

REVISION DE LAS ESPECIES DEL GENERO *HYPERDIDELPHYS* AMEGHINO, 1904 (MAMMALIA, MARSUPIALIA, DIDELPHIDAE). SU SIGNIFICACION FILOGENETICA, ESTRATIGRAFICA Y ADAPTATIVA EN EL NEOGENO DEL CONO SUR SUDAMERICANO

F. J. Goin * y U. F. J. Pardiñas *

RESUMEN

Se analizan y diagnostican nuevamente todas las especies de marsupiales fósiles asignables al género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Didelphidae, Didelphinae, Didelphini): *H. inexpectata* (Ameghino, 1889), *H. parvula* (Rovereto, 1914), *H. pattersoni* (Reig, 1952) y la nueva especie *H. dimartinoi*. El biocrón del género se extiende desde el Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense) hasta el Plioceno tardío (Piso/Edad Chapadmalalense); la totalidad de los registros procede de yacimientos del centro y noroeste del territorio argentino. *Hyperdidelphys* y *Lutreolina* conforman un grupo monofilético en el contexto de los Didelphini, siendo *Lutreolina* el grupo hermano plesiomorfo de *Hyperdidelphys*. Entre los representantes de este género, *H. pattersoni* es el grupo hermano de un clado conformado por dos grupos monofiléticos, uno integrado por *H. parvula* y el otro por *H. inexpectata* + *H. dimartinoi*. Se descartan varios taxones previamente referidos a este género: (1) «*Hyperdidelphys brachyodonta*» (Reig, 1952) es un sinónimo junior de *Didelphis crucialis* Ameghino, 1904; (2) «*Hyperdidelphys biforata*» (Ameghino, 1904) es una especie de *Lutreolina* (*L. biforata* n. comb.), y (3) «*Paradidelphys nodosa*» Ameghino, 1904 es un sinónimo junior de *Thylophorops perplana* (Ameghino, 1904), n. comb. Es poco clara la significación bioestratigráfica de las especies de *Hyperdidelphys* en el contexto del Cenozoico tardío del Cono Sur sudamericano: su registro en los distintos niveles es poco frecuente, la identificación de dos de ellas (*H. inexpectata* y *H. parvula*) es compleja sobre la base de las estructuras confrontables, y los biocrones de casi todas son poco restringidos en el marco estratigráfico de referencia. Las adaptaciones carnívoras de las especies de *Hyperdidelphys* se corresponden con un proceso general de declinación de los marsupiales Sparassodonta hacia el Mioceno tardío y Plioceno de América del Sur, un proceso que precedió a la llegada de los carnívoros placentarios inmigrantes de origen holártico a partir del establecimiento del puente panameño entre ambas Américas.

Palabras clave: *Hyperdidelphys*, *Didelphidae*, *Marsupialia*, *América del Sur*, *Neógeno*, *Edades Huayqueriense*, *Montehermosense* y *Chapadmalalense*.

ABSTRACT

All species of fossil marsupials belonging to the genus *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Didelphidae, Didelphinae, Didelphini) are analyzed and rediagnosed: *H. inexpectata* (Ameghino, 1889), *H. parvula* (Rovereto, 1914), *H. pattersoni* (Reig, 1952) and the new species *H. dimartinoi*. The biochron of this genus spans from the Late Miocene (Huayquerian Stage/Age) to the Late Pliocene (Chapadmalalan Stage/Age); all records referable to species of *Hyperdidelphys* come from central and northwestern Argentine localities. *Hyperdidelphys* and *Lutreolina* conform a monophyletic group among the Didelphini, being *Lutreolina* the plesiomorphic sister group of *Hyperdidelphys*. *H. pattersoni* is the sister group of a clade including two monophyletic groups: *H. parvula* on one side, and *H. inexpectata* + *H. dimartinoi* sp. nov. on the other. Several taxa previously referred to this genus are discussed and excluded from it: (1) «*Hyperdidelphys brachyodonta*» (Reig, 1952) is a junior synonym of *Didelphis crucialis* Ameghino,

* CONICET. Departamento Paleontología Vertebrados. Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Paseo del Bosque, s/n. 1900 La Plata. Argentina.

1904; (2) «*Hyperdidelphys biforata*» (Ameghino, 1904) is a species of *Lutreolina* (*L. biforata* n. comb.), and (3) «*Paradidelphys nodosa*» Ameghino, 1904 is a junior synonym of *Thylophorops perplana* (Ameghino, 1904) n. comb. The biostratigraphic significance of the species of *Hyperdidelphys* in the Late Cenozoic of Southern South America remains unclear: their record in Neogene levels is unfrequent, the identification of two of the four species (*H. parvula* and *H. inexpectata*) is complex on the basis of known materials, and the biochrones of three of them are not restricted but include relatively wide time spans. Carnivorous adaptations of species of *Hyperdidelphys* correlate with the decline of Sparassodont marsupials in late Miocene-Pliocene times, a process that was previous to the arrival in South America of immigrant placental carnivores of Holarctic origin by the establishment of the intercontinental Panamanian land bridge.

Key words: *Hyperdidelphys*, Didelphidae, Marsupialia, South America, Neogene, Huayguerian, Monte Hermosan, and Chapadmalalan ages

Introducción

Los representantes del género *Hyperdidelphys* fueron especializados didélfidos de hábitos alimentarios carnívoros cuyo registro se extiende a lo largo del Neógeno del Cono Sur sudamericano, más específicamente en el centro y noroeste del actual territorio argentino. Se extinguieron a fines del Plioceno, habiendo desarrollado varias especializaciones craneodentarias únicas entre los didélfidos de la subfamilia Didelphinae (véase más abajo).

Pocos taxones de marsupiales fósiles han tenido una historia sistemática tan compleja como la del género *Hyperdidelphys*. Ello se debe a varios factores, a saber: 1) la abundancia de taxones referibles al mismo fundados por Ameghino entre 1888 y 1904; 2) su presencia en varios niveles estratigráficos distintos del centro, oeste y noroeste de la Argentina; 3) el carácter fragmentario de varios de los ejemplares tipo de las especies fundadas por Ameghino, con la frecuente ausencia de estructuras homólogas confrontables, y 4) en las posteriores revisiones del género, la falta de una detallada comparación entre los tipos y los ejemplares asignables entonces disponibles en las colecciones nacionales (a excepción de Reig, 1952, 1958).

Un reciente análisis de los Didelphoidea fósiles y vivientes de la Argentina (Goin, 1991; véase también Goin, 1995a, 1995b) permitió discriminar tres especies asignables a *Hyperdidelphys*: *H. biforata* (Ameghino, 1889), *H. inexpectata* Ameghino, 1904 y *H. pattersoni* (Reig, 1952). Sin embargo, nuevos hallazgos de representantes de este género han puesto en duda varias de las conclusiones alcanzadas previamente. En consecuencia, se emprendió el estudio de todos los materiales de didélfidos fósiles disponibles hasta la fecha en las colecciones argentinas. Esto ha permitido el reconocimiento de una cuarta especie asignable a *Hyperdidelphys*, así como también la exclusión de varios taxones previamente referidos a este género. En segundo lugar, se revisa la posición del género en el contexto de los didélfidos, así como también la historia evoluti-

va de sus especies. En tercer lugar, se evalúa la importancia de las mismas en el esquema bioestratigráfico del Neógeno argentino. Por último, se considera la significación adaptativa de los representantes del género en el contexto faunístico del Cenozoico tardío de América del Sur.

Materiales y Métodos

Fueron estudiados alrededor de cien especímenes de didélfidos fósiles de diversas colecciones argentinas, de los cuales 33 han sido referidos a alguna de las especies aquí consideradas o a *Hyperdidelphys* sp. A los efectos comparativos, fueron revisados numerosos ejemplares de didélfidos vivientes asignables a la totalidad de los géneros de esta subfamilia. La nomenclatura molar aquí utilizada se detalla en el punto «Abreviaturas» y se ilustra en las figuras 1E y 1F. Sobre la terminología craneana y mandibular empleada en este trabajo (véanse las figs. 1, 2 y 3) se ha seguido a Archer (1976; pero véase Aplin, 1987 y bibliografía citada). En la leyenda de la figura 4 se indican las referencias geográficas (Provincia y Departamento o Partido) correspondientes a cada una de las localidades mencionadas del territorio argentino. Las medidas, en todos los casos expresadas en milímetros, fueron tomadas con calibre manual con precisión de dos centésimas y, en algunos pocos casos, con ocular micrométrico. Únicamente se brindan los diámetros máximos; en el caso de los molares inferiores, el ancho de los mismos fue tomado sobre los trigónidos. Para algunas medidas de la serie yugal (C/c-M/m4 y M/m1-M/m4) fueron tomados los bordes alveolares de los extremos de la serie, en los casos en que los dientes correspondientes estuvieran ausentes.

En el análisis filogenético fueron considerados 28 caracteres craneodentarios (véase la sección «Análisis de caracteres»); para cada uno de ellos se establecieron los estados plesiomorfo y apomorfo a través de su comparación con un grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981). El grupo externo aquí considerado fue *Philander opossum*, un generalizado Didelphini (Reig et al., 1987). Además de las especies de *Hyperdidelphys* aquí reconocidas, se incluyó también en el análisis a la especie viviente *Lutreolina crassicaudata* como representante del género *Lutreolina* (véase la Discusión y los Resultados de este análisis). En los casos en que la ausencia de estructuras craneodentarias confrontables hicieron imposible la codificación de los caracteres en alguna de las especies estudiadas, dichos estados fueron considerados «no comparables» («?» en la MBD de la tabla 3). La MBD resultante fue analizada con el programa Hennig86 versión 1.5 (Farris, 1988). El cladograma resultante fue obtenido mediante el empleo de la opción de enumeración implícita («ie»), que permite encontrar el o los cladogramas más cortos. Finalmente, el programa calculó los índices de consistencia (CI; Kluge y Farris, 1969) y de retención (RI; Farris, 1989). En la figura 12A se muestra el cladograma resultante,

indicándose además los cambios en los estados de los caracteres, incluyendo las apomorfías y reversiones encontradas para cada nodo.

Abreviaturas: MLP, Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Departamento Paleontología Vertebrados; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Buenos Aires; MMP, Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional «Lorenzo Scaglia», Mar del Plata; PVL, Museo de Ciencias Naturales «Miguel Lillo», Colección Paleozoología Vertebrados, San Miguel de Tucumán; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago; GHUNLPam, Cátedra de Geología Histórica, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa; MBB, Museo de Ciencias de Bahía Blanca; ML, Museo de Ciencias Naturales de Lobería; MN, Museo de Ciencias Naturales de Necochea; MMH, Museo Municipal de Ciencias Naturales de Monte Hermoso; MA: millones de años antes del presente; CI: índice de consistencia; RI: índice de retención; StA, StB, StC, StD: cúspides estilares de los molares superiores; I, C, P, M: incisivos, caninos, premolares y molares superiores; i, c, p, m: incisivos, caninos, premolares y molares inferiores. La notación individual de los molares superiores e inferiores es: M/m0, M/m1, M/m2, M/m3 y M/m4, en donde M0 y m0 designan a los molares deciduos superiores e inferiores respectivamente (Goin, 1995).

Antecedentes sistemáticos

La primera referencia a una especie actualmente asignable al género *Hyperdidelphys* corresponde a Ameghino (1888: 19) quien, sobre la base de restos procedentes de Monte Hermoso, reconoció a «... *Didelphys inexpectata* n. sp.: Esta especie tenía el tamaño de *Didelphys azarae*, pero era mucho más robusta, con las muelas proporcionalmente más

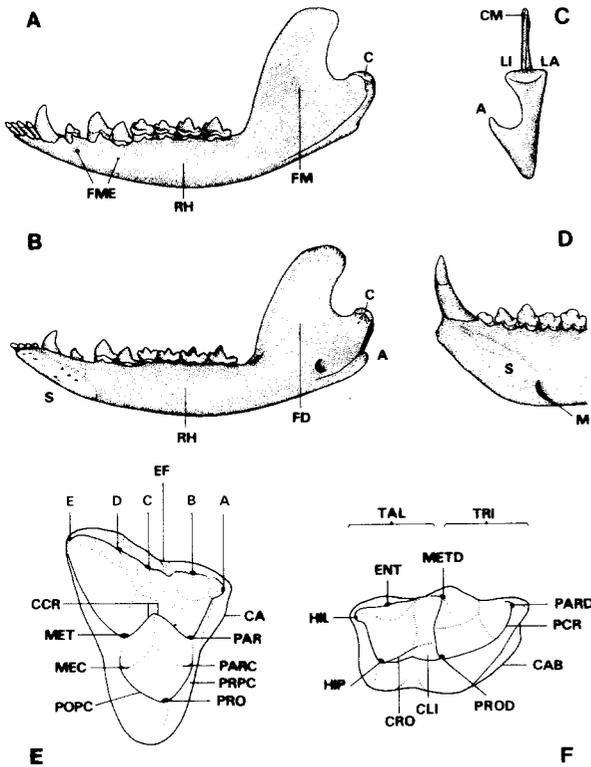


Fig. 1.—A-C, ramas mandibulares de un ejemplar de la especie viviente *Didelphys albiventris* en vistas labial (A), lingual (B) y posterior (C); D, porción anterior de la rama mandibular derecha del extinto *Sparassocynus bahiai* en vista lingual; E-F, representación esquemática de un molar superior (E) y un molar inferior (F) de un didelfoideo generalizado. Referencias: A: proceso angular, C: cóndilo, CA: cingulo anterior, CAB: cingulo anterobasal, CCR: centrocrista, CM: cresta masetérica, CRO: crística oblicua, EF: ectoflexo, ENT: entocónido, FM: fosa masetérica, FME: forámenes mentonianos, HIL: hipoconúlido, HIP: hipoconónido, LA: labial, LI: lingual, M: muesca genial, MEC: metacónulo, MET: metacono, METD: metacónido, PAR: paracono, PARC: paracónulo, PARD: paracónido, PCR: paracristida, POPC: postprotocrista, PRO: protocono, PROD: protocónido, PRPC: preprotocrista, RH: rama horizontal, S: sinfisis, TAL: talónido, TRI: trigónido, A, B, C, D, E: cúspides estilares A, B, C, D y E respectivamente.

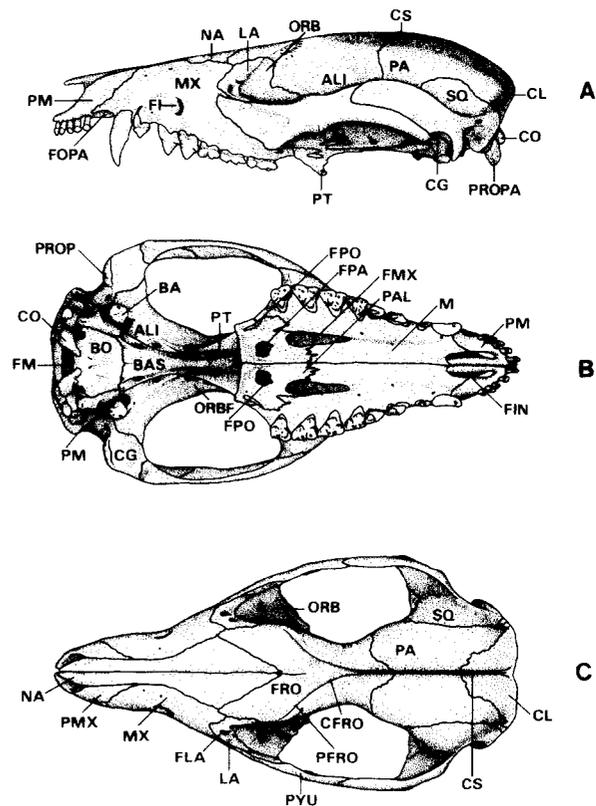


Fig. 2.—Cráneo de un ejemplar de la especie viviente *Didelphys albiventris* en vistas lateral (A), palatal (B) y dorsal (C), en donde se indica la nomenclatura craneana utilizada en este trabajo. Referencias: ALI: alisfenoides, BA: bula alisfenoides, BAS: basisfenoides, BO: basioccipital, CFRO: cresta frontal, CG: cavidad glenoidea, CL: cresta lambdaidea, CO: cóndilo occipital, CS: cresta sagital, FI: foramen infraorbitario, FIN: fenestra incisiva, FLA: foramen lacrimal, FM: foramen magno, FMX: fenestra maxilar, FOPA: fosa paracanina, FPA: fenestra palatina, FPO: foramen posterolateral, FRO: frontal, LA: lacrimal, MX: maxilar, NA: nasal, ORB: órbita, ORBF: orbitosfenoides, PA: parietal, PAL: palatino, PFRO: proceso postorbital del frontal, PM: premaxilar, PROP: proceso postglenoideo, PROPA: proceso paraoccipital, PT: palatino, PYU: proceso postorbital del yugal, SQ: escamoso.

Si bien concordamos con Simpson (1972) en que «*brachyodonta*» [= *crucialis*] es claramente referible a *Didelphis*, no compartimos sus dudas (Simpson, 1972, 1974) sobre la validez genérica de *Hyperdidelphys*. Tal como lo señalan Reig *et al.* (1987) y Goin (1991), los representantes de ambos géneros no parecen mantener especiales afinidades. Por el contrario, *Hyperdidelphys* y *Lutreolina* conforman un grupo monofilético entre los didélfidos Didelphini, claramente más derivado que el resto de los representantes de esta Tribu (véase más abajo).

Contextos geográfico y estratigráfico

El mapa de la figura 4 ilustra las localidades en donde han sido coleccionados restos asignables a alguna de las especies de *Hyperdidelphys*. Existen tres factores que complican el contexto bioestratigráfico y cronológico de los representantes de este género: 1) la información relativa a la procedencia estratigráfica de buena parte de los materiales estudiados es poco precisa —muchos de estos restos forman parte de viejas colecciones con poca o ninguna referencia estratigráfica—; 2) la estratigrafía, y más frecuentemente la bioestratigrafía de las localidades estudiadas, necesitan una urgente revisión integrada, dada su importancia en la interpretación de las faunas del Neógeno sudamericano, y 3) recientes estudios de detalle tanto litoestratigráficos, geocronológicos, magnetoestratigráficos e isotópicos sobre los sedimentos neógenos de la Argentina (por ej. Butler *et al.*, 1984; Marshall *et al.*, 1986; Ruoco, 1989; Orgeira, 1990; Tonni *et al.*, 1992a, 1992b; Tonni, 1993; Yrigoyen, 1994; Cione y Tonni, 1995a, 1995b) han conducido a una revisión de los esquemas clásicamente establecidos para la sucesión cronológica del Cenozoico Superior. Dichos estudios aún están en sus etapas iniciales, por lo que es de esperar que se propongan nuevas alternativas en la interpretación de las secuencias estratigráficas, sus contenidos de vertebrados y el tiempo involucrado en ellas. En este particular momento, muchas de las consideraciones realizadas en trabajos puntuales pueden tener escasa perdurabilidad. A continuación se pasa revista a las distintas localidades y características más relevantes de sus contextos bioestratigráficos, relativas a los materiales estudiados en este trabajo.

Provincia de Catamarca. En el centro-norte de la provincia de Catamarca (fig. 4) se expone una importante acumulación de sedimentitas referibles al lapso Chasiquense-Chapadmalalense, sobre la base de sus mamíferos fósiles y dataciones absolutas. Un detallado análisis del devenir histórico de

los nombres y unidades empleados en la región fue realizado por Marshall y Patterson (1981).

Stahlecker (*in* Marshall y Patterson, 1981; Apéndice II) relevó una sección estratigráfica de aproximadamente 2.000 m en la localidad de Puerta de Corral Quemado (Departamento de Belén), mientras que para las cercanías de Chiquimil (=Entre Ríos, Departamento de Santa María) la misma comporta unos 1.500 m. Ambas fueron correlacionadas desde un punto de vista litoestratigráfico y paleontológico, siendo divididas en cinco unidades (de abajo hacia arriba): Calchaquí, Chiquimil B, Chiquimil A, Araucanense y Corral Quemado.

Las dos unidades superiores, Araucanense (=Fm. Andahualá) y Corral Quemado (=Fm. Corral Quemado), portadoras de la mayor parte de los restos fósiles, consisten principalmente en limolitas y areniscas con numerosas intercalaciones tobáceas. *Hyperdidelphys pattersoni* se registra en los niveles XVII y XX de la Fm. Andahualá y en el nivel 20 o

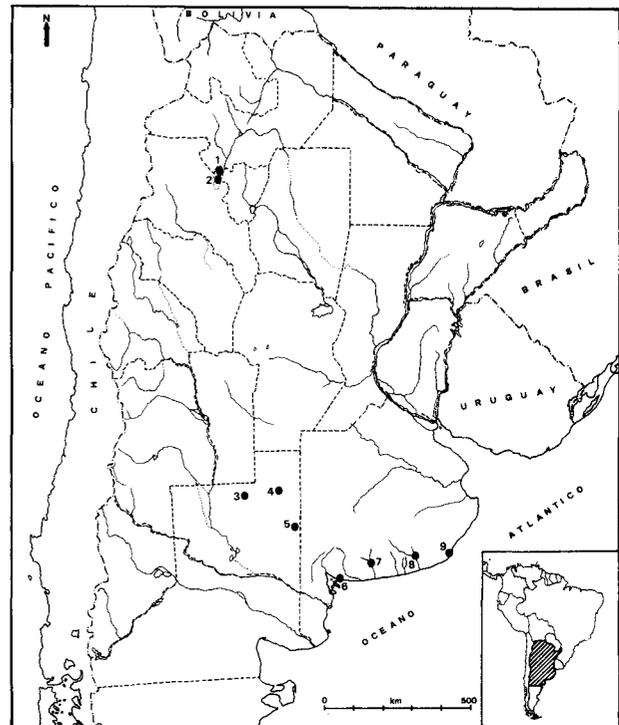


Fig. 4.—Ubicación geográfica de las localidades fosilíferas portadoras de restos de *Hyperdidelphys*: Provincia de Catamarca: (1) Valle del río Santa María (Chiquimil [=Entre Ríos], Loma Rica y Este de Santa María); (2) Puerta de Corral Quemado. Provincia de La Pampa: (3) Telén, (4) Escuela el Guanaco, (5) Salinas Grandes de Hidalgo. Provincia de Buenos Aires: (6) Farola de Monte Hermoso (Partido de Coronel Rosales), (7) Río Quequén Salado [Cascada Grande] (Partidos de Coronel Dorrego y Tres Arroyos), (8) Río Quequén Grande [Paso de Otero] (Partido de Lobería), (9) Mar del Plata [Playa Los Lobos-Las Palomas] (Partido de General Pueyrredón).

21 de la Fm. Corral Quemado (véase Marshall y Patterson, 1981; Apéndices IV y V). Los ejemplares recolectados por Peirano en la región de Chiquimil (PVL 3316 y PVL 3317) posiblemente provienen de la Fm. Andahualá, dado su espesor y riqueza fosilífera en dicha localidad.

