataba de formas escansoriales y nocturnas (véase Guillan y Norris, 1984; Mansergh, 1984).

Dado que los Pichipilinae poseen una gran afinidad morfológica con los Caenolestinae pero muestran ciertas características que, como la expansión de la cuenca del talónido o la presencia de un protoconídeo menor o igual en altura que el metacónido, anticipan o paralelizan rasgos distintivos de los Palaeothenidae y Abderitidae, se infiere que los Pichipilinae fueron ecológicamente muy similares a los caenolestinos, pero con algunas similitudes dietarias con los paleotentininos y abderitinos. Así, se trataría de formas escansoriales y de hábitos nocturnos, que habitaron zonas arboladas bajo condiciones climáticas templado-cálidas y húmedas, y que tuvieron un régimen alimentario insectívoro-frugívoro.

Para explicar la extinción de los Pichipilinae se ha propuesto como única hipótesis la competencia con los roedores Cricetidae. Fue propuesta por Pascual y Herrera (1973) para dar cuenta de la retracción geonémica de los cenolestinos, ya que estos marsupiales poseen en la actualidad una distribución disyunta, restringida a ciertos ambientes húmedos y densamente vegetados de Colombia, Ecuador, Perú y el sur de Argentina y Chile (véase Bublitz, 1987). La hipótesis parte de la premisa implícita de que los Cricetidae pudieron competir con los Pichipilinae dado que ambos poseen un tamaño pequeño, y que entre los primeros Cricetidae Sigmodontinae registrados se hallaban miembros de la tribu Akodontini, poseedores de un régimen alimenticio insectívoro-omnívoro (véase Reig, 1978, 1981), parcialmente superpuesto al inferido para los Caenolestinae. Sin embargo, como ocurre con la gran mayoría de las hipótesis referentes a las causas de la extinción de los mamíferos sudamericanos, no ha sido aún adecuadamente corroborada. Tres problemas surgen al analizarla: 1) que los Akodontini actuales poseen hábitos terrestres a subterráneos, por lo que no habría existido una superposición completa con los Pichipilinae; 2) que en la actualidad, el cenolestino *Rhyncholestes raphanurus* es simpátrico en la isla chilena de Chiloé (Osgood, 1943; Patterson, 1985) con dos especies de Akodontini (*Akodon olivaceus* y *A. longipilis*) y con una de Oryzomyini (*Oryzomys longicaudatus*), esta última integrante de una tribu con hábitos más silvícolas y una dieta más insectívora que aquella de los Akodontini (Reig, 1981); y 3) que la dieta inferida para los cricetinos montehermosenses es pastadora (Reig y Linares, 1969; Reig, 1978; Marshall, 1979). Consecuentemente, la competencia *Pliolestes tripotamicus*-Akodontini y la posterior extinción de los Pichipilini no halla una fundamentación teórica concluyente.

Frente a las dudas que despierta la hipótesis de la competencia, puede formularse una hipótesis alter-

norte de la misma (e.g., en la actual llanura Chaco-Pampeana).

Durante la SALMA Friasense los climas comienzan a tornarse algo más fríos y secos, tendencia que se mantendrá durante todo el Ciclo Faunístico Panaraucaniano (fig. 5). Bajo las nuevas condiciones templado-cálidas, la vegetación arbórea cede terreno a los pastos, pasándose entonces probablemente de sabanas arboladas o parques a sabanas herbáceas o pastizales, con la vegetación arbórea restringida fundamentalmente a los cursos de agua (bosques en galería). La fauna de mamíferos continentales acompaña estos cambios ambientales, produciéndose una marcada radiación y predominio de las formas cursoriales y pastadoras (e.g., roedores cávidos e hidroquéridos, notoungulados toxodóntidos, xenartros milodóntidos). A fines de este Ciclo Faunístico (SALMA Chapadmalalense), esta vez bajo el influjo de la Fase Diastrófica Diaguíta, se produce una nueva elevación en la Cordillera de los Andes, al tiempo que se levantan en el interior del continente las Sierras Pampeanas. Los climas devienen más secos en la subsiguiente SALMA «Uquiense» (Subciclo Faunístico Pampeano), donde predominan los biomas de tipo estepa. Los mamíferos cursoriales y pastadores continúan con su predominio, registrándose un incremento en la diversidad y/o frecuencia los tipos adaptados a condiciones erémicas (e.g., roedores ctenominos y dolicotinos, artiodáctilos camelinos).

