

LOS MARSUPIALES (MAMMALIA) DEL MIOCENO SUPERIOR DE LA FORMACION CERRO AZUL (PROVINCIA DE LA PAMPA, ARGENTINA)

F. J. Goin *, C. I. Montalvo ** y G. Visconti **

RESUMEN

Se describe la asociación de marsupiales sudamericanos fósiles de edad Huayqueriense (Mioceno tardío) más completa hasta ahora conocida. Los ejemplares fueron exhumados de varias localidades fosilíferas nuevas del centro y norte de la provincia de La Pampa (Argentina central), en sedimentos asignables a la Formación Cerro Azul: Bajo Giuliani, Quehué, Telén, El Guanaco y Laguna Chillhué. El conjunto de las sedimentitas loessoides analizadas en los diferentes afloramientos de esta formación indica la existencia de depósitos lacustres en la base, a los que suprayacen niveles eólicos, ambos con evidencias pedogenéticas. El análisis de estas sedimentitas en cada una de las localidades estudiadas, permitió correlacionarlas en un perfil integrado de la Formación Cerro Azul. Esta formación es correlacionable con la «Formación Epecuén», al menos en la localidad Salinas Grandes de Hidalgo y, probablemente, con los términos superiores de la Formación Arroyo Chasicó. Los marsupiales fósiles exhumados representan la casi totalidad de los grandes linajes (órdenes) de este grupo existentes en América del Sur durante el Neógeno. El didélfido marmosino *Zygolestes tatei* sp. nov. se distingue de la especie tipo del género por su tamaño algo mayor, el tercer premolar inferior no reducido y por la menor reducción del metacónido en el último molar inferior. Otro marmosino, *Thylamys pinei* sp. nov., se diferencia del resto de los Marmosini conocidos por la gran proximidad entre el paracónido y el metacónido en los molares inferiores y la gran anchura del talónido en el m4. Los marmosinos Monodelphini *Thylatheridium hudsoni* y *T. dolgopolae* están abundantemente representados en varias localidades de esta formación y su análisis confirma las estrechas afinidades existentes entre este género y *Monodelphis*. Unos pocos ejemplares permiten reconocer la presencia de los didélfidos *Hyperdidelphys pateri* y una especie indeterminada de *Lutreolina* en esta fauna. Un fragmento mandibular incluyendo parte del último molar, podría constituir el registro más antiguo de un Sparassocynidae para el centro de Argentina. Los Borhyaenidae y Thylacosmilidae (Sparassodontia) también están representados por unos pocos restos sumamente fragmentarios. *Pliolestes venetus* sp. nov. (Paucituberculata, Caenolestidae) se distingue de la especie tipo del género por su menor tamaño y el mayor desarrollo y menor desplazamiento del metacónido en el primer molar inferior. *Microtragulus rusconii* (Argirolagida, Argirolagidae) es generalizada con respecto a las otras especies del género por la menor reducción del talónido del m4, y mantiene más afinidades con *M. catamarcensis* que con *M. reigi*. *Hyperdidelphys*, *Lutreolina*, *Thylatheridium*, *Achlysictis* y, tal vez, *Microtragulus* constituyen géneros comunes con aquellos procedentes de los niveles superiores del Valle de Santa María y Puerta de Corral Quemado en la provincia de Catamarca (noroeste de Argentina). *Pliolestes* y *Zygolestes* constituyen por el contrario taxones exclusivos de la Formación Cerro Azul para el centro de Argentina durante la edad Huayqueriense. La asociación de marsupiales exhumada en la Formación Cerro Azul es la más abundante del Mioceno tardío de América del Sur. Su composición taxonómica confirma hipótesis previas sobre el importante recambio faunístico ocurrido en este continente como consecuencia de los cambios climático-ambientales que allí se produjeron a partir de mediados del Mioceno.