En la sección estratigráfica de Chiquimil la datación del nivel XIX arrojó un valor de 6,02 MA (niveles medios de la Fm. Andahualá) (Marshall y Patterson, 1981; Butler *et al.*, 1984). Con esta información la Fm. Andahualá representa, al menos en parte, el Piso/Edad Huayqueriense, corroborando criterios previos de diferentes investigadores sobre la base de su contenido faunístico (Riggs y Patterson, 1939; Pascual y Odreman Rivas, 1973; Simpson, 1974). Por su parte, en la sección de Puerta de Corral Quemado se llevaron a cabo dos dataciones, de las cuales el nivel 29 (niveles medios de la Fm. Corral Quemado) ha brindado una edad de 3,54 MA. En el reciente esquema de Cione y Tonni (1995), la Fm. Corral Quemado sería referible al Piso/Edad Chapadmalalense. Estos autores (véase también Tonni *et al.*, 1992b) destacan que la lista faunística de la Fm. Corral Quemado carece de fósiles guías del Piso/Edad Monthermosense y, en cambio, comporta elementos propios del Piso/Edad Chapadmalalense (como *Chapalmalania* y *Pithanotomys*). Aún así postulan una probable edad Montehermosense *sensu stricto*, ante la ausencia en dichos niveles de mamíferos Cricetidae y Tayassuidae.

Provincia de La Pampa. La existencia de vertebrados de edad Huayqueriense en la provincia de La Pampa es conocida desde principios de siglo (por ej. Rusconi, 1934). Aún así, subsisten interrogantes con respecto a la procedencia estratigráfica de los mismos.

Numerosos autores coinciden en señalar a la Fm. Cerro Azul (Llambías, 1975) como portadora de restos de fauna de edad Huayqueriense (Pascual y Bocchino, 1963; Pascual *et al.*, 1965; Ortega, 1967; Zetti, 1972a y b; Campbell y Tonni, 1980; Pascual y Bondesio, 1982; Goin y Montalvo, 1988; Montalvo y Casadío, 1988; Verzi *et al.*, 1991, 1993; Berman y Montalvo, 1993, etc.). Esta unidad litoestratigráfica está compuesta por limos arcillosos loessoides de coloración castaño rojiza y con estratificación poco definida, que afloran principalmente en la parte oriental de La Pampa (Linares *et al.*, 1981) y sur de San Luis (Ramonell *et al.*, 1993). Unas ocho localidades (e.g. El Guanaco, Barrancas Coloradas, Salinas Grandes de Hidalgo, Laguna Zubeldía, Bajo Giuliani) han brindado la mayor parte de los restos fósiles hasta ahora conocidos (véase Montalvo *et al.*, 1995).

Sin embargo, Ramonell *et al.* (1993, 1994; véase también Calmels y Carballo, 1990) consideran los

siguientes problemas con respecto a la Fm. Cerro Azul: a) difícil reconocimiento por su similitud con la Fm. Arroyo Chasicó, b) problemas de nomenclatura, ya que sus materiales han sido tomados como parte de otras unidades y c) su edad no está clarificada, ya que «... no existen antecedentes de hallazgos fosilíferos en esta unidad litoestratigráfica» (Ramonell *et al.*, 1993: 73). Estos autores concluyen que la Fm. Cerro Azul debe ser reevaluada.

Más allá de estos problemas, está claro que existe una unidad portadora de fauna claramente referible al Huayqueriense (véase Montalvo *et al.*, 1995). Los restos de *H. pattersoni* aquí descritos provienen de las localidades de El Guanaco, Salinas Grandes de Hidalgo y cercanías de Telén (fig. 4).

Provincia de Buenos Aires. Se consideran aquí tres áreas por separado: la Farola de Monte Hermoso, los ríos Quequén Grande y Quequén Salado, y los acantilados litorales de Mar del Plata-Miramar.

• La Farola de Monte Hermoso: la región de Monte Hermoso (partido de Coronel Rosales) es una de las más debatidas en torno a la estratigrafía de sus acantilados litorales. Un buen resumen de lo escrito puede consultarse en Tonni *et al.* (1992). Estos autores consideran la existencia de dos unidades diferentes: a) el «Hermosense típico» (Vignati, 1925; Bonaparte, 1960) o Unidad Litoestratigráfica I (Fidalgo y Tonni, 1982), referible al Piso/Edad Montehermosense (*sensu stricto*) basado en la zona de extensión coincidente *Proscelidodon patrius*, *Alitoxodon vetustum*, *Trigodon gaudryi* y *Diplasiotherium robustum*, b) suprayacente, la Unidad Litoestratigráfica II (Fidalgo y Tonni, 1982) o «Miembro de las Limolitas Claras» y «Miembro de las Limolitas Estratificadas» (Bonaparte, 1960) o «Chapadmalense» (Vignati, 1925), correspondientes al Piso/Edad Chapadmalalense. Más recientemente Tonni (1993; véase también Cione y Tonni, 1995 y en prensa) refiere los sedimentos suprayacentes al «Hermosense típico» al Piso/Edad Chapadmalalense inferior, separándolos de aquellos del área de Mar del Plata (referibles, según estos autores, al Chapadmalalense superior). Por su parte, Zavala y Navarro (1993) consideran que ambas unidades litoestratigráficas no se diferencian desde un punto de vista geológico y las reconocen como una evolución progresiva en el marco de su interpretación para la génesis de la Fm. Monte Hermoso: depósitos fluviales de acreción lateral en ríos arenoso-fangosos. Estos autores interpretan que la disconformidad observada entre las Unidades Litoestratigráficas I y II de Fidalgo y Tonni (1982) corresponde a una superficie de quinto orden por migra-

ción de canal y no debe tomarse en cuenta para separar unidades. Sin embargo, los autores desconsideran el contenido faunístico de ambas unidades (véase Cione y Tonni, en prensa). De la quincena de restos asignables a *Hyperdidelphys* provenientes del área de Farola de Monte Hermoso, sólo uno cuenta con procedencia estratigráfica precisa (véase más abajo).

• Los ríos Quequén Salado y Quequén Grande: a diferencia de lo señalado para el área de Monte Hermoso, el conocimiento estratigráfico de estos ríos se cuenta entre las principales «lagunas» de la provincia de Buenos Aires. Para el Quequén Salado los escasos antecedentes pueden consultarse en Goin *et al.* (1994) mientras que para el Quequén Grande lo propio puede hacerse en Fidalgo *et al.* (1975). En diferentes puntos del Quequén Salado

(partidos de Tres Arroyos —para la margen izquierda— y Coronel Dorrego —margen derecha—) quedan expuestos sedimentos referibles a la Fm. Irene (*sensu* Reig, 1955). El perfil de la localidad denominada Cascada Grande (=Cascada Aldaya), que puede ser tomado como localidad tipo para la formación, está constituido por una sucesión de limos loessoideos arcillosos con abundantes concreciones de tosca que pasan hacia arriba a limos arcillosos verdes cuspidados por lentes de rodados de «tosca» de granometría arena gruesa a grava fina. La pila sedimentaria presenta aquí un espesor de aproximadamente 7 m. El ejemplar MLP 91-III-1-86 (*Hyperdidelphys parvula*) fue coleccionado en los niveles basales de la formación, mientras que el MLP 91-III-1-57 (*Hyperdidelphys inexpectata*) proviene de los limos verdosos cuspidales. Para los otros restos

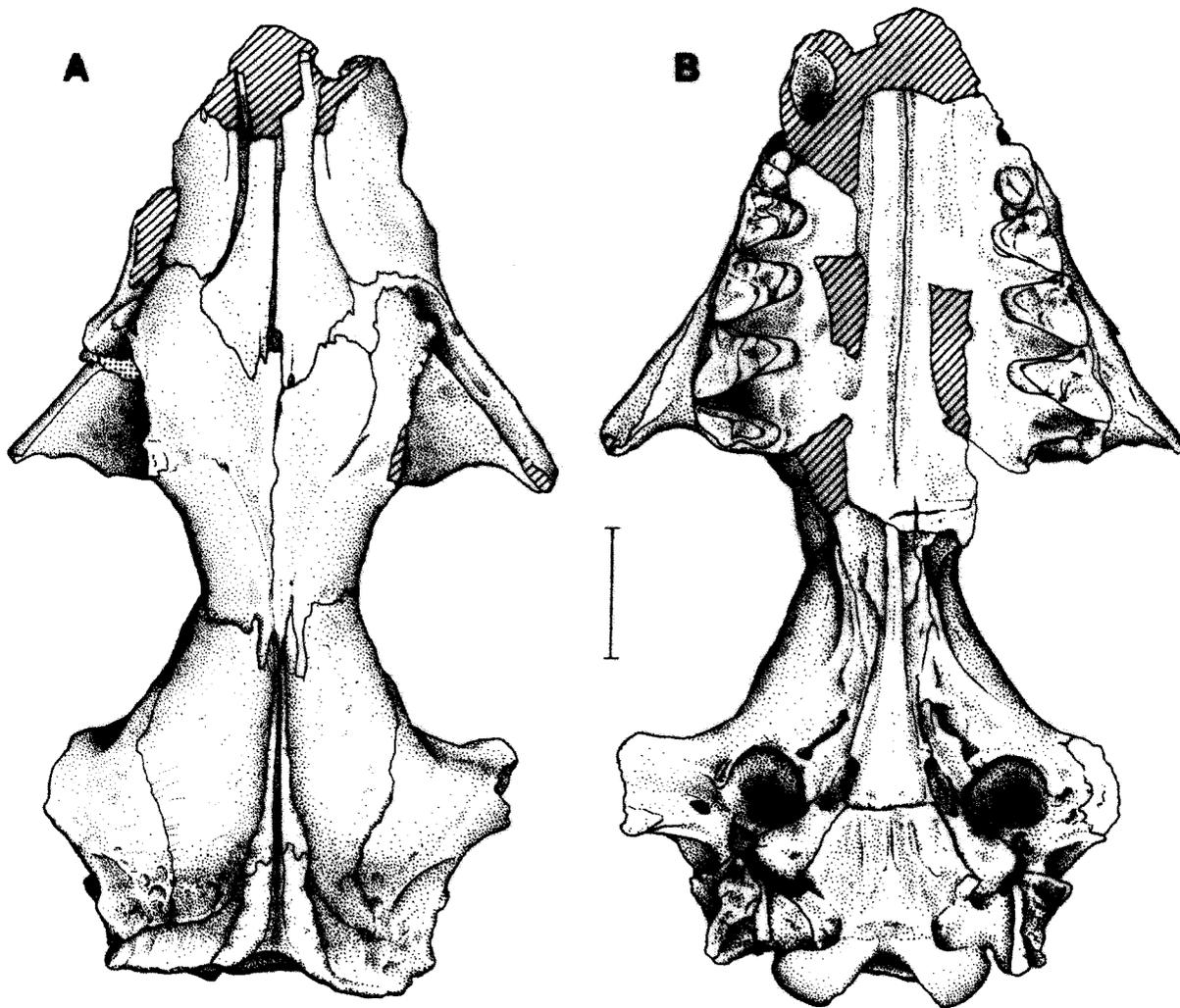


Fig. 5.—*Hyperdidelphys dimartinoi* n. sp. A-B: Tipo, MBB 11.248, un cráneo casi completo en vistas dorsal (A) y ventral (B). Escala: 1 cm.

no se cuenta con información estratigráfica precisa. En el río Quequén Grande ocurre algo similar al Quequén Salado. En diversos sectores de sus barrancas afloran sedimentos castaño rojizos, con concreciones de tosca y fauna clásicamente referida al «Montehermosense»-«Chapadmalense» (Kraglievich, 1934; Pascual *et al.*, 1965; Fidalgo *et al.*, 1975). Para la localidad de Paso de Otero (partido de Necochea), Fidalgo (en Tonni y Laza, 1980) menciona que el valle del Quequén Grande ha sido elaborado en un sustrato de sedimentos limo-arenosos a limo-arcillosos de color castaño rojizo correspondientes a la Fm. Pampiano (*sensu* Fidalgo *et al.*, 1973). La ubicación cronoestratigráfica de los sedimentos terciarios del Quequén Salado y Quequén Grande ha sido objeto de debate. Goin *et al.* (1994) plantean, sobre la base de elementos faunísticos, la posible correlación entre el tiempo de deposición del «Miembro de las Limolitas Claras» y el de la «Formación» Irene, que de ser cierta, y según los criterios expresados por Tonni (1993), indicaría para esta última una edad Chapadmalalense temprano. Igual criterio emplean Cione y Tonni (1995). Cabe destacar que, probablemente, pueda diferenciarse más de una unidad bioestratigráfica en el perfil de la localidad de Cascada Grande. Para los sedimentos del Quequén Grande se ha planteado su contemporaneidad con la «Formación» Irene, destacando similitudes litológicas y faunísticas (Fidalgo *et al.*, 1975). Aún así, sólo una adecuada prospección paleontológica y la determinación precisa de las colecciones existentes puede arrojar luz sobre las relaciones temporales de los sedimentos terciarios de este río.

- Los acantilados litorales de Mar del Plata-Miramar (partidos de General Pueyrredón y General Alvarado): en esta clásica localidad fosilífera de la región pampeana, la unidad litoestratigráfica más antigua fue denominada Fm. Chapadmalal (Kraglievich, 1952). Se trata de una potente sucesión de limos y arcillas limosas de color castaño rojizo, dispuestos en estratos de límites tenues y cribados de crotovinas. Esta formación presenta uno de sus mejores afloramientos en la denominada «Playa de las Palomas». Los escasos restos referibles a *Hyperdidelphys* fueron hallados en las cercanías de esta localidad, en los niveles inferiores de la secuencia que constituye la Biozona de *Paraglyptodon chapadmalensis* (Chapadmalalense superior *sensu* Cione y Tonni, 1995). Aun cuando en recientes esquemas (Zárate, 1990; Zárate y Fasano, 1989) se replantea la estratigrafía de estas barrancas, la Fm. Chapadmalal es, de las unidades litoestratigráficas tratadas en este punto, la que ha logrado un mayor consenso en cuanto a sus características.

Sistemática

Supercohorta MARSUPIALIA (Illiger, 1811)
Orden DIDELPHIMORPHIA (Gill, 1872) Aplin y Archer, 1987

Superfamilia DIDELPHOIDEA Gray, 1821

Familia DIDELPHIDAE Gray, 1821

Subfamilia DIDELPHINAE (Gray, 1821) Simpson, 1927

Tribu DIDELPHINI (Gray, 1821) Crochet, 1979

Género *HYPERDIDELPHYS* Ameghino, 1904

Didelphys Ameghino, 1888: 19

Hyperdidelphys Ameghino, 1904: 262

Paradidelphys Reig, 1952: 122

Especie tipo: *H. inexpectata* (Ameghino, 1889).

Especies incluidas: *H. inexpectata*, *H. parvula* (Rovereto, 1914), *H. patterni* (Reig, 1952) y *H. dimartinoi* n. sp.

Distribución: Huayqueriense (Mioceno tardío), provincias de Catamarca y La Pampa (Argentina); Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno), provincias de Catamarca y Buenos Aires (Argentina).

Nueva diagnosis: didélfidos de tamaño mediano a grande; similar a *L. crassicaudata* en la especie más pequeña (*H. patterni*) y similar a *D. albiventris* en la especie más grande (*H. dimartinoi* n. sp.). Se diferencian del resto de los didélfidos conocidos en los siguientes rasgos: el límite anterior de las órbitas presenta una muesca abierta hacia adelante; la cresta sagital es corta y recta, y termina anteriormente a la altura de la constricción interorbitaria; la superficie de los parietales presenta un aspecto trabecular («arrugado»), sobre todo en su región posterior; las crestas lambdaideas no están fusionadas dorsalmente sino que se continúan con los labios posteriores de la cresta sagital, los cuales no se fusionan posteriormente en una cresta sagital única; el foramen infraorbitario es grande y está limitado dorsalmente por una cresta; tanto las fenestras palatinas como las maxilares están reducidas; la región timpánica está bien desarrollada, alcanzando en *H. dimartinoi* n. sp. un gran tamaño de los senos epitimpánicos; las bulas alisfenoides están notablemente desarrolladas y completas; los forámenes oval, entocarotídeo y del canal transversal están muy próximos entre sí; los procesos paraoccipitales son bien desarrollados pero cortos y su perfil es cuadrangular; el basioccipital presenta fuertes crestas en su contacto lateral con la *pars* petrosa del periótico; el último incisivo superior (I5) es de aspecto pre-molariforme; existe una muy corta diastema entre los P/p 1-2; el P3 es muy comprimido lateralmente; los molares superiores presentan los protoconos adelgazados y las metacristas bien desarrolladas, notablemente en el M3; el M3 es proporcionalmente corto y generalmente más ancho que largo; la cúspide estilar D está muy reducida en el M2 y ausente en el M3; el M4 es muy estrecho anteroposteriormente carece de metacono; los molares inferiores tienen la paracristida muy desarrollada y los talónidos cortos, excepto en el m4; el cuerpo mandibular es muy robusto, bien curvado y ventralmente y muy alto por debajo de los m3-4; el foramen mentoniano anterior es grande; el área de implantación de los incisivos inferiores es muy corta.

Descripción y comentarios: *Hyperdidelphys* es uno de los didélfidos más especializados hasta ahora conocidos. Son varios los rasgos derivados de los representantes de este género que no tienen correlato en ningún otro miembro de esta subfamilia, a excepción parcial de *Lutreolina*, con el cual conforma un grupo monofilético en el contexto de los Didelphini (véase el punto 2 de la Discusión).

El cráneo de *Hyperdidelphys* (figs. 5, 6, 7, 10) es robusto, con el rostro relativamente corto, aunque no tanto como en los representantes de *Lutreolina* (fig. 15). Los nasales están muy expandidos posteriormente y, a diferencia de lo que ocurre en *Lutreolina*, su borde posterior penetra en los frontales a modo

Tabla 1.—Medidas de la serie dentaria superior en *Hyperdidelphys pattersoni*, *H. inexpectata*, *H. parvula* y *H. dimartinoi* n. sp. Referencias: md, maxilar derecho; mi, maxilar izquierdo.

Especie	Ejemplar	C-M4	M1-M4	LM1	AM1	LM2	AM2	LM3	AM3	LM4	AM4
<i>H. pattersoni</i>	MLP 87-XI-20-5			4,37	3,79	4,95	4,7		5,2		
	Media			4,37	3,79	4,95	4,7		5,2		
<i>H. inexpectata</i>	MMP 2110 [md]		19,15	5,2	4,79	5,78	5,61	5,69	6,11	2,31	6,19
	MMP 2110 [mi]	37,75	19,35	5,36	4,54	5,94	5,61	5,78	6,19	2,14	6,11
	MACN 7948					5,6	6,35	5,7	6,2		8,05
	Media	37,75	19,25	5,28	4,67	5,77	5,86	5,72	6,17	2,23	6,78
	Desvío	0	0,1	0,08	0,125	0,1389	0,3488	0,0403	0,0403	0,085	0,8963
<i>H. parvula</i>	MACN 5920	34,05	18	5,2	4,62	6,02	5,78	5,36	6,27	2,31	6,27
	MACN 17781	32,15	15,5			5,69	4,95	5,53	5,69	2,31	6,11
	MLP 91-III-1-86 d	35,05	18,75	5,36	4,7	6,19	5,45			2,06	5,86
	MLP 91-III-1-86 e			4,87	4,37						
	MN 974		17,05	4,21	4,04	5,12	5,12	5,2	6,02	1,98	5,86
	MLP 46-V-13-81		16,3	5,03	4,37			5,2	5,45	1,98	6,19
	Media	33,75	17,12	4,93	4,42	5,76	5,33	5,32	5,86	2,13	6,06
	Desvío	1,2028	1,16043	0,3974	0,2314	0,4083	0,3183	0,1365	0,3125	0,1514	0,1694
<i>H. dimartinoi</i>	MBB 11248 [md]		20,6	5,45	4,7	6,11	5,69	6,19	6,85	2,72	6,85
	MBB 11248 [mi]			5,53	4,62	5,78	5,86	6,52	6,93		
	Media		20,60	5,49	4,66	5,95	5,78	6,36	6,89	2,72	6,85

de cuña, tal como se observa en varios didelfinos (e.g. *Didelphis*, *Thylophorops*). Los frontales muestran sus procesos postorbitales bien desarrollados y puntiagudos, sobre los cuales no terminan las crestas del frontal, sino que éstas se orientan internamente a aquéllos (figs. 5A, 10A y C). Los forámenes infraorbitarios son grandes, se ubican en un punto situado por encima de los P2-3 y su borde dorsal muestra, en algunos especímenes, una fuerte cresta que limita anteroventralmente una depresión de este hueso. La cresta sagital es dorsalmente recta, profunda en su extremo posterior y se hace más superficial en su origen, a la altura de la constricción postorbital. Esta cresta es, comparativamente, más corta y más robusta que aquélla de *Lutreolina*, el único didelfino con quien comparte el carácter recto, en vista lateral, de la misma. Las crestas lambdoideas están muy bien desarrolladas y ofrecen, en vista occipital, un aspecto triangular cuya base (el basicráneo) es más corta que en otros didelfinos. Los parietales presentan una textura característica en toda la región posterior del cráneo: están surcados por numerosas «arrugas» y depresiones, algunas de ellas bastante profundas, lo cual les otorga un aspecto trabecular (figs. 5A, 6A, 10A y C). En *H. pattersoni* (PVL 3316; fig. 6A) esta característica de los parietales es más uniforme y extendida anteriormente. El paladar óseo es relativamente corto y se ensancha progresivamente hacia atrás (figs. 5B, 7C). Las fenestras palatinas están reducidas y las fenestras maxilares son estrechas y cortas, extendiéndose entre el límite M1-2 y el borde posterior del M3, a juzgar por los únicos ejemplares que conservan —fragmentariamente— paladar: el MMP 2110-M (fig. 7C) y el MBB 11.248 (tipo de *H. dimartinoi* n. sp.; fig. 5B).