Si en el contexto arriba mencionado se analiza la evolución de los Pichipilinae, se observa que durante el lapso Santacrucense-Friasense se produce la extinción del género *Phonocdromus*, durante el intervalo Friasense-Chasiense la de *Pichipilus* y, finalmente, durante el lapso Montehermosense-«Uquiense», la de *Pliolestes* (fig. 5). Consecuentemente, la declinación y posterior extinción de esta subfamilia muestra una fuerte correlación con la disminución de la temperatura, el incremento de la aridez y la progresiva retracción de los bosques, lo cual corrobora la hipótesis de la extinción por causas climático-ambientales.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los Dres. J. V. Crisci, J. J. Morrone y R. Pascual de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (La Plata, Argentina) y M. T. Alberdi, L. Alcalá y B. Azanza del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid, España), la lectura crítica del manuscrito original. Las figuras 4 y 5 fueron realizadas por el Sr. J. Arroyo (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid). Las primeras etapas de este trabajo fueron realizadas gracias a una Beca Postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de la República Argentina y su culminación gracias a una Beca Postdoctoral «M. Curie» de la Comunidad Europea N.º ERBCISTGT940018 (Programa ALAMED, contrato C11*-CT94-0505).

Referencias

- Ameghino, F. (1890). Los plagiaulacoideos argentinos y sus relaciones zoológicas, geológicas y geográficas. *Bol. del Inst. Geogr. Argentino*, 11, 143-201.
- Ameghino, F. (1894). Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Bol. Acad. de Cienc. Córdoba*, 13, 259-452.
- Bown, T. M., y Fleagle, J. G. (1993). Systematics, biostratigraphy, and dental evolution of the Paleotheriidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestid marsupials of South America. *Mem. Paleontol. Soc.*, 29, 1-76. Supplement of the *Journal of Paleontology*, 67 (2).
- Bublitz, J. (1987). Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898: unter Verwendung craniometrischer Methoden. *Bonner Zoolog. Monogr.*, 23, 1-96.
- Castellanos, A. (1923). Le limite plio-pléistocène et le problème de l'homme tertiaire dans la République Argentine. *Rev. Univer. Nac. de Córdoba*, 15, 1-22.
- Cione, A. L., y Tonni, E. P. (1995). Chronostratigraphy and «Land-mammal ages» in the Cenozoic of Southern South America: Principles, practices, and the «Uquian» problem. *J. Paleontol.*, 69, 135-159.
- Collins, L. R. (1973). *Monotremes and Marsupials: A Reference for Zoological Institutions*. Smithsonian Institution Press, Washington, 323 págs.
- Crisci, J. V., Lanteri, A. A., y Ortiz Jaureguizar, E. (1994). Programas de computación en Sistemática y Biogeografía Histórica: revisión crítica y criterios para su evaluación. En: *Taxonomía Biológica* (J. E. Llorente-Bousquets & I. Luna, edits.), Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México, 207-225.
- Crisci, J. V., y López Armengol, M. F. (1983). *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Monografías de la OEA, Serie de Biología, 26, Caracas, 132 págs.
- Damuth, J. D., y MacFadden, B. J. (1990). *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, 397 págs.
- Dawson, T. J. (1983). *Monotremes and Marsupials: The Other Mammals*. The Institut of Biology's, Studies in Biology, n.º 50. Edward Arnold Publishers Limited, London, 87 págs.
- Dimpel, H., y Calaby, J. H. (1972). Further observations on the mountain pigmy possum (*Burramys parvus*). *Victoria Naturae*, 89, 101-106.
- Farris, J. S. (1988). *Hennig86, Version 1.5*. Publicación del autor, Port Jefferson, New York.
- Farris, J. S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5, 417-419.
- Fidalgo, F., De Francosco, F., y Pascual, R. (1975). Geología superficial de la Llanura Bonaerense. *Relatorio del VI Congreso Geológico Argentino: «Geología de la Provincia de Buenos Aires»*, Bahía Blanca, 103-137.
- Gingerich, P. D., y Smith, B. H. (1984). Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores. En: *Size and Scaling in Primate Biology* (W. L. Jungers, edit.), Plenum Publishing Corporation, 257-272.
- Gingerich, P. D., Smith, B. H., y Rosenberg, K. (1982). Allometric scaling in the dentition of primates and pre-