Palabras clave: Marsupiales, Mioceno Superior, La Pampa, Argentina

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

** Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de La Pampa, Uruguay 151. 6300 Santa Rosa, Argentina.

ABSTRACT

We describe the most complete South American marsupial association of Huayquerian Age (late Miocene). Specimens were recovered from several new localities of central and northern La Pampa province (central Argentina), at levels assignable to Cerro Azul Fm.: Bajo Giuliani, Quehué, Telén, El Guanaco, and Laguna Chillhué. Loessoid sediments studied from this formation are indicative of lacustrine deposits overlaid by eolian levels bearing evidences of pedogenesis. A study of these levels at each one of the new localities led to their correlation in an integrated profile of Cerro Azul Fm. This formation corresponds to «Epecuén Fm.», at least in Salinas Grandes de Hidalgo, and probably also to the upper levels of Arroyo Chasicó Fm. The studied marsupials are representative of almost all major lineages (orders) of South American Neogene marsupials. The marmosine didelphid *Zygolestes tatei* sp. nov. differs from the type species of the genus in its larger size, unreduced third lower premolar, and in the less reduction of the metaconid in the last lower molar. Another marmosine, *Thylamys pinei* sp. nov., differs from other Marmosini in the twinning of the para- and metaconid in the lower molars, and in the wider talonid of the m4. The Monodelphini marmosines *Thylatheridium hudsoni* y *T. dolgopola* are abundant in several localities of this formation; their study confirms close affinities between this genus and *Monodelphis*. The didelphines *Hyperdidelphys pattersoni* and an indeterminate species of *Lutreolina* are also represented by a few specimens. A mandibular fragment including part of the last molar may represent the oldest record of a Sparassocynidae in central Argentina. The Borhyaenidae and Thylacosmilidae (Sparassodonta) are also recorded by a few, fragmentary specimens. *Pliolestes venetus* sp. nov. (Paucituberculata, Caenolestidae) differs from the type species of the genus in its smaller size and in the larger, less displaced metaconid in the first lower molar. *Microtragulus rusconii* (Argirolagida, Argirolagidae) is generalized with respect to the other species of this genus in having a less reduced talonid in the m4, and shows closer affinities with *M. catamarcensis* than with *M. reigi*. *Hyperdidelphys*, *Lutreolina*, *Thylatheridium*, *Achlysictis*, and, probably, *Microtragulus*, are common taxa with those of the Valle de Santa María and Puerta de Corral Quemado, in Catamarca province (northwestern Argentina). On the contrary, *Pliolestes* and *Zygolestes* constitute exclusive taxa of Cerro Azul Fm. for central Argentina during the Huayquerian Age. The marsupial association recovered from levels of Cerro Azul Fm. is the most abundantly recorded from Upper Miocene levels in South America. Its taxonomic composition confirms previous hypotheses on the important faunal turnover that happened in this continent, as a consequence of the environmental changes occurred since the medial Miocene.

Key words: *Marsupials, Upper Miocene, La Pampa, Argentina*

Introducción

Los mamíferos continentales del Mioceno Superior del Cono Sur sudamericano son mayormente conocidos a través de los hallazgos realizados en varias localidades clásicas para la paleontología argentina (véase, e.g., Marshall *et al.*, 1983). Tres de ellas son particularmente relevantes: (1) las Huayquerías de San Carlos (departamento de San Carlos, provincia de Mendoza) en el oeste del país, (2) Salinas Grandes de Hidalgo (departamento Atrucó, provincia de La Pampa), sobre el borde occidental de la llanura pampeana y (3) algunas localidades de la provincia de Catamarca, en el noroeste argentino. Precisamente una de estas localidades, las Huayquerías de San Carlos, ha dado su nombre a la unidad biocronológica que distingue a la etapa terminal del período Mioceno: la Edad-mamífero Huayqueriense.

La localidad de Salinas Grandes de Hidalgo es uno, pero no el único, sitio fosilífero huayqueriense del centro de Argentina. Tanto en el oeste de la pro-

vincia de Buenos Aires como en el este y norte de la provincia de La Pampa se suceden afloramientos fosilíferos asignables al Mioceno Superior, litológicamente caracterizados por su aspecto loessoide, su escasa potencia y por la complicada historia nomenclatorial en torno a las unidades formacionales que allí se han descrito (véase más abajo). Particularmente complicada ha sido la correlación de formaciones que, más probablemente, resulten contemporáneas en un análisis comprensivo.