El rasgo más destacable del basicráneo es el gran desarrollo del área timpánica (figs. 3, 5B, 7B, 10B y D). El ejemplar PVL 3316 (*H. pattersoni*; véase las figs. 6B, C y D) es el único que ha conservado las bulas timpánicas completas, pudiéndose apreciar que éstas no son redondeadas como en *Lutreolina* sino algo achatadas dorsoventralmente. En este espécimen las bulas rodean ventralmente un amplio seno hipotimpánico y el cierre de las mismas es más completo que en *Lutreolina* o en cualquier otro didelfino. En los ejemplares MACN 7950 (*Hyperdidelphys inexpectata*; figs. 7A y 7B), MBB 11.248 y MMP 240-S (ambos asignables a *H. dimartinoi* n. sp.; véase la fig. 10) puede advertirse el gran desarrollo de los senos epitimpánicos,

claramente mayores que los de *H. pattersoni* o cualquier otro didelfino conocido. Hacia el vértice anterointerno de las bulas se desarrolla, al igual que en *Lutreolina*, una fuerte cresta ósea que limita ventralmente el foramen oval, llegando anteriormente hasta rodear parte del foramen del canal transversal. Los forámenes oval, entocarotídeo y del canal transversal (fig. 3) se ubican muy próximos entre sí, más que en ningún otro didelfino (excepto *Lutreolina*), si bien existen diferencias de grado entre las distintas especies de *Hyperdidelphys*: algo más alejados en *H. pattersoni*, intermedios en el ejemplar MACN 7950 —*Hyperdidelphys inexpectata*— y muy próximos en la nueva especie *H. dimartinoi*. Por detrás de la *pars petrosa* del periótico los procesos paroccipitales muestran una morfología única entre los didelfinos: si bien están muy desarrollados, éstos no son alargados y puntiagudos ventralmente sino que en vista lateral ofrecen un perfil cuadrangular con su borde ventral plano y elongado anteroposteriormente (figs. 6C y D). Es interesante señalar que en al menos una especie fósil de *Lutreolina* (*L. biforata* n. comb., véase más abajo), los procesos paraoccipitales anticipan en parte esta morfología, si bien aquí estos procesos desarrollan una punta posterior. El basioccipital muestra fuertes crestas a lo largo de todo su contacto con la *pars petrosa* del periótico (figs. 3, 10B). Por delante de los cóndilos occipitales, en norma ventral, se aprecia una depresión profunda sobre la cual abren los forámenes condilar e hipogloso. El foramen postglenoideo ventral es amplio en todos los ejemplares de *Hyperdidelphys* que han conservado esta estructura (fig. 3).

El cuerpo mandibular es robusto y relativamente alto por debajo de los m3-4 (figs. 8A-E). La curvatura del borde ventral es más pronunciada que la de *Lutreolina*, siendo más parecida a la de las especies de *Didelphis*, si bien en *Hyperdidelphys* la altura de la rama horizontal es comparativamente mayor. La sínfisis mandibular es estrecha y termina en un punto por debajo del p3. Por detrás de la misma se aprecia, en varios ejemplares de *H. pattersoni*, *H. inexpectata* y *H. parvula*, una marcada muesca ósea en el área genial (área de inserción de la musculatura genioglosa y geniohioidea), similar a la observable en las especies de *Sparassocynus* (véase la fig. 1D).

La serie dentaria superior (figs. 9B, 11E) es característica por la implantación algo transversal de la hilera de incisivos, el I5

de aspecto premolariforme, la casi ausencia de diastema entre los premolares y el gran adelgazamiento de los protoconos y fuerte desarrollo de las metacristas. En la serie dentaria inferior no hay ningún incisivo de aspecto premolariforme; entre los molares, las paracrístidas alcanzan un gran desarrollo y los talónidos, excepto el del m4, son relativamente muy cortos (fig. 11F). Dado que las estructuras dentarias son los únicos elementos preservados en representantes de la totalidad de las especies de *Hyperdidelphys*, la mayor parte de las diferencias entre las mismas se fundamentan en su morfología (véanse las diagnósias respectivas).

HYPERDIDELPHYS PATTERSONI (Reig, 1952)

Paradidelphys pattersoni Reig, 1952: 123; 1958c: 262

Didelphis pattersoni Simpson, 1974: 5

Hyperdidelphys pattersoni Marshall, 1982b: 259; Reig, Kirsch y Marshall, 1987: 6

Tipo: FMNH P14455, fragmento mandibular derecho con c-m4 incompletos y un fragmento mandibular izquierdo con parte del m2 y raíces de los m3-4; coleccionados en la Fm. Andalgalá, nivel XVII del perfil de Stahlecker (véase Riggs y Patterson, 1939). Valle de Santa María; Huayqueriense.

Hipodigma: el tipo y:

FMNH P14519, un fragmento mandibular izquierdo con c, pl-2, m0 y m1-3 (posteriormente a su descripción original, el material sufrió cierto deterioro; véase Simpson, 1974: 5), coleccionado en la Fm. Corral Quemado, nivel XX-XXI del perfil de Stahlecker. Belén; Huayqueriense.

PVL 3316, una porción posterior de cráneo, un fragmento mandibular izquierdo con el m4 y un fragmento mandibular derecho con los m1-2 y m4 completos, y el talónido del m3. Coleccionado por A. Peirano el 16 de noviembre de 1934 (n.º de campo: #611-OII (s.m.) F.). Sur-suroeste de Chiquimil (Entre Ríos), Valle de Santa María (lado oriental); Huayqueriense (figs. 6A-D).

PVL 3317, un fragmento mandibular derecho con los m2-3 rotos en la base y el m4 completo; «Araucanense». Coleccionado por A. Peirano el 18 de noviembre de 1934 (n.º de campo: #632-OII (s.m.) F.). Sur-suroeste de Chiquimil (Entre Ríos), Valle de Santa María (lado oriental); Huayqueriense.

MACN 8889, un fragmento mandibular derecho con los m3-4 muy gastados; «Araucanense». Andalhualá, Valle de Santa María; Huayqueriense. La etiqueta correspondiente, probablemente manuscrita por O. Reig, dice que éste podría ser el ejemplar mencionado por Rovereto (1914: 85).

MLP 87-XI-20-5, un fragmento mandibular, un incisivo, un canino y dos premolares aislados; un M1 izquierdo, un M1 derecho, un M2 derecho y un M3 izquierdo, todos aislados aunque más probablemente pertenecientes a un mismo individuo. Coleccionado por J. Sancristóbal y J. H. Laza en 1986 en un «... corte sobre la Ruta Nacional n.º 35, 600 m al norte de la "Escuela del Guanaco"» (*in schedis*); Huayqueriense.

GHUNLPam 8333, un fragmento mandibular derecho con el m4 completo. Coleccionado por Montalvo, Visconti y Cardonatto el 2 de febrero de 1995 a 2 km al norte de Telén; Fm. Cerro Azul, Huayqueriense.

GHUNLPam 8335, un fragmento mandibular derecho con el m3 roto y el m4 completo. Coleccionado por Montalvo, Visconti y Cardonatto el 2 de febrero de 1995 a 2 km al norte de Telén; Fm. Cerro Azul, Huayqueriense.

Medidas: véanse las tablas 1 y 2.

Distribución: Huayqueriense y ?Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano), provincias de Catamarca y La Pampa, Argentina.

Nueva diagnósia: Se diferencia del resto de las especies del género por su menor tamaño; en los M1-3 la StA es pequeña pero bien diferenciada; el M1 muestra una pequeña pero bien individualizada cúspide posterior a la StD; el M3 presenta una

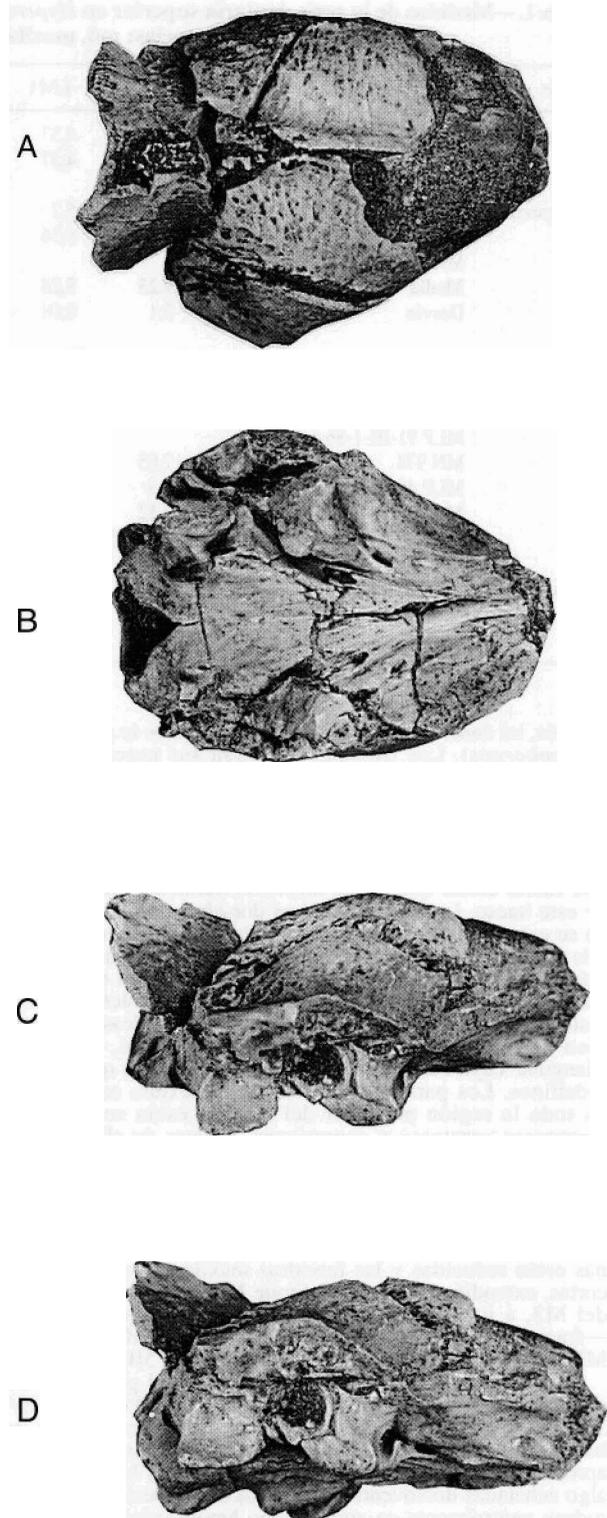


Fig. 6.—*Hyperdidelphys pattersoni*. PVL 3316, porción posterior de un cráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y lateroventral (D). x 2.

StB pequeña; la paracrista en este molar conecta con la StB y la StD es vestigial pero presente; el talónido del m4 es ancho; existe una pequeña diastema entre los p1-2. Se diferencia de *H. inexpectata* en que en los M1-2 no existe una pequeña cresta paralela a la metacrista por delante de la StD. Se diferencia de *H. parvula* en que los M1-2 no existe una pequeña cresta paralela a la metacrista por delante de la StD, en el M2 la StD es apenas menor que la StB y no está subdividida, y en los M1-3 existe un pequeño cíngulo labial a la altura del ectoflexo. Se diferencia de *H. dimartinoi* n. sp. en que en el M2 la StD es apenas menor que la StB y en que en los M1-3 existe un pequeño cíngulo labial a la altura del ectoflexo.

Comentarios: Rovereto (1914) refirió el ejemplar MACN 8889 a «*Didelphys* cfr. *biforata* Amegh.» Sin embargo, y a pesar del gran desgaste presente en los m3-4 de este ejemplar, las diferencias con *biforata* (aquí considerada una especie de *Lutreolina*; véase más abajo) son destacadas: tamaño menor, aspecto más grácil, talónidos más cortos, etc. Posteriormente Patterson (1937) y Riggs y Patterson (1939) refirieron la presencia de «*Didelphys inexpectata* en el «Araucanense» de Caturmarca. Reig (1952) demostró que los materiales referidos por Riggs y Patterson correspondían a una especie distinta de *inexpectata* y fundó la especie «*Paradidelphys pattersoni*». En 1974 Simpson asignó esta especie a *Didelphys*, dudando del valor genérico de «*Paradidelphys* [= *Hyperdidelphys*]. Sin embargo, la especie comparte todos los rasgos diagnósticos de *Hyperdidelphys* —con la excepción de la menor altura de su cuerpo mandibular— en concomitancia con una morfología general más especializadamente carnívora que lo observable en las especies de *Didelphys*. El hallazgo en las colecciones del PVL (Tucumán) de un fragmento posterior de cráneo asociado a un resto mandibular con dientes (PVL 3316; véase la fig. 6) confirma la pertenencia de *pattersoni* a *Hyperdidelphys*. En efecto, el resto craneano muestra todas las sinapomorfias diagnósticas del género. En opinión de Reig (1952: 123), *pattersoni* es «... una especie menos evolucionada que *P. inexpectata*, por su protocónido menos desarrollado y la menor altura del trigónido...». El análisis filogenético (véase más abajo) confirma esta hipótesis.

HYPERDIDELPHYS INEXPECTATA (Ameghino, 1888)

Didelphys inexpectata Ameghino, 1888: 19; 1889: 279; Ringuelet, 1953: 289

Didelphys triforata Ameghino, 1889: 280; Reig, 1952: 122 (como sinónimo de *Paradidelphys inexpectata*); Ringuelet, 1953: 292 (como sinónimo de *Didelphys inexpectata*)

Didelphys abrupta Ameghino, 1904: 261; Rovereto, 1914: 148; Reig, 1952: 122 (como sinónimo de *Paradidelphys inexpectata*); Ringuelet, 1953: 289

Hyperdidelphys acutidens Ameghino, 1904: 262

Paradidelphys inexpectata Reig, 1952: 122; 1958c: 263; Simpson, 1972: 5

Hyperdidelphys inexpectata Marshall, 1982: 259; Reig, Kirsch y Marshall, 1987: 6

Tipo: MACN 1615, hemimandíbula derecha casi completa con p1-m4. Coleccionada por Carlos Ameghino en Monte Hermoso; «Montehermosense».

Hipodigma: el tipo y:

MACN 11654 (tipo de *Hyperdidelphys acutidens* Amegh., 1904), un fragmento mandibular izquierdo con parte del m3 y el m4 completo. Coleccionado por Carlos Ameghino en Monte Hermoso; «Montehermosense» (fig. 8C).

MACN 7949 (tipo de *Didelphys abrupta* Amegh., 1904), un fragmento mandibular izquierdo con el canino y los p2-m3 completos. Coleccionado por Carlos Ameghino en Monte Hermoso; «Montehermosense» (figs. 8A y B).

MACN 421-A (tipo de *Didelphys triforata* Amegh., 1889), un fragmento mandibular izquierdo con los i3-m3, un fragmento mandibular derecho con los p2-m2, y fragmentos esqueléticos aislados. Coleccionado por Carlos Ameghino en Monte Hermoso; «Montehermosense» (figs. 8D y E).

MACN 7939, un fragmento mandibular derecho con el talónido del m2 y los m3-4 completos, y un fragmento mandibular derecho con los i4-p2. Coleccionado por I. Lista en 1908 en Monte Hermoso; «Montehermosense».

MACN 7940, un fragmento mandibular derecho con los p2-m4. Coleccionado por I. Lista en 1908 en Monte Hermoso; «Montehermosense».

MACN 7951, un fragmento mandibular izquierdo con los m1-4. Coleccionado en Monte Hermoso; «Montehermosense». La etiqueta correspondiente, probablemente manuscrita por O. Reig, señala que el ejemplar fue figurado por Rovereto (1914, lám. X).

MACN 7948, un fragmento de maxilar izquierdo con los M2-4 y un M1 o M2 derecho aislado. Coleccionado por C. Ameghino en 1904 en Monte Hermoso; «Montehermosense».

MLP 91-III-1-57, una hemimandíbula izquierda casi completa conservando los p2-m4. Coleccionada por U. Pardiñas y M. Lezcano en Cascada Grande, margen izquierda del río Quequén Salado; niveles superiores de la «Formación» Irene (fig. 9C).

MMP 2110-M, un paladar incompleto conservando los C-M4 izquierdos y los P2-M4 derechos. Coleccionado en la Farola de Monte Hermoso; base de la Fm. Monte Hermoso (zona de *Trigodon gaudry*; véase Cione y Tonni, en prensa); Piso/Edad Montehermosense (fig. 7C).

MACN 7950, un resto posterior de cráneo bien preservado, sin las bulas ni los procesos paroccipitales; coleccionado por Carlos Ameghino en 1905 en Monte Hermoso; «Montehermosense» (figs. 7A y B).

Medidas: véanse las tablas 1 y 2.

Distribución: Montehermosense-Chapadmalalense inferior (Plioceno), provincia de Buenos Aires, Argentina.

Nueva diagnosis: tamaño intermedio entre *H. pattersoni* y *H. dimartinoi* n. sp.; se diferencia del resto de las especies del género en los siguientes rasgos: en el M1 la StD se continúa en una pequeña cresta; la diastema entre los p1-2 es reducida. Se diferencia de *H. pattersoni* por su mayor tamaño; en los M1-2 existe una pequeña cresta paralela a la metacrista por delante de la StD; en los M1-3 la StA está apenas diferenciada; en el M3 la StB es vestigial, la paracrista conecta con la StA y la StD está ausente; el talónido del m4 es estrecho. Se diferencia de *H. parvula* en su tamaño apenas mayor; en el M2 la StD es apenas menor que StB y no está subdividida; en el M3 la paracrista conecta con la StA; en el M4 el metacono es más saliente. Se diferencia de *H. dimartinoi* n. sp. por su menor tamaño; en los M1-2 existe una pequeña cresta paralela a la metacrista por delante de la StD; en el M2 la StD es apenas menor que la StB.

Comentarios: véanse los comentarios a la diagnosis de *H. parvula*.

HYPERDIDELPHYS PARVULA (Rovereto, 1914)

Cladodidelphys parvula Rovereto, 1914: 146, fig. 64

Tipo: MACN 7920, un fragmento de maxilar izquierdo con el canino y los P2-M4 completos. Coleccionado en Monte Hermoso; «Montehermosense».

Hipodigma: el tipo y:

MACN 17781, un fragmento de maxilar izquierdo con los I2-5, el P1 y los P3-M4 completos. Coleccionado por O. Reig en febrero de 1995, aproximadamente 50 m al norte de la escalera entre Playa Los Lobos y Playa de las Palomas, Mar del Plata; Fm. Chapadmalal, nivel IV (*sensu* Kraglievich, 1952); Chapadmalalense superior (fig. 9B).

MACN 10557, un fragmento mandibular derecho con los p3-m4. Coleccionado por J. Kraglievich y L. Parodi en 1927 en el río Quequén Grande. En la etiqueta correspondiente está escrito: «Chapadmalalense»; ?Montehermosense, ?Chapadmalalense.

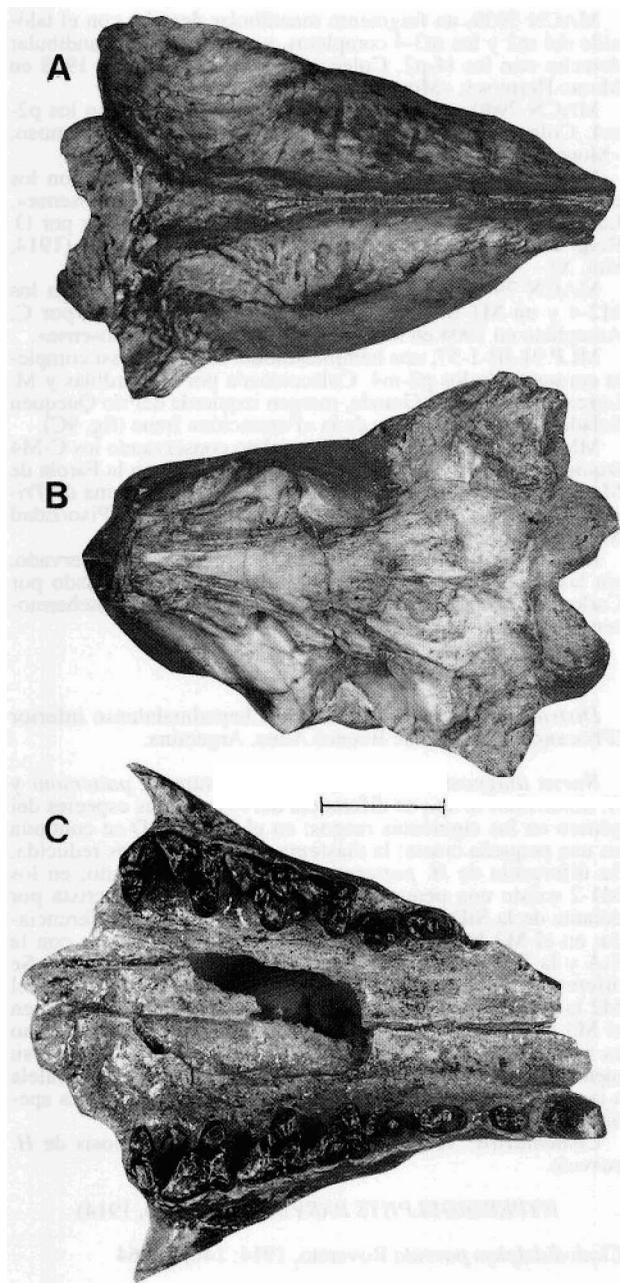


Fig. 7.—*Hyperdidelphys inexpectata*. A-B: MACN 7950, un resto posterior de cráneo en vistas dorsal (A) y ventral (B); C: MMP 2110-M, un fragmento de paladar con las series dentarias parcialmente conservadas. Escala: 1 cm.

MLP 46-V-13-81, varios restos craneanos y vertebrales muy fragmentarios, y una porción de maxilar izquierdo con M1, M3 y M4. Coleccionado por O. Reig en Monte Hermoso; «Montehermosense».

MN 974, un fragmento de maxilar izquierdo con P3-M4 muy gastados. Coleccionado en Paso Otero; Chapadmalalense inferior.