- diction of body weight from tooth size in fossils. *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 58, 81-100.
- Goin, F. J., Pardiñas, U. F. J., y Lezcano, M. J. (1994). Un nuevo resto del cenoléstido *Pliolestes* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 31, 15-21.
- Guillan, P., y Norris, K. (1984). The habitat of *Burramys parvus* (Broom) in Victoria. En: *Possums and Gliders* (P. A. Smith, e I. D. Hume, eds.) Australian Mammal Society, Sydney, 417-421.
- Hennig, W. (1968). *Elementos de una Sistemática Filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires, 353 págs.
- Kay, R. F., y Hylander, W. L. (1978). The dental structure of mammalian folivores with special reference to Primates and Phalangeroidea (Marsupialia). En: *The Biology of Arboreal Folivores* (G. G. Montgomery, edit.) Smithsonian Institution Press, Washington, 173-191.
- Kerle, J. A. (1984). Growth and development of *Burramys parvus* in captivity. En: *Possums and Gliders* (P. A. Smith, e I. D. Hume, eds.) Australian Mammal Society, Sydney, 409-412.
- Kirsch, J. A. W. (1977). The six-percent solution: Second thoughts on the adaptedness of the Marsupialia. *Amer. Scient.*, 65, 276-288.
- Kirsch, J. A. W., y Waller, P. F. (1979). Notes on the trapping and behavior of the Caenolestidae (Marsupialia). *J. Mammal.*, 60, 390-437.
- Kluge, A., y Farris, J. S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zool.*, 18, 1-32.
- Kraglievich, L. (1934). *La Antigüedad Pliocena de las Faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Imprenta «El Siglo Ilustrado», Montevideo, 136 págs.
- Mansergh, I. (1984). The mountain pigmy-possum (*Burramys parvus*). (Broom): A review. En: *Possums and Gliders* (P. A. Smith, e I. D. Hume, eds.) Australian Mammal Society, Sydney, 413-416.
- Marshall, L. G. (1976a). Revision of the South American fossil marsupial subfamily Abderitinae. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata «Lorenzo Scaglia»*, 2, 57-90.
- Marshall, L. G. (1976b). On the affinities of *Pichipilus osborni* Ameghino 1890 (Marsupialia, Caenolestinae) from the Santa Cruz beds of southern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 13, 56-64.
- Marshall, L. G. (1979). A model for paleobiogeography of South American cricetine rodents. *Paleobiology*, 5, 126-132.
- Marshall, L. G. (1980). Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana Geol.*, 5, 1-145.
- Marshall, L. G. (1990). Fossil Marsupialia from the type Friasian Land-mammal Age (Miocene), alto río Cisnes, Aisen, Chile. *Rev. Geol. Chile*, 17, 19-55.
- Marshall, L. G., Case, J. A., y Woodburne, M. O. (1989). Phylogenetic relationships of the families of marsupials. En: *Current Mammalogy* (M. Genoways, edit.), vol. 2, 443-502.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R., y Pascual, R. (1983). Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata*, Memoire Extraordinaire, 1-93.
- Marshall, L. G., y Pascual, R. (1977). Nuevos marsupiales caenolestidae del «Piso Notohippidense» (SW de Santa Cruz, Patagonia) de Ameghino. Sus aportaciones a la cronología y evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata «Lorenzo Scaglia»*, 2, 91-122.
- Meserve, P., Murúa, R., Lopetegui, N., y Rau, J. A. (1982). Observations on the small mammal fauna of a primary temperate rain forest in southern Chile. *J. Mammal.*, 63, 315-317.
- Mignone, J. A. (1949). Los sedimentos Arauco-entrerrianos del Quequén Salado. *Bol. Cient. Lujanense*, 1, 13-17.
- Nixon, K. C. (1992). *CLADOS. Versión 1.1 IBM PC-Compatible Character Analysis Program*. Publicación del autor.
- Ortiz Jaureguizar, E. (1986). Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2, 191-207.
- Ortiz Jaureguizar, E. (1989). Analysis of the compositional changes of the South American mammal fauna during the Miocene-Pliocene (Panaraucanian Faunistic Cycle). *Abstract of the Fifth International Theriological Congress* 1, 277-278.
- Ortiz Jaureguizar, E. (1990). La extinción de los mamíferos de tipo plesiadapiforme en América del Sur y América del Norte: una confrontación. *Ameghiniana*, 27, 392.
- Ortiz Jaureguizar, E., y Pascual, R. (1988). Distribución de tamaños corporales en primates y marsupiales bunodontoides fósiles sudamericanos: un probable caso de segregación ecológica. *Resúmenes de las V Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, La Plata, 74-75.
- Osgood, W. H. (1921). A monographic study of the American marsupial, *Caenolestes*. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, 14, 1-162.
- Osgood, W. H. (1924). Review of living caenolestids with description of a new genus from Chile. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, 14, 165-172.
- Osgood, W. H. (1943). The mammals of Chile. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, 30, 1-268.
- Pascual, R., y Bondesio, P. (1982). Un roedor Cardiatheiriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, 19, 19-35.
- Pascual, R., y Herrera, H. E. (1973). Adiciones al conocimiento de *Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia, Caenolestidae) del Plioceno superior de la Argentina. *Ameghiniana*, 10, 36-50.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D., y Tonni, E. P. (1965). Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, 6, 165-193.
- Pascual, R., y Ortiz Jaureguizar, E. (1990). Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *J. Human Evol.*, 19, 23-60.
- Patterson, B. D. (1985). Chilean serendipity: Records of a fortuitous field season in temperate rain forest. *Field Museum of Natural History Bulletin*, 56, 7-22.