Los marsupiales que caracterizan a la Edad Huayqueriense constituyen, en su mayor parte, linajes correspondientes a una radiación neógena cuyos representantes más antiguos ya estaban presentes hacia el Mioceno temprano-medio (Goin, 1995; 1997a). Hasta hace pocos años, la mayor parte de los marsupiales exhumados en niveles de esta edad correspondían a formas carnívoras de mediano a gran tamaño (e.g. Hathliacynidae, Borhyaenidae, Thylacosmilidae) pertenecientes al Orden Sparassodonta. Es así que aún hoy resulta poco clara la interpretación de la historia evolutiva de muchos grupos

cuyos representantes son, o fueron, de tamaño pequeño a muy pequeño: didélfidos, cenoléstidos, argirolágidos.

En la última década se realizó un esfuerzo considerable en la prospección de afloramientos del Mioceno Superior en el centro de Argentina, específicamente en el centro y norte de la provincia de La Pampa. Como resultado de estos esfuerzos más de 8.000 restos de vertebrados continentales han sido exhumados en esta región, la mayor parte de los cuales proviene de localidades nuevas o poco conocidas para la paleontología. Si bien parte de este material ha sido dado a conocer en la literatura reciente (Goin y Montalvo, 1988; Montalvo y Casadío, 1988; Verzi, 1994; Verzi *et al.*, 1990; 1991; 1994; 1995; 1996; Montalvo *et al.*, 1995; 1996a y b; Esteban *et al.*, 1996; Goin *et al.*, 1997), muchos grupos aún son objeto de estudios actualmente en curso. En este trabajo se da a conocer la totalidad de los especímenes y taxones de marsupiales hasta ahora reconocidos para esta región, al tiempo que se discuten las implicancias estratigráficas y evolutivas de los distintos linajes. Particularmente interesante resulta el análisis de algunos grupos de marsupiales de pequeño tamaño, como los didélfidos, argirolágidos y cenoléstidos, poco o nada representados en otras localidades huayquerienses de América del Sur.

Contexto geográfico y estratigráfico

En este trabajo se describen marsupiales exhumados en afloramientos asignables a la Formación Cerro Azul (Linares *et al.*, 1980) procedentes de las siguientes localidades de la provincia de La Pampa (se mencionan entre paréntesis los respectivos departamentos): Bajo Giuliani (Capital), El Guanaco (Capital), Telén (Loventué), Quehué (Utracán), Laguna Chillhué (Guatraché) y Salinas Grandes de Hidalgo (Atreucó) (ver fig. 1). Se realiza un perfil esquemático de la Formación Cerro Azul (fig. 2) y un perfil detallado del afloramiento de la misma en Salinas Grandes de Hidalgo (fig. 3). Como se señala más abajo, las características de este último avalan su inclusión en la Formación Cerro Azul.

La gran similitud litológica y paleontológica existente en los afloramientos loessoides del centro de la Argentina —*i.e.*, los del este de la provincia de La Pampa con aquellos que afloran en el oeste de la provincia de Buenos Aires (fig. 1)— hizo que tradicionalmente se extrapolaran los resultados estratigráficos y paleontológicos efectuados en una u otra provincia. Un ejemplo de esto último lo constituyen las conclusiones de Pascual (1961) relativas a la continuidad, en la provincia de La Pampa, de los