MLP 91-III-1-86, una hemimandíbula izquierda incompleta con los p3-m4, un fragmento mandibular derecho con el canino y los p2-p3, un fragmento mandibular derecho con el m4 y

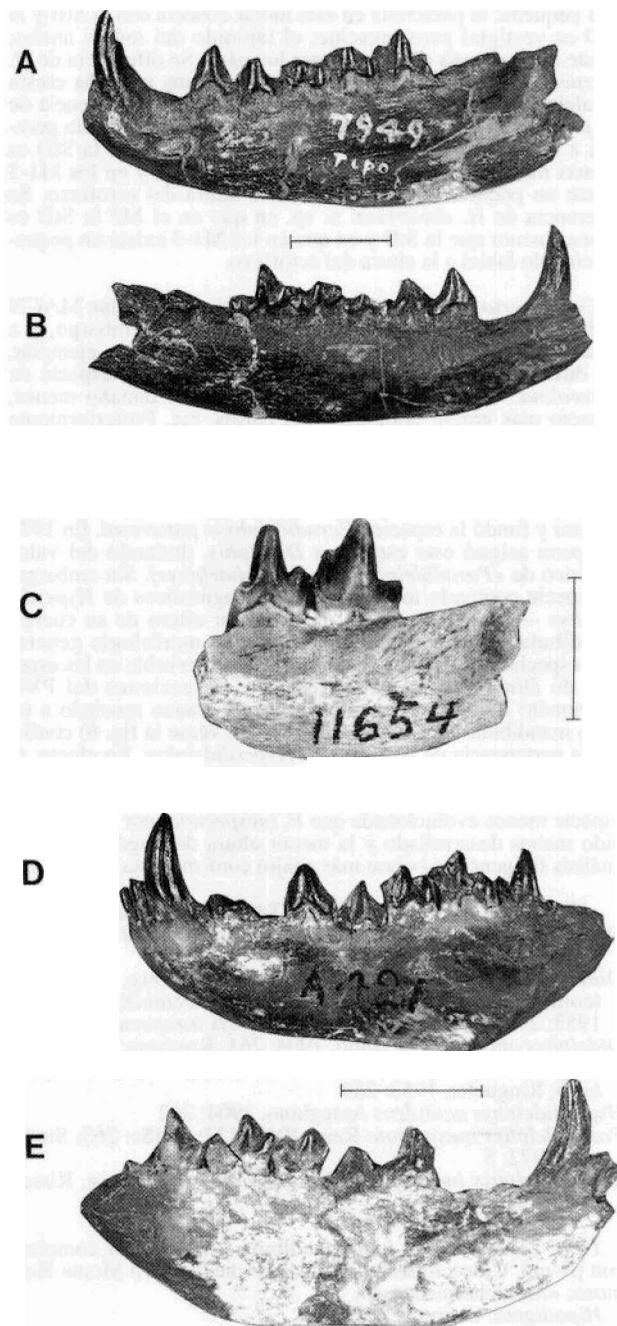


Fig. 8.—*Hyperdidelphys inexpectata*. A-B: MACN 7949, tipo de *Didelphys abrupta* Ameghino, 1904, una rama mandibular izquierda en vista labial (A) y lingual (B); C: MACN 11654, tipo de *Hyperdidelphys acutidens* Ameghino, 1904, un fragmento mandibular izquierdo en vista labial; D-E: MACN 421-A, tipo de *Didelphys triforata* Ameghino, 1889, una rama mandibular izquierda en vistas labial (D) y lingual (E). Escala: 1 cm.

parte de la rama ascendente, un fragmento mandibular derecho con los m3-m4 y parte de la rama ascendente, un fragmento de maxilar izquierdo con los I3-M4 (falta el M3), un fragmento de maxilar izquierdo con el canino y los P1-M1 y

un fragmento de maxilar derecho con el canino y los P1-2. Coleccionados por U. Pardiñas y M. Lezcano en Cascada Grande, margen izquierda del río Quequén Salado; niveles basales de la «Formación» Irene. El material corresponde por lo menos a dos individuos y fue exhumado en asociación con restos craneanos referibles a *Actenomys* sp. en un relleno de crotoquina (fig. 9A).

MLP 57-VII-23-50, un fragmento mandibular izquierdo con el m4 completo. Coleccionado en Cascada Grande, río Quequén Salado; «Formación» Irene.

MLP 76-IV-21-3 y 4, un fragmento mandibular izquierdo con los m1-m4 completos y un fémur derecho incompleto, respectivamente. Coleccionados por R. Pascual y V. Rizzi en Cascada Grande, río Quequén Salado; «Formación» Irene.

MMP 633-S, una hemimandíbula derecha con los p2-m4 completos. Coleccionado en «Cascada Aldaya» (=Cascada Grande), río Quequén Salado; «Formación» Irene. En el rótulo correspondiente a este ejemplar estaba escrito: «HOLOTIPO. *Didelphis irene*».

ML 328, un fragmento mandibular derecho con los m3-4. Coleccionado en Paso Otero. ?Chapadmalalense inferior.

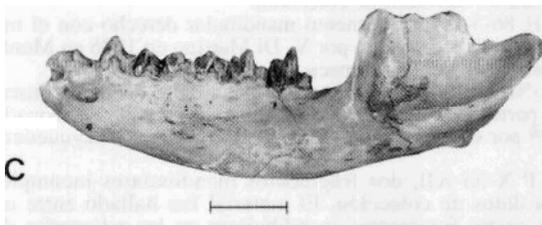
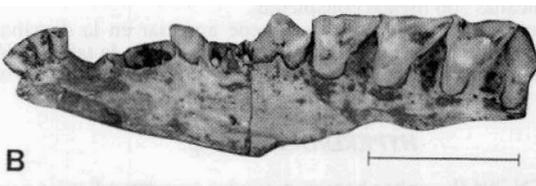
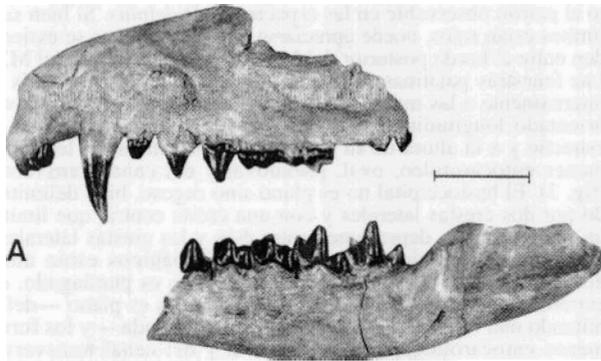


Fig. 9.—*Hyperdidelphys parvula*. A: MLP 91-III-1-86, fragmentos de maxilar y mandíbula izquierdos, en vista labial; B: MACN 17781, un fragmento de maxilar izquierdo en vista palatal; C: MLP 91-III-1-57, una rama mandibular izquierda en vista labial. Escala: 1 cm.

Medidas: véanse las tablas 1 y 2.

Distribución: ?Montehermosense-Chapadmalalense superior (Plioceno), provincia de Buenos Aires, Argentina.

Diagnosis: tamaño intermedio entre *H. pattersoni* y *H. dimartinoi* n. sp. Se diferencia del resto de las especies del género en que en el M1 existe una pequeña cúspide posterior a la StD aunque muy reducida; en el M2 la StD es claramente menor que la StB y está subdividida; en el M3 la paracrista contacta con un punto ubicado entre las StA y StB; en el M4 el metacono es apenas saliente; la diastema entre los p1-2 está ausente. Se diferencia de *H. pattersoni* por su mayor tamaño; en los M1-2 existe una pequeña cresta paralela a la metacrista por delante de la StD; en los M1-3 la StA está apenas diferenciada; en el M3 la StB es vestigial y la StD está ausente; el talónido del m4 es estrecho. Se diferencia de *H. inexpectata* en su tamaño apenas menor; en los M1-3 no existe un pequeño cíngulo labial a la altura del ectoflexo; la diastema entre los p1-2 está ausente. Se diferencia de *H. dimartinoi* n. sp. por su menor tamaño y en que en los M1-2 existe una pequeña cresta paralela a la metacrista por delante de la StD.

Comentarios: una de las conclusiones más interesantes de este análisis es el reconocimiento de *H. parvula* como especie distinta de *H. inexpectata*. Esto llevó a una reasignación de numerosos ejemplares previamente referidos a esta última especie. Debe señalarse, sin embargo, que de las cuatro especies de *Hyperdidelphys* aquí reconocidas, *inexpectata* y *parvula* parecen ser, superficialmente, más similares entre sí que con cualquiera de las restantes (pero véase el análisis filogenético). Entre otros motivos, porque apenas difieren en tamaño (véanse las tablas 1 y 2). Adicionalmente, la ambigua información estratigráfica de la mayor parte de los materiales existentes en las antiguas colecciones argentinas influyó seguramente en la asignación de ambas a una única especie: *H. inexpectata*.

HYPERDIDELPHYS DIMARTINOI n. sp.
(figs. 3, 5 y 10)

Tipo: MBB 11.248, un cráneo casi completo, sin las mandíbulas, bulas alisfenoideas y la porción rostral más anterior, conservando los P3-M3 izquierdos y los P3-M4 derechos, coleccionado por Vicente Di Martino en Playa Las Palomas, partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires. Bancos 5-7 de la «Formación» Chapadmalal; Chapadmalalense superior (figs. 3, 5 y 10A y B).

Hipodigma: el tipo y el ejemplar MMP 240-S, un resto posterior de cráneo conservando el techo craneano y el basicráneo, sin la región basioccipital, perteneciente a un individuo subadulto o juvenil. Coleccionado por L. Scaglia en la Playa Los Lobos, Mar del Plata; Chapadmalalense superior (figs. 10C y D).

Etimología: especie dedicada al Sr. Vicente Di Martino, director del Museo de Ciencias Naturales de Monte Hermoso, autor del hallazgo del holotipo, así como también de numerosos restos de mamíferos fósiles del Cenozoico tardío de la Región Pampeana.

Medidas: véase la tabla 1.

Distribución: Chapadmalalense superior (Plioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina.

Diagnosis: se diferencia del resto de las especies del género por su mayor tamaño; en el M1 la cúspide posterior a la StD es vestigial, y en el M2 la StD es mucho menor que la StB y no está subdividida. Se diferencia de *H. pattersoni* en que en los M1-3 la StA está apenas diferenciada; en el M3 la StB es vesti-

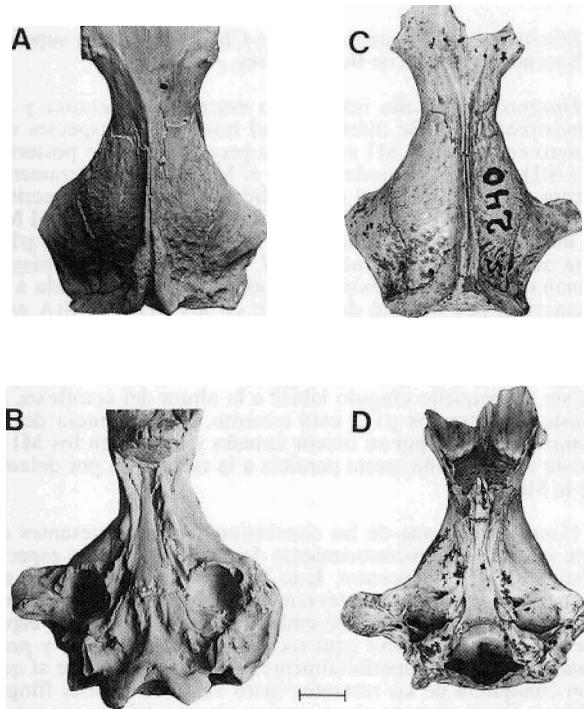


Fig. 10.—*Hyperdidelphys dimartinoi* n. sp. A-B: MBB 11248 (tipo), un cráneo casi completo en vistas dorsal (A) y ventral (B); C-D: MMP 240-S, una región posterior de cráneo en vistas dorsal (C) y ventral (D). Escala: 1 cm.

gial, la StD está ausente y la paracrista conecta con la StA; en los M1-3 no existe un pequeño cíngulo labial a la altura del ectoflexo. Se diferencia de *H. inexpectata* en que en los M1-2 no existe una cresta paralela a la metacrista por delante de la StD; en los M1-3 no existe un pequeño cíngulo labial a la altura del ectoflexo. Se diferencia de *H. parvula* en que en los M1-2 no existe una pequeña cresta paralela a la metacrista por delante de la StD; en el M3 la paracrista conecta con la StA; en el M4 el metacono es más saliente.

Descripción y comentarios: el ejemplar MBB 11.248 constituye el resto craneano más completo hasta ahora conocido de un representante del género *Hyperdidelphys*. Sólo carece de la porción rostral anterior a los P3, parte de ambos arcos cigomáticos, las bulas timpánicas, las alas pterigoideas y la mandíbula. Por su parte, el ejemplar MMP 240-S consiste en un fragmento posterior de cráneo sin el basioccipital ni los arcos cigomáticos (figs. 10C y D). El resto está muy bien preservado y es esencialmente idéntico en sus partes confrontables al ejemplar tipo, aunque algo más pequeño.

En norma dorsal puede apreciarse el fuerte ensanchamiento posterior de los nasales que alcanza un máximo en el punto de contacto entre estos huesos y los lacrimales (fig. 5A). Dicho contacto es neto y amplio, a diferencia de otros didelfinos en los cuales ambos huesos se tocan apenas en un punto (por ej. *Didelphis*). Los lagrimales son fuertes y están surcados en el límite de las órbitas por una cresta notoria que se interrumpe ventralmente antes del contacto con el yugal. Este último presenta una afilada cresta dorsal que se prolonga anteriormente hasta la sutura con el maxilar. En consecuencia, el límite anterior de las órbitas no es «cerrado» como en el resto de los didelfinos sino que presenta una clara muesca abierta hacia adelante (fig. 5A). Los frontales son planos en

su mitad anterior y sobre los mismos se desarrollan las poco conspicuas crestas frontales. Estas, como se ha mencionado, no contactan anteriormente con los procesos postorbitales del frontal sino que se extienden internamente y por delante de los mismos hasta desaparecer sobre el mismo techo del frontal. En su extremo posterior, ambas crestas se unen para formar la cresta sagital a la altura de la sutura fronto-parietal, sin fusionarse sus bordes. El rasgo más saliente de los parietales es el aspecto trabecular de su mitad posterior, rasgo que comparten los supraoccipitales y escamosos (figs. 10A y C). Dorsalmente, la cresta sagital es fuerte, recta y está formada por sendas crestas parietales que no se fusionan en toda su longitud y se continúan posteriormente en robustas crestas lambdoideas.

En norma lateral sobresale anteriormente el tamaño relativamente grande del foramen infraorbitario. Hacia el extremo posterior, se aprecian los cóndilos occipitales muy salientes con respecto al plano lambdoideo. La sutura yugal-maxilar no es recta y subparalela al plano alveolar como en *Lutreolina* sino que se asemeja más a la condición observada en las especies de *Didelphis*.

En norma ventral (figs. 5B, 10B) se aprecia la mayor parte del paladar hasta su borde posterior, el puente interptergoideo. Las fenestras maxilares y palatinas están reducidas con respecto al patrón observable en las especies de *Didelphis*. Si bien sus límites están rotos, puede apreciarse que las primeras se extienden entre el borde posterior del M1 y el borde posterior del M3. Las fenestras palatinas se ubican inmediatamente por detrás e internamente a las maxilares y son subovales con su eje mayor orientado longitudinalmente. El basiesfenoides es alargado y estrecho y a la altura de su tercio posterior convergen los forámenes entocarotídeo, oval, pseudoval y del canal transverso (fig. 3). El basioccipital no es plano sino rugoso, bien delimitado por dos crestas laterales y con una cresta central que limita un par de fuertes depresiones entre ésta y las crestas laterales. Como ya se mencionó, los senos epitimpánicos están muy desarrollados, el *promontorium* del periótico es puntiagudo, el extremo ventral de los procesos paroccipitales es plano—delimitando una figura cuadrada antes que puntiaguda—y los forámenes entocarotídeo, oval, pseudoval y del canal transverso están muy próximos entre sí.

Las diferencias entre el MBB 11.248 y el MMP 240-S son de índole menor y se relacionan, probablemente, con el carácter más juvenil de este último ejemplar. En él, los senos epitimpánicos están algo menos desarrollados y las crestas y rugosidades craneanas son menos conspicuas.

En conclusión, y tal como se puede apreciar en la distribución de polaridades de los caracteres indicados en la tabla 3, *H. dimartinoi* es la especie más derivada del género, de mayor tamaño y con mayores adaptaciones carnívoras.

HYPERDIDELPHYS sp.

MACN 7954b, ambas hemimandíbulas correspondientes a un mismo individuo subadulto, con los m0 presentes y los m4 apenas erupcionados; la izquierda ha preservado los p2-m4, y la derecha los p1-m4; además, un fragmento de maxilar con el M0 fragmentario. Sin datos de colección.

MMH 86-5-1, un fragmento mandibular derecho con el m4 incompleto. Coleccionado por V. Di Martino en 1986 en Monte Hermoso; «Montehermosense».

GHUNLPam 189, un fragmento mandibular derecho conservando parte del canino y los p1-3 incompletos. Coleccionado en 1988 por C. Montalvo en Salinas de Hidalgo; Huayqueriense.

?MLP X-XI-XII, dos fragmentos mandibulares incompletos, sin datos de colección. El material fue hallado entre un lote de cuatro fragmentos mandibulares en las estanterías de la Sala VII del MLP (las otras dos mandíbulas corresponden a Borhyaenidae). Presentaban el siguiente rótulo único para el conjunto: «X-XI-XII. 1928». Los mismos no constan en el libro de ingresos de la colección de vertebrados fósiles del MLP.

Tabla 2.—Medidas de la serie dentaria inferior en *Hyperdidelphys pattersoni*, *H. inexpectata*, *H. parvula* e *Hyperdidelphys* sp. Referencias: rd, rama mandibular derecha; ri, rama mandibular izquierda.

Especie	Ejemplar	C-m4	m1-m4	Lm1	Am1	Lm2	Am2	Lm3	Am3	Lm4	Am4
<i>H. pattersoni</i>	PVL 3316a		16,55	3,63	2,31	4,13	2,47			4,87	2,72
	PVL 3316b									4,95	2,72
	PVL 3317									5,12	2,97
	MACN 8199							4,21	2,89	4,95	2,97
	GHUNLPam 8335									4,95	3,05
	GHUNLPam 8333									5,03	2,97
	FMNHP 14455 *					4,4	2,9	4,9	3,2		
	FMNHP 14519 *			3,8	2,7	4,5	2,8	4,8	2,9		
	Media		16,55	3,715	2,505	4,3433	2,7233	4,6367	2,9967	4,9783	2,9
	Desvío			0,085	0,195	0,1563	0,1837	0,3044	0,1438	0,0784	0,1304
<i>H. inexpectata</i>	MACN 1615	39,5	21,5	4,13	2,8	4,95	3,13	5,78	3,3	6,52	3,38
	MACN 11654									6,36	3,46
	MLP 91-III-1-57		21,95	4,46	3,05	5,28	3,46	6,02	3,55	6,85	3,79
	MACN 7949	40,7	21,75	4,15	2,95	5,05	3,3	6,2	3,45		
	MACN 7939							5,5	3,4	6,35	3,6
	MACN 7940		20,7	4,45	3	4,95	3,35	5,55	3,5	6,2	3,6
	MACN 7951		21,85	4,25	2,85	4,95	2,85	5,75	3,45	6,3	3,6
	MACN 421-A [rd]			3,95	2,85	5,2	3,05				
	MACN 421-A [ri]			4,05	2,8	5,25	3,05	5,75	3,05		
	Media	40,1	21,55	4,2057	2,9	5,09	3,17	5,7929	3,3857	6,43	3,5717
	Desvío	0,6	0,45056	0,1792	0,0926	0,1385	0,195	0,2286	0,1552	0,2104	0,1286
<i>H. parvula</i>	MACN 10557		19,6	4,04	2,47	4,54	2,89	5,12	2,97	5,78	3,05
	MLP 76-IV-21-3		21,25	4,54	2,8	4,95	3,05	5,61	3,3	6,19	3,55
	MLP 91-III-1-86 a		20,25	4,21	2,8	4,87	3,05	5,36	3,38	6,27	3,63
	MLP 91-III-1-86 b								3,63	6,19	3,55
	MLP 91-III-1-86 c									6,19	3,55
	MMP 633-S	35,2	18,25	4,13	2,64		2,97	4,95	3,22	5,69	3,22
	MLP 57-VII-23-50a									5,69	3,38
	ML (P) 328							5,53	3,3		3,3
	Media	35,2	19,8375	4,23	2,6775	4,7867	2,99	5,314	3,3	6	3,4038
	Desvío		1,08879	0,1888	0,1365	0,1775	0,0663	0,2476	0,196	0,2455	0,1889
<i>Hyperdidelphys</i> sp.	MACN 7954b [rd]			3,85	2,65	4,65	3,05	5,65	3,3		
	MACN 7954b [ri]			3,9	2,65	4,8	3,05	5,4	3,25		

Filogenia de las especies de *Hyperdidelphys*

Análisis de los caracteres. Fueron considerados 28 caracteres según el siguiente detalle: uno relativo al tamaño corporal (carácter 1), once a la morfología de los molares superiores (caracteres 2 al 12), tres a los premolares y molares inferiores (caracteres 13 al 15), uno a la rama horizontal mandibular (carácter 16) y doce al esqueleto craneano (caracteres 17 al 28).

• Carácter 1. Tamaño: moderado (0), grande (1). En el contexto de los Didelphoidea sudamericanos, las especies de *Hyperdidelphys* oscilan entre un tamaño moderado —*H. pattersoni*—, equivalente al de *Philander opossum*, y grande, similar al alcanzado por los ejemplares adultos de *Didelphis albiventris*.

• Carácter 2. StA en los M1-3: pequeña pero bien diferenciada (0), apenas diferenciada (1). A excepción de *H. pattersoni*, no se aprecia una StA en el resto de las especies de *Hyperdidelphys*.

• Carácter 3. StB en el M3: pequeña (0), vestigial (1). A excepción de *H. pattersoni*, en el resto de las especies del género muestra una StB de carácter vestigial en el M3. La reducción de las cúspides estilares, especialmente la StD pero también la StB, es un rasgo característico y convergente en todos los linajes de marsupiales que desarrollan adaptaciones carnívoras y en donde se observa una concomitante reducción de la plataforma estilar en todos los molares. Al respecto, es interesante destacar que la mayor reducción de cúspides estilares se observa en el M3, molar que desarrolla las metacristas más grandes de la serie dentaria superior.

• Carácter 4. Cúspide posterior a la StD en el M1: presente (0), reducida, con forma de cresta (1), ausente (2). Mientras que en *H. pattersoni* y *H. parvula* se aprecia una pequeña cúspide estilar (¿E?) por detrás de la StD en el M1, la misma tiene forma

de cresta comprimida labio-lingualmente en *H. inexpectata* y está ausente en *H. dimartinoi*.

- Carácter 5. StD en el M2: subigual a la StB (0), algo más pequeña (1), mucho más pequeña (2). Es característica de las especies de *Hyperdidelphys* la reducción de tamaño de la StD en el M2; en el caso de *H. pattersoni* y *H. inexpectata* dicha reducción es moderada, mientras que en *H. parvula* y *H. dimartinoi* la reducción es más acentuada.

- Carácter 6. StD en el M2: no subdividida (0), subdividida (1). El estado subdividido de la StD en el M2 es una autopomorfía de *H. parvula*. En el resto de las especies del género, al igual que en el resto de los didelfinos, la cúspide no está subdividida.

- Carácter 7. Cresta (paralela a la metacrista) anterior a la StD en los M1-2: ausente (0), presente (1). Tanto en *Hyperdidelphys inexpectata* como en *H. parvula*, se distingue sobre la plataforma estilar una pequeña cresta, orientada en sentido antero-lingual-posterolabial, que corre lingualmente a la StD en los primeros dos molares.

- Carácter 8. StD en el M3: vestigial (0), ausente (1). Véanse los comentarios para el carácter 4.

- Carácter 9. StD en los M1-3: no comprimidas labio-lingualmente (0), comprimidas (1). *Lutreolina* e *Hyperdidelphys* comparten el estado derivado de este rasgo.

- Carácter 10. Cíngulo labial al ectoflexo en los M1-3: ausente (0), presente (1). La presencia de este pequeño cíngulo pudo ser observada en sólo dos especies de *Hyperdidelphys*: *H. pattersoni* y *H. inexpectata*. La existencia de cíngulos labiales a los molares superiores no es infrecuente entre los marsupiales, si bien se desconoce su significado funcional.