- Patterson, B. D., y Gallardo, M. H. (1987). *Rhyncholestes raphanurus*. *Mammalian Species*, 286, 1-5.
- Peters, R. H. (1983). *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge, 329 págs.
- Redford, K. H., y Eisenberg, J. F. (1992). *Mammals of the Neotropics. The Southern Cone*. University of Chicago Press, Chicago, 430 págs.
- Reig, O. A. (1955). Un nuevo género y especie de cenolestinos del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (República Argentina). *Rev. Asoc. Geol. Argentina*, 10, 60-71.
- Reig, O. A. (1978). Roedores cricétidos del Plioceno superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata «Lorenzo Scaglia»*, 2, 164-190.
- Reig, O. A. (1981). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monografie Naturae*, 1, 1-182.
- Reig, O. A., y Linares, O. J. (1969). The occurrence of *Akodon* in the upper Pliocene of Argentina. *J. Mammal.*, 50, 643-647.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: Why Is Animal Size so Important?* Cambridge University Press. Cambridge.
- Simpson, G. G. (1932). Some new or little-known mammals from the «Colpodon» beds of Patagonia. *Amer. Museum Novitates*, 575, 1-12.
- Tonni, E. P., Prado, J. L., Fidalgo, F., y Laza, J. H. (1992a). El Piso/Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. *Actas de las III Jornadas Geológicas Bonaerenses*, La Plata, 113-118.
- Tonni, E. P., Alberdi, M. T., Prado, J. L., Bargo, M. S., y Cione, A. L. (1992b). Changes in mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 95, 179-194.
- Watrous, L. E., y Wheeler, Q. D. (1981). The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zool.*, 30, 1-16.

Recibido el 23 de octubre de 1996.

Aceptado el 15 de enero de 1997.