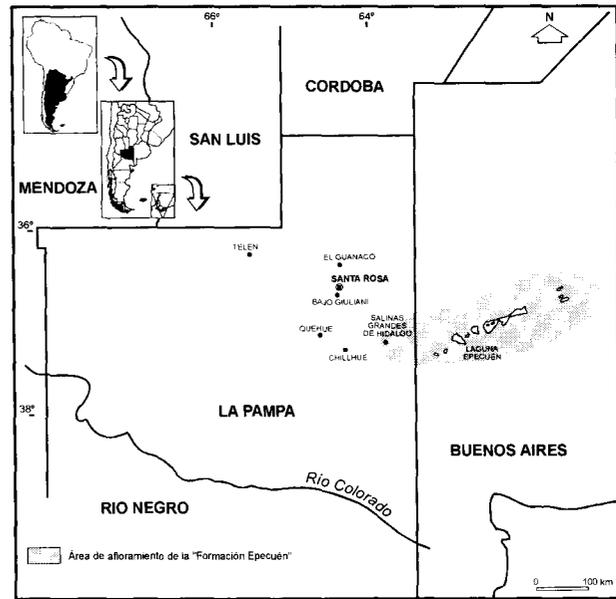


Fig. 1.—Mapa de Argentina central en donde se indican las localidades de la provincia de La Pampa portadoras de los fósiles estudiados en este trabajo. En punteado se señala el área de afloramiento de la «Formación Epecuén».

afloramientos asignables a la «Formación Epecuén» (nunca definida formalmente como tal; véase Zetti, 1967; 1972). Estos afloramientos aparecen, dentro de la provincia de Buenos Aires, hacia el oeste de las nacientes del arroyo Vallimanca, en el área de las lagunas Epecuén, del Venado y del Monte (o de Guaminí) (ver fig. 1). La fauna exhumada en esta unidad fue definida como más moderna que aquella de la Formación Arroyo Chasicó (de edad Chasicuense, Mioceno tardío) y referida a la Edad mamífero Huayqueriense (Mioceno más tardío). Así fue que el término «Formación Epecuén» se extendió a los niveles portadores de vertebrados fósiles que afloran en el este de la provincia de La Pampa, fundamentalmente los de Salinas Grandes de Hidalgo, en el departamento Atreucó (Pascual y Bocchino, 1963; Pascual *et al.*, 1965; Zetti, 1972; Campbell y Tonni, 1980; Laza, 1982; Tambussi, 1987). Desde un punto de vista litológico, los niveles hasta ahora asignados a la «Formación Epecuén» fueron considerados como una extensión hacia el norte de aquellos que afloran en el curso inferior del arroyo Chasicó, correspondientes precisamente a la Formación Arroyo Chasicó (Pascual y Bocchino, 1963; Fidalgo *et al.*, 1975). Fidalgo *et al.* (1975: 112) indicaron que al sur de la depresión de Laguna Chasicó y Salinas Chicas la Formación Arroyo Chasicó se encuentra «por debajo de la Formación Río Negro, separada por una neta discordancia», mientras que hacia el norte, «a los estratos

de la Formación Arroyo Chasicó le suceden insensiblemente los de la Formación Epecuén». En trabajos paleontológicos posteriores (Montalvo y Casadío, 1988; Goin y Montalvo, 1988; Verzi *et al.*, 1991; 1994; 1995; Verzi, 1994; Montalvo *et al.*, 1995; 1996a y b) se utilizó la denominación de Formación Cerro Azul para identificar los sedimentitas portadoras de vertebrados de varias localidades del este de La Pampa, si bien se planteó la necesidad de un análisis más exhaustivo de la misma (Calmels y Carballo, 1990; Ramonell *et al.*, 1993; Goin y Pardiñas, 1996). Recientemente Goin *et al.* (1997: 536) señalaban que «El análisis sedimentológico y estratigráfico sugiere que la Formación Cerro Azul y la "Formación Epecuén" (esta última, al menos en la localidad de Salinas de Hidalgo) son claramente correlacionables. Dado que la «Formación Epecuén» nunca fue definida formalmente como tal, se propone la asignación de estos niveles y los de Epecuén a la Fm. Cerro Azul». Estudios posteriores podrían demostrar la pertenencia a esta formación de todas las sedimentitas aflorantes en el oeste de la provincia de Buenos Aires, las cuales fueron previamente referidas a la «Formación Epecuén».