- Carácter 11. Metacristas de los M1-3: moderadas (0), bien desarrolladas (1). Las metacristas de los molares superiores de *Lutreolina* e *Hyperdidelphys* están más desarrolladas que en el resto de los didélfidos conocidos, clara indicación de su tendencia alimentaria más carnívora.

- Carácter 12. M4: poco comprimido antero-posteriormente (0), bien comprimido (1). La compresión anteroposterior del M4 obedece fundamentalmente a la reducción o ausencia del metacono en este diente. Nuevamente, el carácter derivado de este rasgo es compartido por *Lutreolina* e *Hyperdidelphys*.

- Carácter 13. Diastema entre los p1-2: normal (0), reducida (1), ausente (2). Nuevamente, el estado derivado de este rasgo se relaciona con la tendencia a la adquisición de hábitos alimentarios carnívoros. En *H. pattersoni* y *H. inexpectata*, la reducción de la diastema es moderada, mientras que en *H. parvula* la diastema alcanza una máxima reducción; se desconoce el estado de este carácter en *H. dimartinoi*.

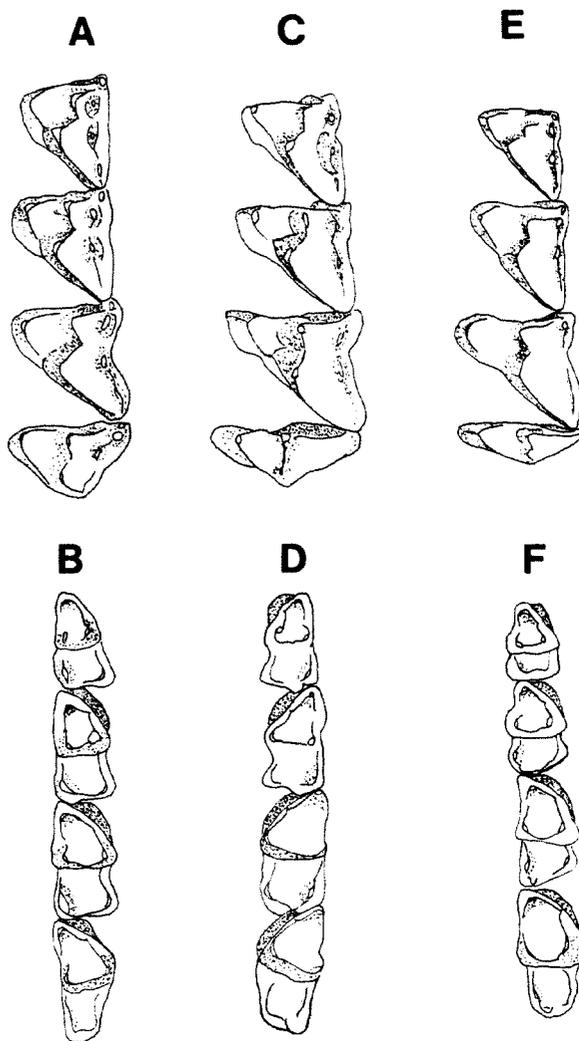


Fig. 11.—Representación esquemática de las series molares superiores (A, C y E) e inferiores (B, D y F) de *Philander opossum* (A, B), *Lutreolina crassicaudata* (C, D), e *Hyperdidelphys inexpectata* (E, F). Las ilustraciones no están en escala.

- Carácter 14. Talónido del m4: ancho (0), angosto (1). El estado derivado de este carácter se vincula directamente con el desarrollo de los protoconos en los molares superiores. La condición generalizada se da en *H. pattersoni*; en el resto de las especies —excepto en *H. dimartinoi*, del cual se desconocen los molares inferiores— los talónidos del m4 son angostos en el contexto de los Didelphoidea.

- Carácter 15. Hipoconúlido: sin una concavidad dorsal (0), con una concavidad dorsal (1). La existencia de una pequeña concavidad dorsal al hipoconúlido es una autopomorfía de *Lutreolina* entre los Didelphoidea. Este rasgo es más apreciable en las formas fósiles del género (por ej. *L. bifurcata*) que en *L. crassicaudata*.

• **Carácter 26.** Disposición de los forámenes oval, entocarotídeo y del canal transverso: disposición cuadrangular (0), disposición triangular (1). Los forámenes del canal transverso, entocarotídeo, oval y pseudoval están muy próximos entre sí. En la mayor parte de los didelfinos el foramen del canal transverso, el foramen entocarotídeo y el foramen oval se disponen a cierta distancia entre sí, conformando un triángulo cuya base mayor corre casi paralelamente a las alas del pterigoides. Por el contrario, en *Lutreolina* e *Hyperdidelphys* estos forámenes se ubican muy próximos entre sí; en el primero de estos géneros el foramen del canal transverso abre casi a la misma altura del entocarotídeo, delimitando una figura cuadrada, mientras que en *Hyperdidelphys* los tres forámenes conforman un triángulo equilátero.

• **Carácter 27.** Región timpánica: normalmente desarrollada (0), bulas bien desarrolladas (1), bulas muy desarrolladas, con los senos epitimpánicos moderadamente desarrollados (2), bulas y senos epitimpánicos muy desarrollados (3). Las bulas alis-

fenoideas son bien redondeadas y grandes (*Lutreolina biforata*) a muy grandes (*Hyperdidelphys*), delimitando senos epitimpánicos bien desarrollados. En ambos géneros, la cresta ósea del ala timpánica del aliesfenoideas está bien desarrollada, separando con claridad los forámenes oval y pseudoval. En los restantes didelfinos, las bulas alisfenoideas alcanzan un menor desarrollo y en varios casos —*Chironectes*, *Didelphis aurita*, *D. crucialis*, *Metachirus*— sus caras ventrales no son redondeadas sino que presentan diversos grados de achatamiento. *Lutreolina* e *Hyperdidelphys* comparten el estado 1 de este carácter (bulas bien desarrolladas); *H. pattersoni* y *H. parvula* muestran sus senos epitimpánicos relativamente menos desarrollados (estado 2), mientras que *H. inexpectata* y *H. dimartinoi* alcanzan la manifestación extrema de este carácter (estado 3) al presentar además senos epitimpánicos muy desarrollados.

• **Carácter 28.** *Promontorium* del periótico: poco desarrollado y no puntiagudo (0), desarrollado y puntiagudo (1). El promontorio del timpánico está

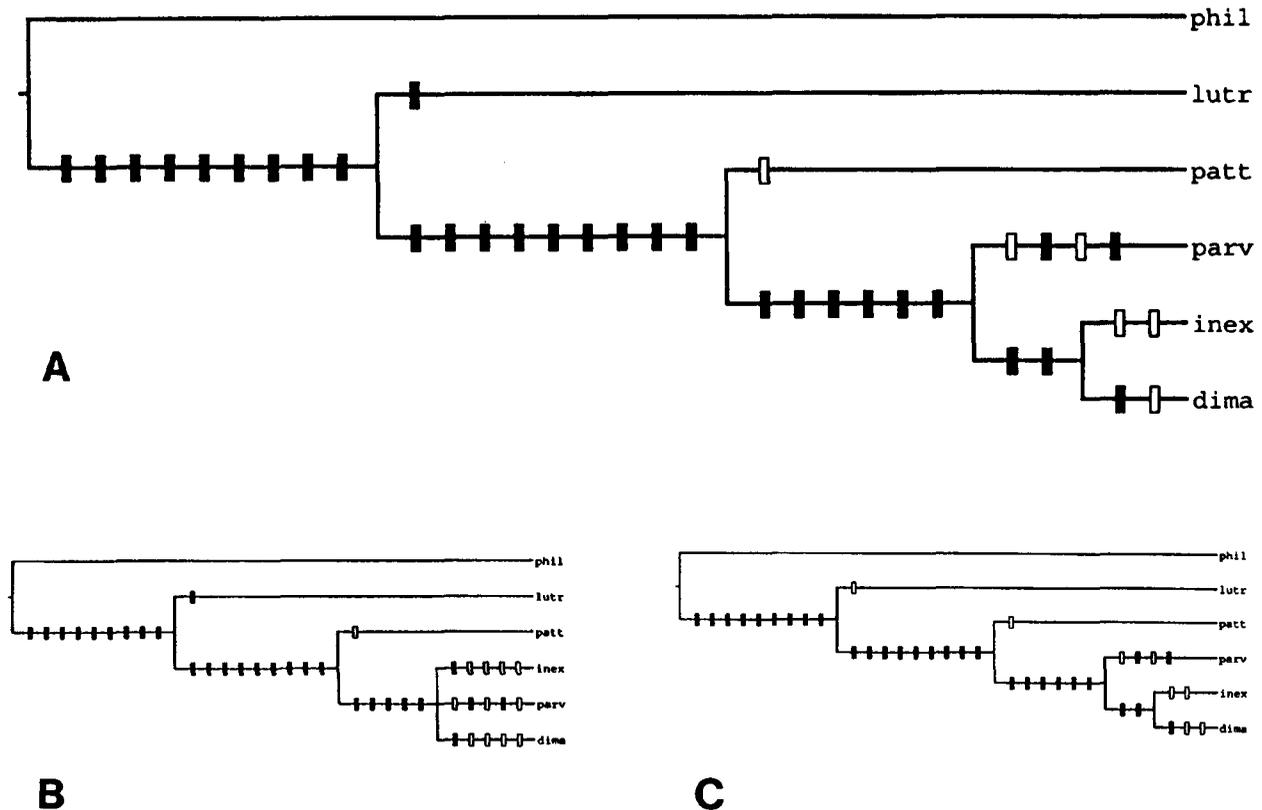


Fig. 12.—A, cladograma de las especies de *Hyperdidelphys*. B, C: cladogramas experimentales resultantes de considerar en *Hyperdidelphys dimartinoi* n. sp. los estados de los caracteres 13 a 16 como 0 (B) o como 1 (C). Referencias: phil: *Philander opossum*, lutr: *Lutreolina crassicaudata*, patt: *Hyperdidelphys pattersoni*, parv: *Hyperdidelphys parvula*, inex: *Hyperdidelphys inexpectata*, dima: *Hyperdidelphys dimartinoi* n. sp.

bien desarrollado y es puntiagudo en *Lutreolina* e *Hyperdidelphys*. En otros didelfinos, por el contrario, es de aspecto laminar —por ej. *Metachirus*, *Phillander*, *Chironectes*— y está menos desarrollado.

Resultados

El análisis cladístico permitió la obtención de un único cladograma con una longitud de 36 pasos, un CI = 0,91 y un RI = 0,86 (fig. 12A). Son numerosos los rasgos derivados que justifican la inclusión de *Lutreolina* como grupo hermano plesiomorfo de *Hyperdidelphys*. Entre los representantes de este último género, *H. pattersoni* es el grupo hermano de un clado conformado por dos grupos monofiléticos, uno integrado por *H. parvula* y el otro por *H. inexpectata* + *H. dimartinoi*.

Comentarios

Ya se mencionó que no se conocen hasta el momento restos mandibulares o de la dentición inferior de *H. dimartinoi*, por lo que en el cladograma de la figura 12A los caracteres 13 a 16 se codificaron como «no comparables» («?»). Fueron realizadas, no obstante, dos corridas experimentales suponiendo para estos caracteres estados de carácter observables. 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 13-16 tuvieron un valor de 0. Realizada la corrida se obtuvieron dos árboles con 39 pasos de longitud, un CI = 0,84 y un RI = 0,86. El árbol de consenso resultante (fig. 12B) muestra una tricotomía compuesta por *H. inexpectata*, *H. parvula* y *H. dimartinoi*. En la segunda corrida experimental, se asumió como valor 1 el estado de los caracteres 13-16. Los resultados obtenidos indican un único árbol de 37 pasos de longitud, con un CI = 0,89 y un RI = 0,84, con la misma topología que la del cladograma de la figura 12A (véase la fig. 12C). Teniendo en cuenta el carácter notablemente derivado de *H. dimartinoi*, concluimos que las topologías coincidentes de los cladogramas representados en las figuras 12A y 12C constituyen la hipótesis filogenética más probable para las especies del género *Hyperdidelphys*.

El cladograma de la figura 12A muestra que ni *H. inexpectata* ni *H. dimartinoi* presentan estados autapomórficos. Sí, en cambio, *H. inexpectata* muestra dos paralelismos: uno compartido con *H. parvula* (carácter 6) y el otro, con *H. pattersoni* (carácter 9). *H. dimartinoi*, por su parte, comparte un paralelismo con *H. parvula* (carácter 4).

Discusión

Como se señala más adelante, la tendencia a la adquisición de adaptaciones carniceras por parte de varios linajes distintos de didelfoideos del Cenozoico tardío sudamericano ha dado lugar al desarrollo de interesantes convergencias en distintas estructuras de su anatomía craneomandibular y dentaria. Probablemente como consecuencia de esto último, la taxonomía de los representantes de *Hyperdidelphys* se ha visto oscurecida en casi todas las revisiones del género, al incorporarse especies que, habiendo desarrollado adaptaciones semejantes en algunos detalles de la arquitectura molar o craneana, fueron asignadas a este género cuando en realidad pertenecen a linajes distintos, algunos de ellos muy alejados de la línea de *Hyperdidelphys*. En los puntos 1, 2 y 3 de esta discusión se comentan los casos de tres especies hasta ahora incluidas en la sinonimia de las especies de este género, y que en realidad son asignables a otros tres géneros distintos de didelfinos neógenos.

1. «*Hyperdidelphys brachyodonta*» (Reig, 1952) es un sinónimo junior de *Didelphis crucialis* (Ameghino, 1904)

En su revisión de los Didelphoidea de la «Formación» Chapadmalal, Simpson (1972) demostró que *Paradidelphys brachyodonta* Reig, 1952 es, en realidad, una especie claramente referible al género *Didelphis*. Lamentablemente, este autor no examinó los materiales entonces existentes en las colecciones del MACN, por lo que en su lista de sinónimos de «*Paradidelphys*» [*Hyperdidelphys*] *inexpectata* incluyó acriticamente a *Cladodidelphys crucialis* Ameghino, 1904, tal como fuera sugerido previamente por Reig (1952). Revisiones posteriores (por ej. Reig, 1981; Marshall, 1982; Reig *et al.*, 1987) asignaron esta especie al género *Hyperdidelphys*. Más recientemente, un nuevo estudio del ejemplar MACN 7918 —tipo de *Cladodidelphys crucialis*— permitió reconocer por un lado su pertenencia al género *Didelphis* y por el otro que *D. brachyodonta* no es más que un sinónimo de aquella, por lo que por razones de prioridad debe denominarse *Didelphis crucialis* (Goin, 1991). En primer lugar resulta evidente la diferencia entre el P3 de *D. crucialis* (MACN 7918) y el homólogo de *H. inexpectata* (por ej. MACN 17781): este último es más pequeño y comprimido lateralmente, mientras que en el tipo de *D. crucialis* sobresale por su aspecto bulboso y robusto —tal como ocurre en la especie viviente *D. aurita* (= *D. marsupialis*; véase Gardner, 1993). Refiriéndose a este diente, Reig (1958: 264) señaló

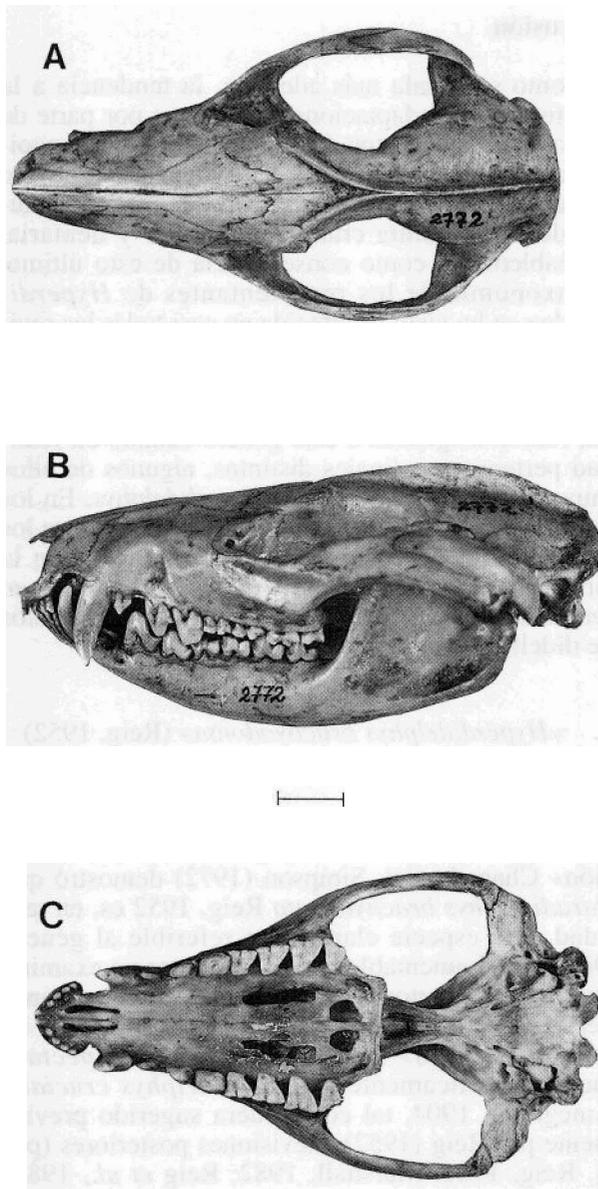


Fig. 13.—Cráneo de la especie viviente *Didelphis aurita* en vistas dorsal (A), lateral (B) y ventral (C). Escala: 1 cm.

que «... presenta signos de anomalía». En efecto, el premolar está fracturado transversalmente, lo cual no impide apreciar los rasgos señalados. Por otra parte, Reig (1958: 260) indicó que los molares del tipo de *D. crucialis* «... concuerdan plenamente en tamaño y tipo adaptativo con los inferiores del holotipo de *Didelphis* [*Hyperdidelphys*] *inexpectata*, del mismo horizonte y localidad, a tal punto que es posible una perfecta oclusión entre ambos ejemplares». En realidad, el examen de las piezas en cuestión demuestra que es imposible una oclusión ajustada (Goin, 1991). Por un lado, el voluminoso

P3 del MACN 7918 ocluye más con el p3 del MACN 1615 (holotipo de *H. inexpectata*) que con el m1, su verdadero antagonista funcional. Por otro lado, es evidente que la metacrista del M3 de «*Cladodidelphys*» *crucialis* no pudo haber constituido una unidad complementaria de la paracristida del m4 de «*Didelphis*» *inexpectata*, ni siquiera suponiendo una gran (e improbable) variabilidad intraespecífica en la conformación de ambas crestas.

Refiriéndose al tipo de «*Cladodidelphys*» *crucialis*, Ringuelet (1953: 304) sugirió que «... existe la posibilidad de que se trate del maxilar de *Paradidelphys nodosa*». Sin embargo, la revisión del tipo de *P. nodosa* Ameghino, 1904 (MACN 7917) indica que éste es casi indiferenciable del tipo de *H. inexpectata*, mostrando sólo algunas discrepancias menores: su p2 es algo más largo, el p3 apenas más robusto y los hipoconúlidos de los m1-3 algo mayores. Por estos motivos, y a falta de materiales más completos —el MACN 7917 es un fragmento mandibular perteneciente a un individuo juvenil, con el p3 y el m4 apenas erupcionados— Goin (1991) consideró a *P. nodosa* como sinónimo *junior* de *H. inexpectata*, como ya fuera señalado por Reig (1952, 1958). La misma postura adoptamos aquí.

Además de las señaladas por Simpson (1972), la comparación entre el maxilar izquierdo MACN 17781 de *H. inexpectata* con el excelente resto craneano MMP 879M de *D. crucialis* (fig. 13) permite apreciar las siguientes diferencias entre los representantes de ambos géneros: (1) en *D. crucialis* los premaxilares son más típicamente didelfinos, no están acortados y los incisivos se disponen en arco (en *H. inexpectata* los premaxilares son cortos y la serie de incisivos se implanta algo más transversalmente con respecto al eje mayor del cráneo); (2) los incisivos de *D. crucialis* son de sección subcircular y algo comprimidos lateralmente (en *H. inexpectata* la corona es bastante más expandida lateralmente); (3) el I5 es subigual a los I2-4 (el I5 es más grande que los I2-4 y su corona es de aspecto premolariforme, más aún que en los Metachirini —véase Takahashi, 1974—); (4) el canino es más comprimido lateralmente (el canino es de sección suboval, menos comprimido); (5) el P1 se implanta oblicuamente y es bien comprimido lateralmente (el P1 está menos oblicuamente implantado y es más corto, ancho y robusto); (6) existe una corta diastema entre los P1-2 (no hay diastema); (7) el P3 es robusto, de aspecto bulboso y con amplios cingulos posterobasales lingual y labial (P3 más pequeño y comprimido lateralmente, con los cingulos más reducidos); (8) el M4 está poco reducido en sentido mesiodistal y el metacono es algo más pequeño que en las especies vivientes de *Didelphis* (M4 es muy comprimido y con el metacono vestigial); (9) M2

con las cúspides estilares B y D relativamente bien desarrolladas y con una pequeña cúspide posterior E (cúspide D muy reducida, cúspide E ausente), y (10) M3 con la cúspide B moderadamente desarrollada (muy reducida).

Por otra parte, comparando el MMP 879M y ejemplares de las especies vivientes de *Didelphis* con los restos craneanos aquí asignados a las distintas especies de *Hyperdidelphys* (especialmente con el holotipo de *H. dimartinoi* n. sp., el ejemplar MBB 11.248), pueden agregarse las siguientes diferencias entre los representantes de ambos géneros: (11) rostro normalmente desarrollado (rostro corto); (12) fenestras palatinas bien desarrolladas (reducidas); (13) bulas aliesfenoideas y senos epitimpánicos moderadamente desarrollados (muy desarrollados); (14) cresta ósea del aliesfenoides poco extendida anteriormente, cubriendo sólo parcialmente al foramen oval (cresta ósea bien desarrollada, cubriendo lateralmente todo el foramen oval); (15) apófisis paraoccipitales alargadas y puntiagudas (cortas y cuadradas en vista lateral); (16) forámenes entocarotídeo, del canal transverso y oval más alejados entre sí (muy próximos entre sí); (17) parietales no «arrugados» («arrugados»); (18) crestas lambdoideas moderadamente desarrolladas (muy desarrolladas), y (19) cresta sagital curva en vista lateral (cresta sagital recta).

En conclusión, el análisis precedente confirma lo ya señalado: (1) «*Hyperdidelphys brachyodonta*» es un sinónimo *junior* de *Didelphis crucialis*; (2) las diferencias entre los representantes de ambos géneros son claras y numerosas, no sólo en su morfología dentaria sino en la totalidad de las evidencias craneomandibulares disponibles, y (3) *Hyperdidelphys* es claramente más derivado que *Didelphis* e incluye especies con una tendencia adaptativa hacia hábitos más carnívoros que los de cualquiera de las especies fósiles o vivientes asignables al género *Didelphis*.

Es interesante destacar, finalmente, que el análisis del ejemplar MMP 879M —el resto craneano más completo hasta ahora conocido de *D. crucialis*— sugiere mayores afinidades con la especie *D. aurita* (fig. 13). De las tres especies vivientes de este género, se ha sugerido que *D. albiventris* y *D. aurita* están filogenéticamente más próximas entre sí que con *D. virginiana* (Kirsch *et al.*, 1993, *contra* Gardner, 1973). De acuerdo con los rasgos craneanos utilizados por Gardner (1973: 22-23) para la discriminación de especies de este género, *D. crucialis*, comparte más similitudes con *D. aurita* y *D. albiventris* que con *D. virginiana*. Tanto *aurita* como *albiventris* tienen una amplia distribución actual en la Región Neotropical, si bien *D. aurita* se restringe mayormente a ambientes típicamente tropicales de

la cuenca amazónica y selva paranense; por su parte, *D. albiventris* alcanza latitudes más australes, llegando en su distribución meridional al norte de Patagonia (Argentina). Teniendo en cuenta que se ha sugerido que los ambientes pliocenos de la llanura pampena habrían sido más probablemente de tipo chaqueño (Báez y Scillato Yané, 1979; Pascual, 1984a, 1984b), cabría esperar mayores similitudes entre *D. crucialis* y *D. albiventris*. Sin embargo, son varios los rasgos derivados que aproximan más a *D. crucialis* con *D. aurita*: (1) P3 más grandes y bulbosos; (2) caninos más gráciles y comprimidos lateralmente; (3) cara interna de la bula aliesfenoidea de aspecto plano; (4) hendiduras laterales del basioccipital más marcadas; (5) forámenes del canal transverso, entocarotídeo y oval más cercanos entre sí y de disposición subtriangular, y (6) cresta ósea del aliesfenoides más marcada. Por lo menos en un rasgo, sin embargo, el ejemplar MMP 879M de *D. crucialis* recuerda más a *D. albiventris*: las crestas postorbitarias del frontal son rugosas y no puntiagudas como en *D. aurita*, y de ellas nacen las crestas frontales que se fusionan a nivel de la constricción interorbitaria para dar origen a la cresta sagital. Por otra parte, *D. crucialis* muestra una dentición más definidamente carnívoras que la de cualquiera de las especies vivientes del género. Esto último concuerda con la generalizada tendencia de los didelfimorfios a ocupar los nichos carnívoros dejados progresivamente vacantes por los Borhyaenoidea hacia el Cenozoico tardío (véase más abajo).

2. *Lutreolina* —incluyendo a *L. biforata* (Amegh., 1904) n. comb.— es el grupo hermano plesiomorfo de *Hyperdidelphys*

Como se señala en otro punto de este trabajo, los representantes fósiles y vivientes del género *Lutreolina* Thomas, 1910, constituyen el grupo hermano plesiomorfo de *Hyperdidelphys*. Hasta hace pocos años se reconocía una sola especie estrictamente fósil asignable a *Lutreolina*: *L. tracheia* (Rovereto, 1914). Riggs y Patterson (1939) la consideraron como un sinónimo de «*Didelphis*» *inexpectata*. Posteriormente Simpson (1972) asignó los ejemplares entonces conocidos de esta especie a *Lutreolina* cfr. *L. crassicaudata* (Desmarest, 1804). Sin embargo, en 1952 Reig había fundamentado la validez de *L. tracheia*, si bien en otro trabajo (Reig, 1958) reconoció a dicha especie con reservas, tal como lo hicieran más adelante Marshall (1978, 1982) y Reig *et al.* (1987). Finalmente, Goin (1991, 1995b) argumentó en favor de la separación plena de *L. tracheia*, restringiendo su distribución al Plioceno (edades Montehermosense y Chapadmalalense) de

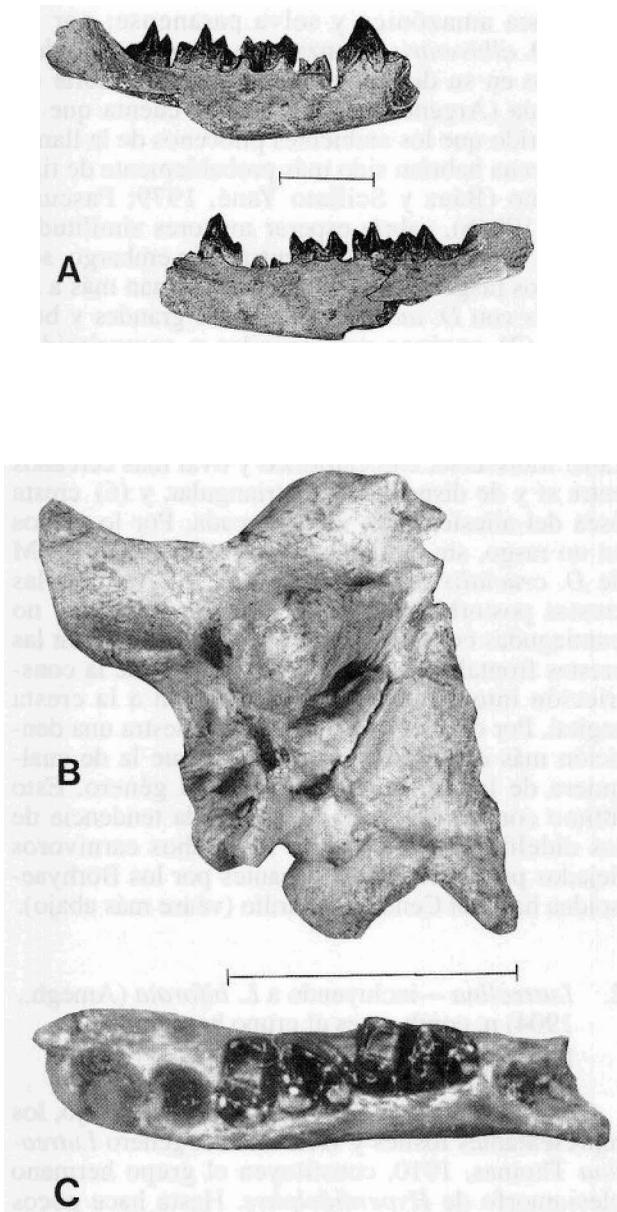


Fig. 14.—*Lutreolina biforata* (Ameghino, 1904) n. comb. A: MMP s/n (ex MMH 11-84), una rama mandibular derecha en vistas labial (arriba) y lingual (debajo); B-C: MACN 7954, un fragmento craneano posterior en vista ventral (B) y fragmento mandibular izquierdo en vista oclusal (C). Escala: 1 cm.

las provincias de Catamarca y Buenos Aires. Además consideró a *Didelphys lujanensis* Amegh., 1889, del Pleistoceno tardío de la región pampeana, como un probable sinónimo de *L. crassicaudata* (fig. 15).

En las colecciones argentinas existen al menos cuatro ejemplares —el tipo, MACN 7952, y los especímenes MACN 7954 (figs. 14A y 14B), MLP 58-IX-3-22 y MMP s/n (ex MMH 11-84; fig.

14C)— referibles a una segunda especie extinta de *Lutreolina*: *L. biforata* (Amegh., 1904) n. comb. (figs. 14A-C), restringida al Montehemorsense del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. La misma, de compleja historia taxonómica, fue considerada como *Didelphys biforata* por Ameghino (1904: 191), *Cladodidelphys parvula* por Rovereto (1914: 146) y Ringuélet (1953: 304), *Paradidelphys biforata* por Reig (1952: 122; 1958: 262) e *Hyperdidelphys biforata* por Marshall (1982: 259), Reig et al. (1987: 6) y Goin (1991: 154). Al igual que en las otras especies de *Lutreolina*, *L. biforata* se diferencia de las especies de *Hyperdidelphys* en los siguientes rasgos: p2 muy grande en relación al p3 (fig. 14A) y, en los m1-4, protocónidos muy altos y talónidos más amplios, largos y acucados, con la crístida oblicua paralela al borde labial del diente. Los hipoconúlidos, más pequeños que los de cualquier especie de *Hyperdidelphys*, presentan en *L. biforata* una morfología peculiar, compartida por otros (pero no todos) representantes fósiles y vivientes de *Lutreolina*: la cresta posterior del entoconúlido está claramente desarrollada, y como el hipoconúlido conforma un borde notorio sobre su cara lingual, se configura una pequeña cuenca sobre toda esta estructura en vista oclusal. Como puede apreciarse en el ejemplar MACN 7954, son varios los rasgos bisacraneanos de esta especie que confirman su inclusión en *Lutreolina* (fig. 14B): bulas alisfenoideas bien desarrolladas y globosas, forámenes lacerum medio y entocarotídeo muy próximos entre sí, crestas laterales del basioccipital moderadas y fenestra rotunda grande. Por otro lado, *L. biforata* se diferencia de las otras especies de *Lutreolina* en su mayor tamaño, rama mandibular más alta y robusta y bulas alisfenoideas más infladas.

Las afinidades de *Hyperdidelphys* han sido objeto de debate en las últimas revisiones del género. Sobre la base de varios rasgos dentarios (implantación transversal de los incisivos superiores, cierto apiñamiento de la serie yugal, reducción de los metacónidos) ya Reig (1958: 279) había sugerido la inclusión de «*Hyperdidelphys acutidens*» [= *H. inexpectata*] entre los Sparassocynidae. Reig y Simpson (1972: 518) consideraron a esta especie como un «?Sparassocyninae or Borhyaenidae incertae sedis». Finalmente Simpson dudó de la validez genérica de «*Paradidelphys*» [= *Hyperdidelphys*], concluyendo que debería considerarse como sinónimo, o a lo sumo como subgénero, de *Didelphis*. En un trabajo posterior, Simpson (1974) incluyó la especie *H. pattersoni* en el género *Didelphis*, poniendo nuevamente en tela de juicio la validez de «*Paradidelphys*».

Las escasas similitudes existentes entre *Hyperdidelphys* y los Sparassocynidae deben interpretarse

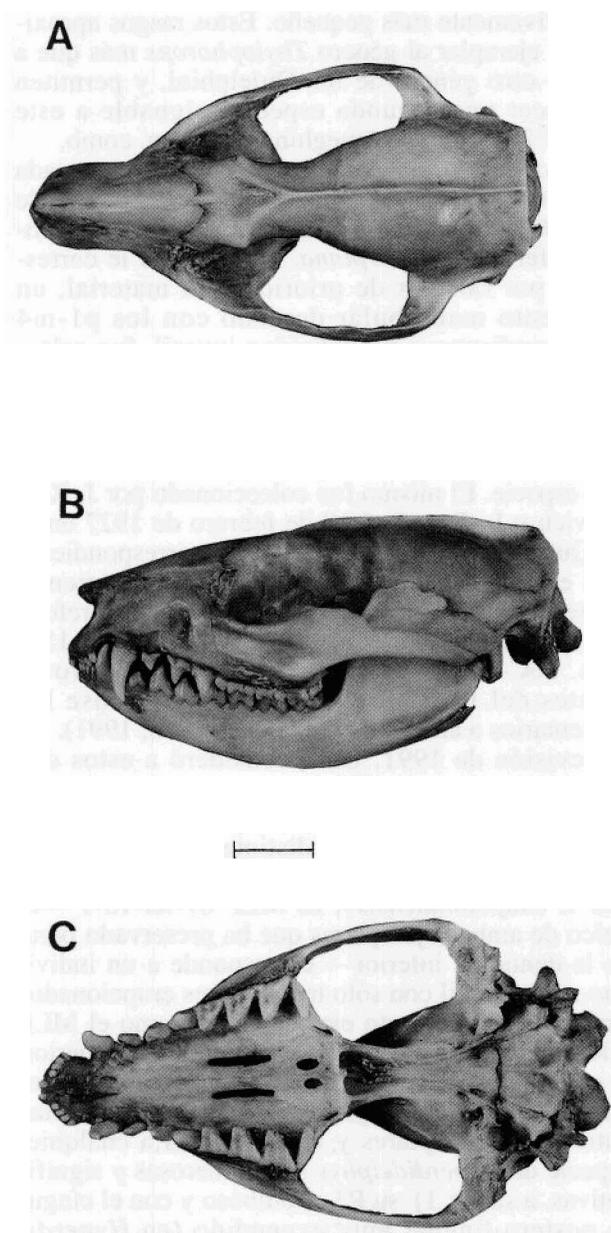


Fig. 15.—Cráneo de un ejemplar de la especie viviente *Lutreolina crassicaudata*, en vistas dorsal (A), lateral (B) y ventral (C). Escala: 1 cm.

como resultado de procesos convergentes (Goin, 1991). Por un lado, la expresión de dichos rasgos no alcanza en este género la manifestación extrema observada en los Sparassocynidae. Por el otro, los representantes de *Hyperdidelphys* carecen de la mayor parte de las sinapomorfías diagnósticas de esta familia: ausencia de vacuidades palatales, paladar muy corto y de contorno triangular, gran acortamiento de los talónidos, fusión parcial de los paraconidos y metacónidos, paraconos vestigiales, o la

gran reducción y orientación anterolingual de los protoconos.

Por el contrario, existen varias sinapomorfías que reúnen a *Lutreolina* (fig. 15) e *Hyperdidelphys* en un grupo común (véase más arriba). De hecho, *Lutreolina* e *Hyperdidelphys* conforman un grupo monofilético entre los didélfidos de la tribu Didelphini, claramente derivado con respecto al resto de los miembros de esta tribu. Los representantes de ambos géneros parecen haber desarrollado una tendencia alimentaria básicamente carnívora, si bien el aspecto más musteloide de *Lutreolina* sugiere nichos ligeramente distintos que los que habrían ocupado las especies de *Hyperdidelphys*. Del conjunto de rasgos analizados, *Hyperdidelphys* manifiesta la condición más derivada en la mayor parte de éstos, fundamentalmente en la estructura del basicráneo y del aparato auditivo (véase la sección: Filogenia de las especies de *Hyperdidelphys*).

3. «*Paradidelphys nodosa*» Ameghino, 1904 es un sinónimo junior de *Thylophorops perplana* (Ameghino, 1940) n. comb.

Ameghino (1904: 192-193) fundó la especie *Didelphys perplana* sobre la base del ejemplar MACN 11638-A (figs. 16A y B), el cual consiste en los fragmentos posteriores de ambas ramas mandibulares —la derecha con el m4 preservado—. Revisiones posteriores como las de Reig (1952, 1958c) o Simpson (1972) consideraron a *perplana* como sinónimo de *Hyperdidelphys inexpectata*. No obstante, Ameghino ya había diferenciado a *perplana* de *inexpectata* «... por la forma de las ramas mandibulares. La rama horizontal no es de borde inferior fuertemente convexo como en la especie mencionada [*inexpectata*], sino de borde derecho o casi derecho, con la cara externa menos convexa y la interna absolutamente plana (...) La muela 7 [el m4] se distingue por su tamaño un poco mayor, el denticulo medio anterior más pequeño y por el lóbulo posterior en forma de talón, que es más grande y separado del lóbulo anterior por un valle transversal profundo» (Ameghino, 1904: 192). En efecto, la rama horizontal mandibular es relativamente grácil (figs. 16A y B), más parecida a la de *Thylophorops chapmalensis* que a la de cualquier especie de *Hyperdidelphys*. Su borde ventral es recto y subparalelo al borde alveolar. Como también lo advirtió Ameghino, existen claras diferencias entre el m4 de este ejemplar y aquél de las especies de *Hyperdidelphys*: su tamaño es mayor que el de *H. inexpectata*, *H. parvula* y *H. pattersoni*; el molar es algo más ancho, con el trigónido más robusto, el metacónido más desarrollado y el talónido más ancho y con una

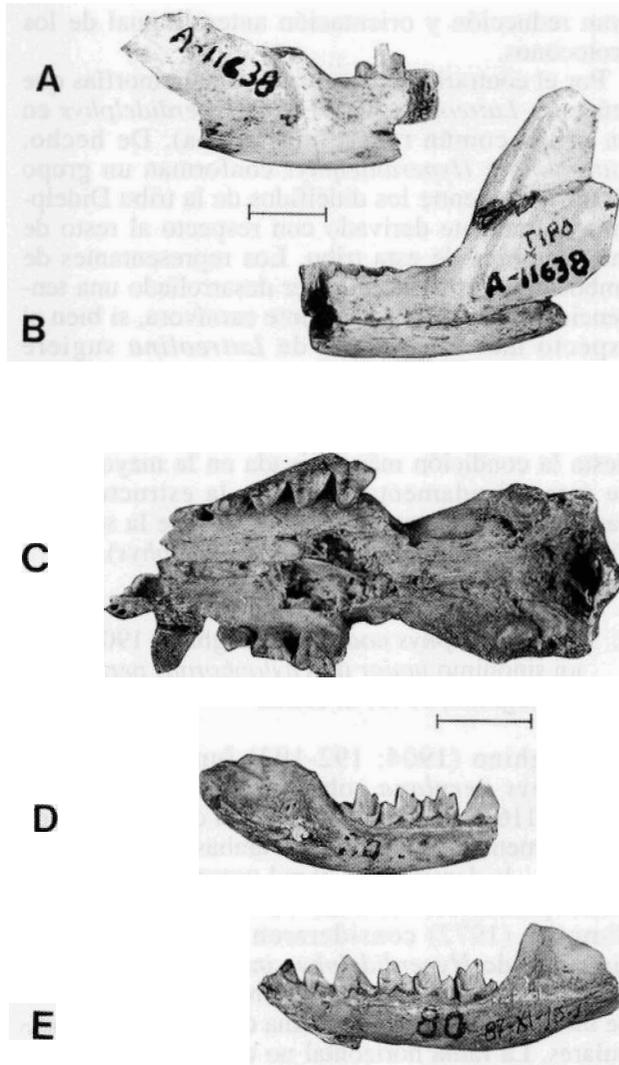


Fig. 16.—*Thylophorops perplana* (Ameghino, 1904) n. comb. A-B: MACN 11638-A, tipo de *Didelphys perplana* Ameghino, 1904, un fragmento mandibular derecho con el m4, en vista labial (A), y un fragmento mandibular izquierdo sin dientes, en vista labial (B), ambos pertenecientes al mismo individuo. C-E: MLP 87-XI-15-1, un ejemplar juvenil incluyendo un cráneo parcialmente completo (C, en vista ventral) y ambas hemimandíbulas (D, derecha, y E, izquierda). Escala: 1 cm.

cuenca más amplia que aquella de las especies de *Hyperdidelphys*. Salvando las diferencias de tamaño, el m4 del ejemplar MACN 11638 comparte mayores afinidades con los de *T. chapalmalensis* que con cualquier otro didelfino. El talónido del m4 de las especies de *Hyperdidelphys* es muy característico: a pesar de ser angosto, el entocónido y el hipocónido están bien desarrollados y equidistan del hipoconúlido. En el MACN 11638-A, al igual que en *T. chapalmalensis*, el talónido es comparativamente más ancho, el entocónido y el hipoconúlido se ubican muy próximos entre sí y el hipocónido

es relativamente más pequeño. Estos rasgos aproximan al ejemplar al género *Thylophorops* más que a ningún otro género de los Didelphini, y permiten reconocer una segunda especie asignable a este género: *T. perplana* (Ameghino, 1904), n. comb.

Thylophorops perplana no sólo está representada por el tipo: (1) El ejemplar MACN 7917, tipo de «*Paradidelphys*» *nodosa* Ameghino, 1904, es también referible a *T. perplana*, nombre que le corresponde por razones de prioridad. El material, un fragmento mandibular derecho con los p1-m4 correspondientes a un individuo juvenil, fue coleccionado por Carlos Ameghino en Monte Hermoso, sin mayores precisiones estratigráficas. (2) El ejemplar MACN 10573, un fragmento mandibular derecho con los p3-m4, es claramente referible a esta especie. El mismo fue coleccionado por J. Kraglievich y L. Parodi el 10 de febrero de 1927 en el río Quequén Grande. En la etiqueta correspondiente está escrito: «Chapadmalense». (3) Finalmente, existen al menos dos ejemplares adicionales referibles a esta especie: MLP 204 y MLP 87-XI-15-1 (figs. 16C-E, 17), ambos casi seguramente provenientes del Piso Montehermosense (véanse los comentarios a ambos ejemplares en Goin, 1991). En su revisión de 1991, Goin consideró a estos dos ejemplares como pertenecientes a «*Thylophorops* aff. *T. perplana*», reconociendo que los mismos «... pertenecen a una especie distinta, más pequeña y generalizada, aunque indudablemente relacionada con *T. chapadmalensis*». El MLP 87-XI-15-1 —el único de ambos ejemplares que ha preservado parte de la dentición inferior— corresponde a un individuo muy juvenil con sólo tres molares erupcionados (m0, m1 y m2). Tanto este ejemplar como el MLP 204 han conservado parte de la dentición superior, lo cual también permitió constatar la clara pertenencia de *perplana* a *Thylophorops*. Las diferencias entre estos ejemplares y los referibles a cualquier especie de *Hyperdidelphys* son numerosas y significativas, a saber: 1) su P3 es bulboso y con el cíngulo postero-lingual muy expandido (en *Hyperdidelphys* el P3 es más pequeño y comprimido lateralmente); 2) los M1-3 son siempre más largos que anchos (en *Hyperdidelphys* los M3 son más anchos que largos); 3) los protoconos son anchos (más reducidos y estrechos); 4) las cúspides estilares B y D son grandes y subiguales en los M1-2, mientras que en el M3 la cúspide D es más pequeña que la B (cúspides B y D subiguales sólo en el M1, mientras que la D está muy reducida en el M2 y es vestigial o ausente en el M3); 5) en el M3 la cúspide estilar A es grande, nítida y bien separada de la cúspide B (más pequeña, menos diferenciada y más próxima a la cúspide B); 6) el M1 no muestra la cúspide estilar D subdividida en dos o más cúspulas (cúspide D

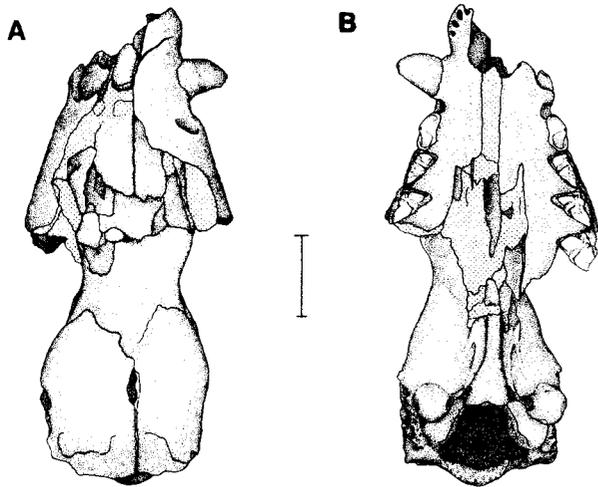


Fig. 17.—*Thylophorops perplana* (Ameghino, 1904) n. comb. A-B: MLP 87-XI-15-1, cráneo de un individuo juvenil en vistas dorsal (A) y ventral (B). Escala: 1 cm.

subdividida, excepto en *H. dimartinoi*); 7) en los M2-3 se aprecia una serie de cúspulas o crenulaciones muy pequeñas que relacionan lingualmente a las cúspides B y D (no existen tales cúspulas); 8) los paraconos y metaconos están relativamente bien separados entre sí (muy próximos).

La mayor parte de estos rasgos permiten la asignación de *perplana* a *Thylophorops*, a la vez que representan una versión estructuralmente ancestral a la de *T. chapalmalensis* (fig. 18). Al mismo tiempo, confirman que los representantes de este género no comparten sinapomorfías con *Lutreolina*, género sobre el cual se especuló el origen de *Thylophorops* (Reig, 1952; Simpson, 1972). Por otra parte, es interesante señalar que, a juzgar por la poca información estratigráfica disponible, *T. perplana* parece estar representada en sedimentos correspondientes a los Pisos/Edades Montehermosense y Chapadmalalense inferior, mientras que *T. chapadmalensis* se restringe exclusivamente al Chapadmalalense superior.

4. *Reemplazos faunísticos y nichos carnívoros en el Cenozoico tardío de América del Sur*

La evolución de las especies de *Hyperdidelphys* ejemplifica con claridad el proceso de adaptación hacia dietas carnívoras sobrellevado por buena parte de los didelfoideos sudamericanos durante el Cenozoico tardío. Si bien *H. pattersoni* ya muestra las especializaciones carniceras típicas del género en su morfología molar —metacrístas y paracrístidas desarrolladas, protoconos reducidos, reducción de la StD, talónidos cortos— éstos y otros rasgos se ven acentuados en las especies más tardías, como

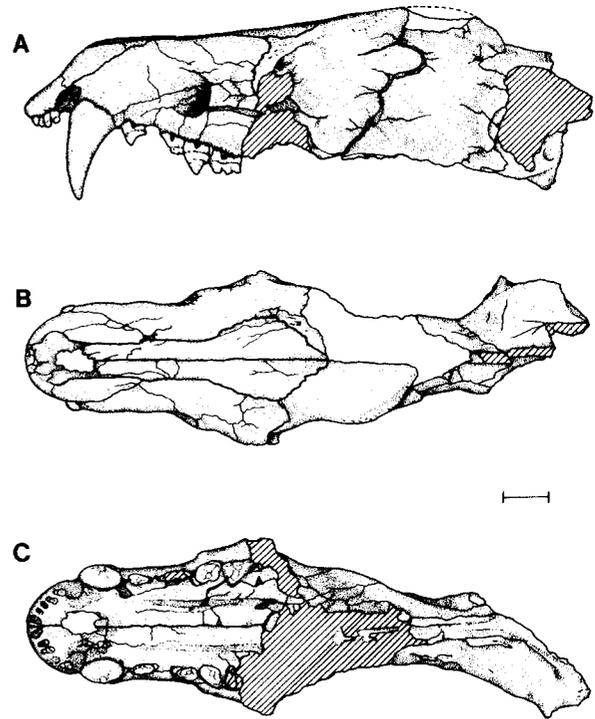


Fig. 18.—*Thylophorops chapalmalensis* (Ameghino, 1908). A-C: MLP 64-XI-12-1, porción rostral de un cráneo con las series dentarias superiores incompletas, en vistas lateral (A), dorsal (B) y ventral (C). Escala: 1 cm.

H. inexpectata y *H. dimartinoi* —mayor tamaño (figs. 19 y 20), mayor desarrollo de las crestas cortantes, reducción de diastemas en la hilera yugal, mayor robustez de la cresta sagital.

Es compleja, por otra parte, la interpretación adaptativa en torno al gran tamaño alcanzado por las estructuras del oído medio. *H. pattersoni* muestra bulas agrandadas con respecto a otros didélfidos, aunque no parece notable el desarrollo de sus senos epitimpánicos. *H. dimartinoi*, por el contrario, presenta senos epitimpánicos muy grandes, como probablemente sus bulas timpánicas —si bien las mismas no se han preservado en ninguno de los dos restos asignables a esta especie—. Diversos autores (véase Mares, 1980 y bibliografía citada) han relacionado el incremento en el tamaño de las bulas en varios grupos de roedores con la adaptación a ambientes abiertos y desérticos. Entre los marsupiales sudamericanos extintos son reconocidos los ejemplos en este sentido para los Sparassocynidae (Reig y Simpson, 1972) y los Argyrolagidae (Simpson, 1970), cuyas especies fueron contemporáneas a las de *Hyperdidelphys*. No debe descartarse, sin embargo, algún tipo de relación coevolutiva entre estos marsupiales y sus eventuales presas. Varios grupos de roedores (fundamentalmente caviomor-

Hyperdidelphys: LM3 vs. AM3

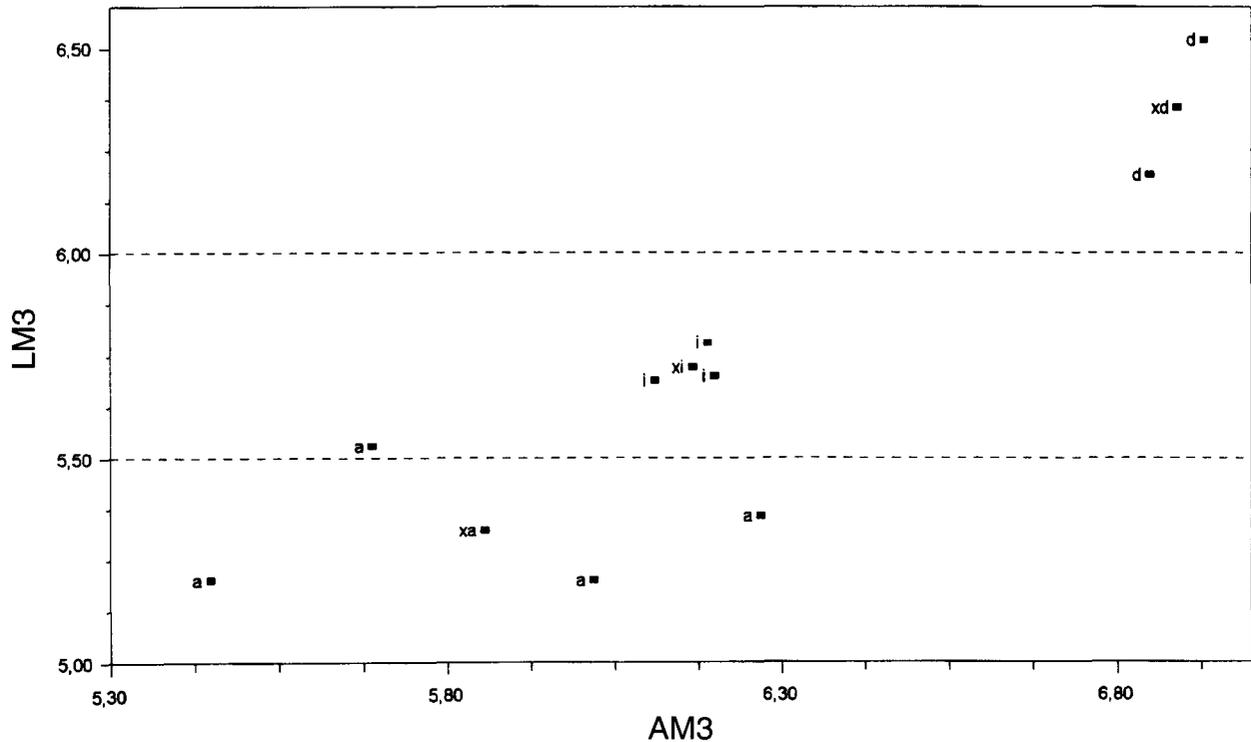


Fig. 19.—Relación largo/ancho del tercer molar superior (M3) en *Hyperdidelphys inexpectata* (i), *H. parvula* (a) y *H. dimartinoi* n. sp. (d). x: media. Ambos ejes indican milímetros.

fos) y notoungulados (Hegetotheriidae) desarrollaron durante el mismo lapso adaptaciones similares en sus estructuras timpánicas, las cuales a su vez podrían representar procesos de ajuste tanto para la vida fosorial como para ambientes xéricos y abiertos. Es interesante señalar con respecto a esto último que algunos de los especímenes de *H. parvula* fueron exhumados en crotovinas, íntimamente asociados con restos de *Actenomys* (Octodontidae). El aspecto musteloide de las especies de *Lutreolina*, aquí considerado grupo hermano de *Hyperdidelphys*, y sus costumbres depredadoras hacia organismos fosoriales, podría apoyar estas interpretaciones.

El desarrollo de adaptaciones carnívoras en varios linajes distintos de Didelphoidea hacia el Cenozoico tardío no parece casual. De hecho, los Sparassodonta—un grupo de marsupiales estrictamente carnívoros, que desarrollaran tamaños y adaptaciones carniceras muy variadas— desaparecen en América del Sur en este mismo lapso. La extinción de este grupo ha dado lugar a controvertidas interpretaciones (véase Marshall, 1982) predominando hasta hace pocos

años el concepto de «reemplazo faunístico», que habría ocasionado la extinción de este grupo por parte de los carnívoros placentarios inmigrantes, supuestamente «más competitivos». Sin embargo, el fenómeno de los reemplazos faunísticos fue, sin duda, más complejo y dinámico.

A lo largo del Cenozoico tardío se verifican dos eventos de reemplazo entre los mamíferos carnívoros de América del Sur (Goin, 1989): 1) hacia el Mioceno tardío-Plioceno parece haberse producido un fenómeno de reemplazo endógeno por parte de especializados didelfoideos, quienes ocuparon las zonas adaptativas correspondientes a los Sparassodonta de pequeño y mediano tamaño (por ej. Hathlyacynidae); 2) hacia el Plioceno-Holoceno, se produjo un fenómeno de reemplazo exógeno de la mayor parte de estas zonas adaptativas por parte de los carnívoros Canidae, Felidae, Mustelidae y Ursidae. En el primer caso, la extinción de los Sparassodonta constituye la última de una serie de fases sucesivas en su declinación, iniciada en el Oligoceno temprano. En relación con los Sparassodonta

Hyperdidelphys: Lm4 vs. Am4

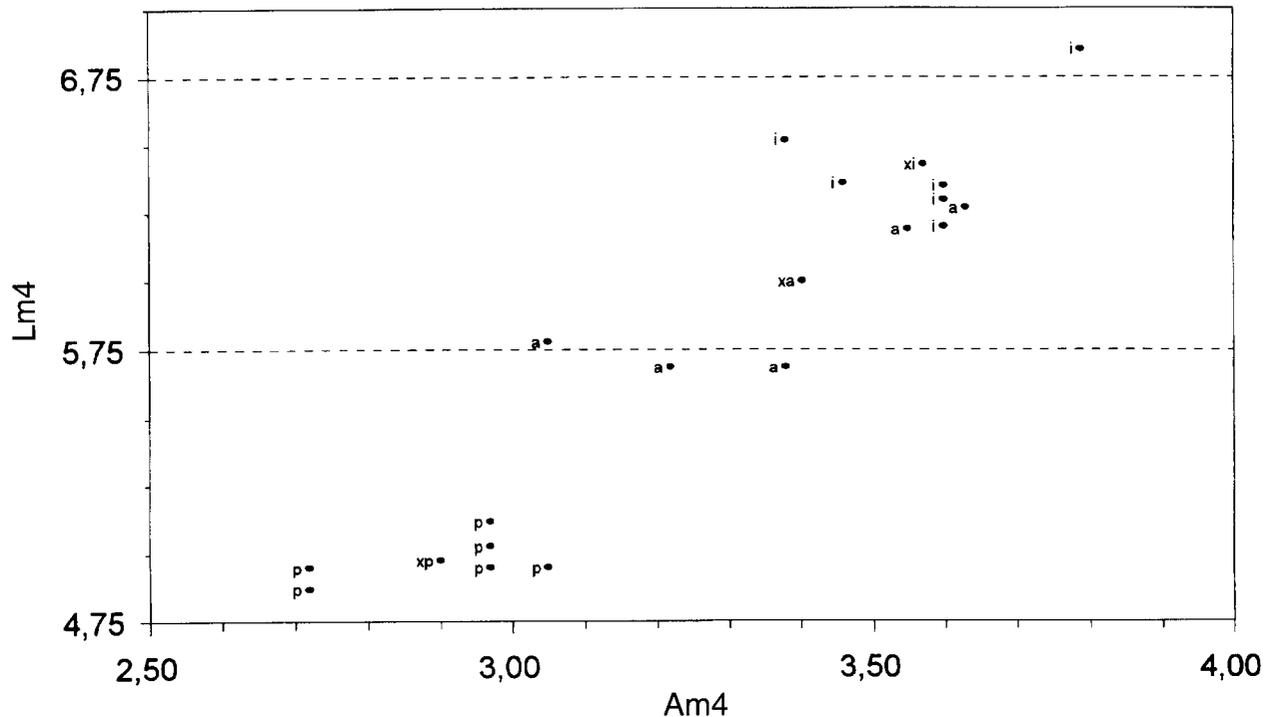


Fig. 20.—Relación largo/ancho del último molar inferior (m4) en *Hyperdidelphys pattersoni* (p), *H. inexpectata* (i) y *H. parvula* (a) (no se conocen dientes inferiores de *H. dimartinoi* n. sp.). x: media. Ambos ejes indican milímetros.

omnívoro-carnívoros de gran tamaño, su declinación es sincrónica con la expansión de los grandes prociónidos holárticos (Mioceno tardío-Plioceno) y de las aves fororracoideas nativas (Mioceno temprano-Plioceno). En el segundo caso, el reemplazo pleistocénico de los Didelphoidea fue completado sólo en parte —varios taxones con registros mioce-no-pleiocénicos han persistido hasta la actualidad.

En líneas generales, la radiación de los Didelphoidea del Neógeno se caracterizó por dos aspectos básicos: 1) una decidida tendencia hacia el desarrollo de tipos carnívoros, algunos de ellos muy especializados (por ej. *Hyperdidelphys*, Sparassocynidae), y 2) una progresiva tendencia al aumento de tamaño (*Hyperdidelphys inexpectata*, *H. dimartinoi*, *Thylophorops chapalmalensis*, *Didelphis reigi*, *Lutreolina biforata* y *Sparassocynus derivatus*). En este período aparecen también algunos tipos ecológicos extraordinariamente especializados entre los marsupiales, como los extintos Thylocosmilidae, cuyas relaciones filogenéticas con otros Borhyaenoidea son aún objeto de debate (Goin, 1995). En

este contexto, las hipótesis tradicionales sobre «desplazamientos competitivos» de los marsupiales carnívoros por placentarios inmigrantes pierden invariablemente autoridad, en parte por su simplismo y en parte por su ambigüedad: 1) ellas asumen una equivalencia ecológica entre los escenarios sudamericanos previos y posteriores al establecimiento del puente terrestre panameño —i.e. no toman en cuenta los dramáticos cambios globales que acompañaron a este evento ni el impacto de los herbívoros holárticos sobre los carnívoros, fueran éstos marsupiales o placentarios—; 2) no son coherentes con el registro fósil —por ej. no explican la declinación gradual de los Sparassodonta previamente al arribo de los placentarios—, y 3) asumen la ocupación sucesiva de los mismos nichos por parte de los carnívoros inmigrantes —por ej. Thylocosmilidae-Smilodontini, Prothylacynidae-Procyonidae— inferencias que no están basadas en datos faunísticos y que, desde el punto de vista ecológico, resultan muy probablemente, erróneas (véase, por ejemplo, Goin y Pascual, 1987).

McNab (1986) sugirió que los marsupiales tienen, en el mejor de los casos, una correlación limitada entre sus tasas reproductivas y metabólicas; en contraste, ritmos basales altos en los mamíferos placentarios se correlacionan con altas tasas reproductivas. Esta diferencia tiene dos consecuencias ecológicas importantes: 1) los marsupiales no toleran en general ambientes templado-fríos debido a que no pueden acelerar su desarrollo y crecimiento en períodos cortos de primavera y verano y 2) la coexistencia entre marsupiales y euterios ecológicamente similares es posible en la medida en que los hábitos alimentarios de los primeros se correlacionen con bajas tasas metabólicas en los euterios (características de las dietas basadas en frutos, invertebrados, hojas de plantas leñosas); por el contrario, los marsupiales tienden a ser desplazados por los euterios cuando sus hábitos alimentarios se asocian con altas tasas metabólicas en estos últimos (dietas basadas en hierbas o vertebrados). La primera de estas consecuencias podría explicar la masiva extinción de marsupiales carnívoros durante el Pleistoceno temprano-medio, lapso que fue sincrónico con una fase de deterioro climático en la región pampeana, verificado al menos desde el Ensenadense (Tonni *et al.*, 1992b). Es interesante señalar que sólo unos pocos marsupiales de pequeño tamaño (por ej. *Dromiciops gliroides*, *Lestodelphys halli*) han podido sobrevivir en el extremo sur sudamericano debido al desarrollo de algunas adaptaciones infrecuentes en otros didelfoideos: almacenamiento caudal de grasa, torpor diario o estacional, etc. La segunda de estas consecuencias podría explicar la extinción de varios linajes de marsupiales carnívoros: *Hyperdidelphys*, *Thylophorops* y *Sparassocynus* entre los Didelphoidea, o *Thylacosmylus* entre los Borhyaenoidea, todos ellos muy especializados y probablemente menos eurioicos que los carnívoros placentarios inmi-grantes (por ej. Canidae, Felidae).

La interpretación propuesta por McNab (1986) permite una apreciación más global de los procesos involucrados en estas sucesiones faunísticas, tomando en consideración la geografía, el clima y la biota sudamericanos como un todo. La mayor parte de estos eventos pueden ser verificados a partir del registro fósil de la región pampeana, dada la riqueza del mismo a lo largo del Cenozoico tardío. La composición de las teriocenosis vivientes en esta región concuerda con esta hipótesis.

5. Significación bioestratigráfica de las especies de *Hyperdidelphys* en el Cenozoico tardío del Cono Sur

Durante las últimas tres décadas han sido numerosos los intentos por establecer un esquema bioes-

tratigráfico para el Plio-Pleistoceno de la región pampeana (por ej. Pascual *et al.*, 1965, 1966; Tonni y Fidalgo, 1978, 1982; Tonni *et al.*, 1985; Tonni y Quiroga, 1988, etc.). En los trabajos más recientes, y en claro contraste con aproximaciones previas, se destaca el reconocimiento formal de Pisos/Edades y biozonas (Tonni *et al.*, 1992a y 1992b; Tonni, 1993; Cione y Tonni, 1995 y en prensa). Este cambio representa, en buena medida, una reconciliación de los esquemas *ad hoc* aplicados por los paleomastozoólogos de las Américas al Cenozoico con aquellos utilizados mundialmente para la mayor parte del Fanerozoico.

El establecimiento de biozonas requiere especies con frecuente registro fósil, fácil identificación y, en la medida de lo posible, biocrones restringidos. Ninguna de las especies de *Hyperdidelphys* cumple acabadamente con estos tres requisitos. *H. pattersoni* es fácilmente reconocible pero su frecuencia es baja: sobre un total de 6.000 restos de vertebrados (C. Montalvo, com. pers.) recuperados en la Fm. Cerro Azul (Mioceno tardío, provincia de La Pampa), sólo tres son asignables a esta especie. Además, su registro en la Fm. Corral Quemado plantea el interrogante de su persistencia, por lo menos norteña, hasta el Plioceno (Montehermosense-Chapadmalalense). Tanto *H. inexpectata* como *H. parvula* tienen un aspecto general aparentemente similar (pero véase el análisis filogenético), lo que vuelve algo dificultosa su separación sobre la base de los rasgos actualmente confrontables. Por otra parte, la casi totalidad de los numerosos especímenes provenientes de la localidad de Farola de Monte Hermoso carece de una asignación estratigráfica precisa, pudiendo provenir tanto del Piso/Edad Montehermosense como del Piso/Edad Chapadmalalense inferior (véase más arriba). Finalmente, *H. dimartinoi* está restringida al Piso/Edad Chapadmalalense superior del área de Mar del Plata y es claramente distinguible de las restantes especies del género. De todas ellas, es quizás la única estrictamente utilizable a los fines bioestratigráficos. Sin embargo, sus registros son muy escasos, lo cual impide considerarla un buen fósil guía.

En rigor de verdad, debe tenerse en cuenta que los marsupiales componen sólo una pequeña fracción de las faunas de mamíferos continentales del Cenozoico tardío sudamericano, mayormente integrada por «ungulados» nativos, edentados, roedores caviomorfos y, a partir del Plio-Pleistoceno, una gran diversidad de placentarios de origen holártico. En segundo lugar, la ambigua información estratigráfica disponible para la mayor parte de los restos aquí estudiados limita el valor de las especies aquí consideradas como indicadores bioestratigráficos. Esta situación sólo podrá ser zanjada con la realiza-

Tabla 4.—Esquema tentativo incluyendo las unidades litoestratigráficas portadoras de restos de *Hyperdidelphys* en el contexto de los Pisos/Edades reconocidos para el Cenozoico Superior de la Región Pampeana. Nota: «P. Otero» indica la unidad innominada aflorante en Paso Otero, río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires). Referencias: pat, *Hyperdidelphys pattersoni*; inx, *H. inexpectata*; par, *H. parvula*; dim, *H. dimartinoi* n. sp.

Pisos/Edades	Unidades Litoestratigráficas		Biocrones			
			pat	inx	par	dim
Chapadmalalense superior	Fm. Chapadmalal				█	█
Chapadmalalense inferior	Limolitas Claras + Estratificadas	Fm. Irene + «P. Otero»		█	█	
Montehermosense		Fm. Corral Quemado	█		█	
Huayqueriense	Fm. Cerro Azul	Fm. Andalhualá	█			

ción de nuevos y más precisos trabajos de recolección en las unidades aquí tratadas.

Más allá de estas consideraciones, la información disponible actualmente permite arribar a las siguientes conclusiones (véase la tabla 4):

1. La especie más generalizada del género —*H. pattersoni*—, es, a su vez, la más antigua.
2. La especie más derivada —*H. dimartinoi*— es, a su vez, la de biocrón más reciente.
3. *H. inexpectata* y *H. parvula* muestran una distribución estratigráfica parcialmente común, la cual es, en términos cronológicos, intermedia entre aquella de las otras dos especies más «extremas» del cladograma.
4. *H. parvula* y *H. dimartinoi* son las únicas especies que se encuentran en asociación tanto geográfica como estratigráfica (Playa de Las Palomas, Mar del Plata, Fm. Chapadmalal), si bien la primera de ellas se registra, además, en unidades más antiguas.
5. *H. parvula* es la única especie registrada en la localidad de Paso Otero (río Quequén Salado).
6. *H. parvula* y *H. inexpectata* están asociadas geográfica aunque no estratigráficamente en la localidad de Cascada Grande (río Quequén Salado). Mientras la primera de ellas proviene —por lo

menos en el caso del único ejemplar claramente documentado, MLP 91-III-1-86- de los niveles basados de la Fm. Irene, el ejemplar MLP 91-III-1-57, referible a *H. inexpectata*, fue exhumado del sector cuspidal de dicha unidad.

7. Los materiales coleccionados en el área de Farola de Monte Hermoso no pueden ser asignados con precisión a ninguna de las dos unidades cronoestratigráficas reconocidas en dicha localidad, con excepción del ejemplar MMP 240-S, exhumado en niveles referibles a la «zona de *Trigodon gaudry*» (Montehermosense s.s.; véase Cione y Tonni, en prensa).

8. Finalmente, *H. pattersoni* es la única especie del género con registros provenientes tanto del centro como del noroeste de la Argentina. Su presencia exclusiva en sedimentos que representan el Piso/Edad Huayqueriense en la provincia de La Pampa y su registro para el lapso Huayqueriense-Montehermosense en la provincia de Catamarca, sugiere la existencia de condiciones biogeográficas diferentes entre ambas regiones, al menos desde el Plioceno. Varios elementos presentes en el agregado faunístico de la Fm. Corral Quemado indican, tentativamente, ambientes más típicamente tropicales y boscosos que los de la región pampeana para la misma época (véase Báez y Scillato-Yané, 1979; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990, para estos últi-

mos). Tal como ocurre en otras asociaciones faunísticas del Neógeno sudamericano (por ej. los mamíferos «Friasenses» de Colombia; Goin, 1995), en bajas latitudes suele verificarse la persistencia de taxones plesiomorfos.

En la tabla 4 se presenta, en forma tentativa, un esquema en donde se refieren las distintas unidades litoestratigráficas mencionadas en este trabajo y los biocrones propuestos para las cuatro especies de *Hyperdidelphys*, a un marco de los Pisos/Edades para el Cenozoico Superior de la Región Pampeana.

Conclusiones

La evolución Mio-Pliocena de los marsupiales sudamericanos se desarrolló en un contexto ambiental caracterizado por profundos cambios que contrastan con la situación relativamente más homogénea inferida para buena parte del Paleógeno. El establecimiento pleno de la corriente circumpolar antártica condicionó una clara zonación climática latitudinal en todo el continente ya desde el Mioceno (Pascual, 1984a, 1984b; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). A fines del Plioceno, el establecimiento del puente panameño interamericano dio origen a uno de los procesos de intercambio biótico más notables hasta ahora conocidos (Patterson y Pascual, 1968; Simpson, 1980; Stehli y Webb, 1985). La radiación inicial, desarrollo y posterior extinción de la mayor parte de los linajes de marsupiales neógenos sudamericanos estuvieron claramente marcados por estos sucesos.

La evolución de las especies de *Hyperdidelphys* ejemplifica una tendencia entre los didélfidos miopliocenos hacia la adquisición de hábitos alimentarios carnívoros y el reemplazo parcial por parte de estos taxones de las zonas adaptativas dejadas paulatinamente vacantes por otros marsupiales: los estrictamente carnívoros Sparassodonta. Esta tendencia ha oscurecido la taxonomía de los Didelphoidea como consecuencia de numerosas convergencias desarrolladas en las estructuras del aparato masticatorio en sus distintos linajes. En este trabajo se demuestra que varias especies previamente asignadas a *Hyperdidelphys* —como *Didelphis crucialis*, *Lutreolina biforata* n. comb. y *Thylophorops perplana* n. comb.— pueden referirse a otros géneros cuyos representantes también manifestaron tendencias adaptativas similares a las de *Hyperdidelphys*. Sin embargo, fueron las especies de este último género las que alcanzaron el mayor grado de especialización entre los didélfidos conocidos, en una magnitud sólo parangonable con la que ocurriría con los representantes de otra familia de Didelphoidea: los extintos Sparassocynidae. Con posterior-

idad al «Gran Intercambio Biótico Americano», desaparecen del registro todos los Didelphoidea más estrictamente carnívoros que evolucionaron durante el Neógeno. En la actualidad sólo han persistido formas de hábitos más típicamente insectívoros, frugívoros u omnívoros.

En el presente marco bioestratigráfico del Cono Sur Sudamericano, es difícil y tal vez prematuro precisar la significación de las especies de *Hyperdidelphys*. Queda claro, sin embargo, que la más primitiva del género —*H. pattersoni*— es a su vez la más antigua, mientras que la más especializada —*H. dimartinoi*— es una de las dos más modernas. Es de esperar que nuevos hallazgos con mayor precisión estratigráfica contribuyan a entender mejor el valor bioestratigráfico de sus especies.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a Adrián Ramos, José Bonaparte, Olga Vaccaro, Martha Piantanida, Elio Massoia, Jaime Powell, Rossana Duarte, Orlando Scaglia, Alejandro Dondas, Vicente Di Martino y Viviana Mársico por su colaboración y atenciones durante la revisión de las colecciones estudiadas. A Eduardo Tonni y a un revisor anónimo por la revisión del manuscrito original y a Maximiliano Lezcano por la confección de los dibujos que ilustran este trabajo.

Referencias

- Ameghino, F. (1888). *Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno Superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidos*, Ed. del autor, en 8.º, Buenos Aires, 21 págs.
- Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nac. Ciencias Córdoba*, 6, 1-1027 y Atlas, 98 láms.
- Ameghino, F. (1891). Sobre la supuesta presencia de creodontes en el Mioceno Superior de Monte Hermoso. *Rev. Arg. Hist. Nat.*, 1, 437.
- Ameghino, F. (1904). Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales Soc. Cient. Arg.*, 56, 57 y 58.
- Aplin, K. P. (1987). Basicranial anatomy of the early Miocene diprotodontian *Waynardia bassiana* (Marsupialia: Wynardidae) and its implications for wynardiid phylogeny and classification. En: M. Archer (ed.), *Possums and opossums: studies in evolution*. Vol. I, Surrey Beatty & Sons and The Royal Zool. Society of New South Wales, Sydney, 369-391.
- Archer, M. (1976). The basicranial region of marsupicarnívoros (Marsupialia), inter-relationships of carnivorous marsupials, and affinities of the insectivorous marsupial peramelids. *J. Linn. Soc. London*, 59, 217-322.
- Báez, A. M. y Scillato Yané, G. J. (1979). Late Cenozoic environmental changes in temperate Argentina. En: E. Duellman (ed.), *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*, Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Monograph 7, 141-156.

- Berman, D. W. y Montalvo, C. (1993). El primer Caenolestidae (Marsupialia) de edad Huayqueriense (Mioceno tardío). *V Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales*, resúmenes, Santa Rosa, 9-10.
- Bonaparte, J. F. (1960). La sucesión estratigráfica de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires). *Act. Geol. Lilloana*, 3, 273-287.
- Butler, R., Marshall, L. G., Drake, R. y Curtis, G. (1984). Magnetic polarity, stratigraphy and 40K-40AR dating of late Miocene and early Pliocene continental deposits, Catamarca province, NW Argentina. *J. Geol.*, 92, 623-636.
- Calmes, A. P. y Carballo, O. C. (1990). *Geología de la provincia de La Pampa, República Argentina*, Univ. Nacional de La Pampa, informe inédito, 40 págs.
- Campbell, K. E. y Tonni, E. P. (1980). A new genus of teraton from the Huayquerian of Argentina (Aves, Teratornithidae). *Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County*, 330, 59-68.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. (1995a). Chronostratigraphy and «land-mammal ages» in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the «Uquian» problem. *J. Paleont.*, 69, 135-159.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. (1995b). Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana*, 32, 369-374.
- Farris, J. S. (1988). *Hennig86*, Version 1.5, publicación del autor, Port Jefferson, Nueva York, 22 págs.
- Farris, J. S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5, 417-419.
- Fidalgo, F. y Tonni, E. P. (1982). Observaciones geológicas y paleontológicas en las «Barrancas de Monte Hermoso» (provincia de Buenos Aires). *III Congreso Geológico Argentino*, Resúmenes, Buenos Aires, 16.
- Fidalgo, F., Francesco, F. O. de y Colado, U. (1973). Geología superficial en las hojas Castelli, J. M. Cobo y Monasterio (Prov. de Buenos Aires). *V. Congr. Geol. Argent.*, actas, Buenos Aires, 4, 27-39.
- Fidalgo, F., Francesco, F. de y Pascual, R. (1975). Geología Superficial de la Llanura Bonaerense. *VI Congr. Geol. Argent.*, relatorio: Geología de la provincia de Buenos Aires, Bahía Blanca, 103-137.
- Gardner, A. L. (1973). The systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.*, 4, 81 págs.
- Gardner, A. L. (1993). Order Didelphimorphia. En: D. E. Wilson y D. A. M. Reeder (eds.), *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*, 2.^a ed., Smithsonian Inst. Press, Washington, 15-23.
- Goin, F. J. (1989). Late Cenozoic South American marsupial and placental carnivores: changes in predator-prey evolution. *5.º Int. Theriol. Congr.*, symp., Roma.
- Goin, F. J. (1991). *Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico tardío de la Región Pampeana*, tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Univ. Nacional de La Plata, 327 págs.
- Goin, F. J. (1995a). New clues for the understanding Neogene marsupial radiations in South America. En: R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, Smithsonian Institution Press, Washington D. C., 185-204.
- Goin, F. J. (1995b). Capítulo 7. Los Marsupiales. En: M. T. Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni (eds.), *Evolución climática y biológica de los últimos cinco millones de años en la Región Pampeana. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*, Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Madrid.
- Goin, F. J. y Pascual, R. (1987). News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (Late Tertiary of Argentina). *Anal. Acad. Nac. Cs. Ex. Fís. y Nat.*, 39, 219-246.
- Goin, F. J. y Montalvo, C. (1988). Revisión sistemática y reconocimiento de una nueva especie del género *Thylatheridium* Reig (Marsupialia, Didelphidae). *Ameghiniana*, 25, 161-167.
- Goin, F. J., Pardiñas, U. F. J. y Lezcano, M. J. (1994). Un nuevo resto del cenolestido *Pliolestes* Reig, 1944 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 31, 15-21.
- Kirsch, J. A. W., Bleiwreiss, R. E., Dickermann, A. W. y Reig, O. A. (1993). DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials. III. Relationships among species of *Didelphis* (Didelphidae). *J. Mammalian Evolution*, 1, 75-97.
- Kluge, A. y Farris, J. S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18, 1-32.
- Kraglievich, J. (1934). *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*, El Siglo Ilustrado, Montevideo, 136 págs.
- Kraglievich, J. L. (1952). El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar. Resumen Preliminar. *Rev. Mus. Mun. Cs. Nat. y Trad. Mar del Plata*, 1, 8-37.
- Linares, E., Llambías, J. E. y Latorre, C. O. (1980). Geología de la provincia de La Pampa, República Argentina y geocronología de sus rocas metamórficas y eruptivas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 35, 87-146.
- Llambías, A. (1975). *Geología de la provincia de La Pampa y su aspecto minero*, Dirección de Minas de la provincia de La Pampa, informe inédito.
- Mares, M. A. (1980). Convergent evolution among desert rodents: a global perspective. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 16, 5-51.
- Marshall, L. G. (1978). Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 117, 1-89.
- Marshall, L. G. (1982). Evolution of South American Marsupialia. En: M. Mares y H. H. Genoways (eds.), *Mammalian Biology in South America*, Spec. Publ. Pymatuning Lab. Ecology, Univ. Pittsburgh Press, Florida, 251-272.
- Marshall, L. G. y Patterson, B. (1981). Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca Province, Argentina. *Fieldiana Geol. n. ser.*, 9, 1-80.
- Marshall, L. G., Drake, R. E. y Curtiss, G. H. (1986). ⁴⁰K-⁴⁰ Ar calibration of Late Miocene-Pliocene Mammal-bearing Huayquerías and Tunuyán Formations, Mendoza Province, Argentina. *J. Paleontology*, 60, 448-457.
- McNab, B. K. (1986). The influence of food habits on the energetic of Eutherian mammals. *Ecological Monographs*, 56, 1-19.

- Montalvo, C. I. y Casadío, S. (1988). Presencia del género *Palaeoctodon* (Rodentia, Octodontidae) en el Huayqueriense (Mioceno tardío) de la provincia de La Pampa. *Ameghiniana*, 25, 111-114.
- Montalvo, C. I., Visconti, G. y Pugener, L. A. (1995). Los mamíferos de Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de la provincia de La Pampa. *XI Jornadas Argentinas de Paleontología Vertebrados*, Resúmenes, Tucumán, 32.
- Orgeira, M. J. (1990). Paleomagnetism of late Cenozoic fossiliferous sediments from Barranca de los Lobos (Buenos Aires Province, Argentina). The magnetic age of the South American land-mammal ages. *Physics Earth Planet. Int.*, 64, 121-132.
- Ortega Hinojosa, E. J. (1967). Descripción de los restos de un Scelidotheriinae (Edentata, Mylodontidae) de Edad Huayqueriense. Algunas consideraciones en torno a la filogenia de los Scelidotheriinae. *Ameghiniana*, 5, 109-120.
- Pascual, R. (1984a). La sucesión de las Edades-mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Actas Acad. Nac. Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 36, 15-37.
- Pascual, R. (1984b). Late Tertiary mammals of Southern South America as indicators of climatic deterioration. *Q. South Amer. and Antarct. Penins.*, 2, 1-30.
- Pascual, R. y Bocchino, A. (1963). Un nuevo Borhyaeniinae (Marsupialia) del Plioceno medio de Hidalgo (La Pampa). *Ameghiniana*, 3, 97-107.
- Pascual, R. y Bondesio, P. (1982). Un roedor Cardiatheriinae (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. (1973). Adiciones al conocimiento de *Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia, Caenolestidae) del Plioceno Superior de la Argentina. *Ameghiniana*, 10, 36-50.
- Pascual, R. y Ordreman Rivas, O. E. (1973). Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastroficos. *V Congreso Geológico Argentino*, actas, Buenos Aires, 3, 293-338.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. (1990). Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *J. Human Evolution*, 19, 23-60.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. y Tonni, E. P. (1965b). Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio Bonaerense. *An. Com. Investig. Científ. provincia de Buenos Aires*, 6, 165-193.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. y Tonni, E. P. (1966). Las edades del Cenozoico mamalífero de la provincia de Buenos Aires. Las edades caracterizadas por los mamíferos. En: A. Borrelo y R. Pascual (eds.), *Paleontografía Bonaerense. IV. Vertebrata*, Comis. Inv. Cient. CIC, Buenos Aires, 3-27.
- Pascual, R., Pisanó, J. y Ortega Hinojosa, E. J. (1965a). Un nuevo Octodontidae (Rodentia, Caviomorpha) de la Formación Epecuén (Plioceno medio) de Hidalgo (provincia de La Pampa). Consideraciones sobre los Ctenomyiinae Reig, 1958, y la morfología de sus molariformes. *Ameghiniana*, 4, 19-31.
- Patterson, B. (1937). Didelphines from the Pliocene of Argentina (Abstract). *Proc. Geol. Soc. America*, 379.
- Patterson, B. y Pascual, R. (1968). The fossil mammal fauna of South America. *Q. Rev. Biol.*, 43, 409-451.
- Ramonell, C. G., Tullio, J., Calmels, A. P. y Carballo, O. C. (1993). Provincia de La Pampa. En: M. Iriando (ed.), *El Holoceno en la Argentina. Volumen 2*, CADINQUA, Buenos Aires, 71-80.
- Reig, O. A. (1952). Descripción previa de nuevos ungulados y marsupiales fósiles del Plioceno y del Eocuario argentino. *Rev. Mus. Mun. Cs. Nat. y Trad. Mar del Plata*, 1, 119-129.
- 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. (1958a). Comunicación preliminar sobre nuevas especies del género *Thylatheridium* Reig (Mammalia, Didelphidae). *Neotrópica*, 4, 89-95.
- Reig, O. A. (1958b). Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. I. Lista faunística preliminar. *Acta Geol. Lilloana*, 2, 251-254.
- Reig, O. A. (1958c). Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. II. Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia (Marsupialia: Didelphidae, Borhyaeniidae). *Acta Geol. Lilloana*, 2, 255-283.
- Reig, O. A. (1981). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae*, Publ. Mus. Mun. Mar del Plata, 1, 1-162.
- Reig, O. A. y Simpson, G. G. (1972). *Sparassocynus* (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the late Cenozoic of Argentina. *J. Zool. London*, 167, 511-539.
- Reig, O. A., Kirsch, J. A. W. y Marshall, L. G. (1987). Systematic relationships of the living and Neocenoic American «Opossum-like» marsupials, with comments on the classification of this and of the Cretaceous and Paleogene New World and European Metatherians. En: M. Archer (ed.), *Possums and Opossums, Studies in Evolution*, Surrey Beatty & Sons and The Royal Zool. Soc. New South Wales, Sydney, 1-89.
- Riggs, E. S. y Patterson, B. (1939). Stratigraphy of late Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina), with notes on the faunas. *Physis*, 14, 143-162.
- Ringuelet, A. de (1953). Revisión de los Didélfidos fósiles argentinos. *Rev. Mus. Cs. Nat. La Plata, n. s.*, 265-308.
- Ringuelet, A. de (1966). Marsupialia. En: A. Borrelo y R. Pascual (eds.), *Paleontografía Bonaerense. IV. Vertebrata*, Comis. Inv. Cient. CIC, Buenos Aires, 46-59.
- Rovereto, C. (1914). Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anal. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, 25, 1-249.
- Ruocco, M. (1989). A paleomagnetic record of coastal continental deposits in Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72, 105-113.
- Rusconi, C. (1934). Algunos fósiles terciarios de la Gobernación de La Pampa argentina. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 35, 104-106.
- Simpson, G. G. (1970). The Argyrolagidae, extinct South American Marsupials. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 139, 1, 1-81.
- Simpson, G. G. (1972). Didelphidae from the Chapadmalal Formation in the Museo Municipal de Ciencias

- Naturales of Mar del Plata. *Publ. Mus. Mun. Cs. Nat. y Trad. Mar del Plata*, 2, 1-40.
- Simpson, G. G. (1974). Notes on the Didelphidae (Mammalia, Marsupialia) from the Huayquerian (Pliocene) of Argentina. *Amer. Mus. Novit.*, 2259, 1-15.
- Simpson, G. G. (1980). *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*, Yale Univ. Press, New Haven, 166 págs.
- Stehli, F. G. y Webb, S. D. (ed.) (1985). *The great American Biotic Interchange. Topics in Geobiology*, vol. 4, Plenum Press, Nueva York y Londres, 532 págs.
- Takahashi, F. (1974). Variação morfológica de incisivos em Didelfídeos (Marsupialia, Didelphinae). *An. Acad. Bras. Cienc.*, 46, 413-416.
- Tonni, E. P. (1993). Cenozoico superior. *Ameghiniana*, 30, 114.
- Tonni, E. P. y Fidalgo, F. (1978). Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-Reciente en la provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana*, 15, 235-253.
- Tonni, E. P. y Fidalgo, F. (1982). Geología y Paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el área de Punta Hermengo (Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina): aspectos paleoclimáticos. *Ameghiniana*, 19, 79-108.
- Tonni, E. P. y Laza, J. L. (1980). Las aves de la fauna local Paso de Otero (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. Su significación ecológica, climática y zoogeográfica. *Ameghiniana*, 17, 313-322.
- Tonni, E. P. y Quiroga, J. C. (1988). Estratigrafía mamíferiana para el Cenozoico continental de América del Sur. *Anais Congr. Bras. Paleont.*, Río de Janeiro, 215-220.
- Tonni, E. P., Prado, J. L., Menégaz, A. N. y Salemme, M. C. (1985). La Unidad Mamífero (Fauna) Lujanense. Proyección de la estratigrafía mammaliana al Cuaternario de la Región Pampeana. *Ameghiniana*, 22, 255-261.
- Tonni, E. P., Alberdi, M. T., Prado, J. L., Bargo, M. S. y Cione, A. L. (1992a). Changes of mammal assemblages in the Pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeography, Palaeogeography, Palaeoclimatology*, 95, 179-194.
- Tonni, E. P., Prado, J. L., Fidalgo, F. y Laza, J. L. (1992b). El Piso/Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. *III Jorn. Geol. Bonaerenses*, actas, La Plata, 113-118.
- Verzi, D. H., Vucetich, M. G. y Montalvo, C. I. (1991). Nuevos restos de *Xenodontomys simpsoni* Kraglievich y la sistemática de los más antiguos Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae). *Ameghiniana*, 28, 325-331.
- Verzi, D. H., Vucetich, M. G. y Montalvo, C. Y. (1993). Dos nuevos Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de La Pampa y consideraciones acerca de la historia de la subfamilia. *V Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales*, resúmenes, Santa Rosa, 50.
- Vignati, M. A. (1925). La geología de Monte Hermoso. *Physis*, 8, 126-127.
- Watrous, L. E. y Wheeler, Q. D. (1981). The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, 30, 1-16.
- Yrigoyen, M. R. (1994). Revisión estratigráfica del Neógeno de las Huayquerías de Mendoza septentrional, Argentina. *Ameghiniana*, 31, 125-138.
- Zárate, M. A. (1989). *Estratigrafía y geología del Cenozoico tardío aflorante en los acantilados marinos comprendidos entre Playa San Carlos y el arroyo Chapadmalal, Partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires*, tesis doctoral, Facultad de Cs. Nat. y Museo, Univ. Nac. La Plata, 221 págs.
- Zárate, M. A. y Fasano, J. L. (1989). The Plio-Pleistocene record of central eastern Pampas, Buenos Aires Province, Argentina: the Chapadmalal case study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72, 27-52.
- Zavala, C. y Navarro, E. (1993). Depósitos fluviales en la Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior-medio). Provincia de Buenos Aires. *XII Congr. Geol. Argent. y II Congr. Expl. Hidrocarb.*, actas, II, 236-244.
- Zetti, J. (1972a). *Los mamíferos fósiles de edad Huayqueriense (Plioceno medio) de la Región Pampeana*, tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Univ. Nacional de La Plata, 122 págs.
- Zetti, J. (1972b). Observaciones sobre los Pachyrukhiniae (Notoungulata) del Plioceno argentino. Importancia estratigráfica y paleozoogeográfica. *Publ. Mus. Mun. Cs. Nat. Mar del Plata*, 2, 41-51.

Recibido el 19 de febrero de 1996
Aceptado el 6 de septiembre de 1996