En la provincia de La Pampa se registra una situación similar entre las Formaciones Arroyo Chasicó y Cerro Azul. En la descripción de esta última, Linares *et al.* (1980) reconocieron la presencia de la Formación Arroyo Chasicó sólo en el departamento Caleu Caleu. Allí aparece separada de la Formación Cerro Azul por la Formación Río Negro, que de este modo define el techo de la primera y el piso de la segunda. En el resto de las localidades, donde no se registra la Formación Río Negro, no es posible diferenciar las Formaciones Arroyo Chasicó y Cerro Azul. De hecho, Calmels *et al.* (1996) correlacionaron esta última con los términos superiores de la Formación Arroyo Chasicó (*i.e.*, el Miembro Las Barrancas; Bondesio *et al.*, 1980), al menos en la localidad de Quehué. Se plantea aquí una situación de similitud litológica entre formaciones contiguas, si bien esta vez las faunas exhumadas muestran diferencias en su composición taxonómica (Montalvo *et al.*, 1996a). Estudios actualmente en curso por dos de nosotros (GV y CM) permitirán decidir si estas diferencias justifican o no la asignación de dichas sedimentitas a formaciones distintas.

Abreviaturas. GHUNLPam, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, provincia de La Pampa, Argentina. MLP, Departamento Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago; I1, I2, I3, I4, I5, C, P1, P2, P3, M1, M2, M3, M4, incisivos, canino, pre-

molares y molares superiores, respectivamente; i2, i3, i4, i5, c, p1, p2, p3, m1, m2, m3, m4, incisivos, canino, premolares y molares inferiores, respectivamente. StB, StD, cúspides estilares B y D, respectivamente. En la descripción de los colores de las sedimentitas estudiadas, se incluyen las unidades de la Tabla de Colores de la Geological Society of America (Goddard *et al.*, 1948). Las medidas dentarias tomadas en este trabajo incluyen, para cada pieza, el largo anteroposterior (L), y el ancho máximo (A) que, en el caso de los dientes inferiores, fue tomado a la altura del trigónido. Todas las medidas son en milímetros.

Geología

Formación Cerro Azul

La Formación Cerro Azul fue descrita originalmente en un informe inédito por Llambías (1975: 31) para designar a «...los limos arenosos pardo rosados a rojizos, sin estratificación interna o muy poco visible, con frecuentes clastos de arcilla rojiza del tamaño de una nuez, dispuestos horizontalmente. Presenta forma de erosión tipo loess con barrancas y cañadones abruptos. En la parte superior, los sedimentos están reemplazados por tosca...». Posteriormente Linares *et al.* (1980) transcribieron la información de la citada formación, describiéndola y mapeándola.

El análisis estratigráfico de las sedimentitas continentales de la Formación Cerro Azul permitió reconocer en la sucesión clástica tres asociaciones de facies sedimentarias (fig. 2). De base a techo son las siguientes:

Asociación de facies A: Alcanza hasta 8 m de espesor y está compuesta por rocas pelíticas y areniscas finas de color rojo pálido (10 R 6/2). En este conjunto se presentan arcillitas y limolitas en capas con laminación paralela con muy buena continuidad lateral. En algunas aparece laminación convoluta. En las capas de areniscas finas puede observarse laminación entrecruzada tabular planar, con óndulas simétricas sobreimpuestas que separan las superficies de los «sets». Son numerosas las evidencias de bioturbación (hormigueros, rizoconcreciones). Las capas de limolitas y arcillitas han sido generadas por decantación suspensiva en un medio ácuo (evidenciados por las laminaciones paralela y convoluta). Las capas de areniscas constituyen depósitos producidos por corrientes unidireccionales sobre las que hubo retrabajo de olas. Esto implica alternancia de condiciones tractivas subácuas seguidas de exposición subaérea. A todo el conjunto se lo interpreta como una acumulación en un ambiente lacustre somero, sobre el que posteriormente actuaron procesos pedogenéticos.

Asociación de facies B: Su espesor máximo es de unos 30 m. Está constituida por una sucesión de limolitas areno-arcillosas entre las que se intercalan areniscas limo-arcillosas tipo loess. Los principales atributos internos son la masividad y las abundantes concreciones calcáreas. A lo largo de los perfiles analizados se identificaron variaciones transicionales verticales, con capas que presentan estratificación difusa y distintos grados de calcetización. Las concreciones calcáreas son cilíndricas, huecas en algunos casos. También aparecen nódulos calcáreos. Hacia el techo ha sido posible identificar paleosuelos. Se la interpreta como una asociación propia de un sistema eólico sobre la cual actuaron procesos pedogenéticos y diagenéticos.

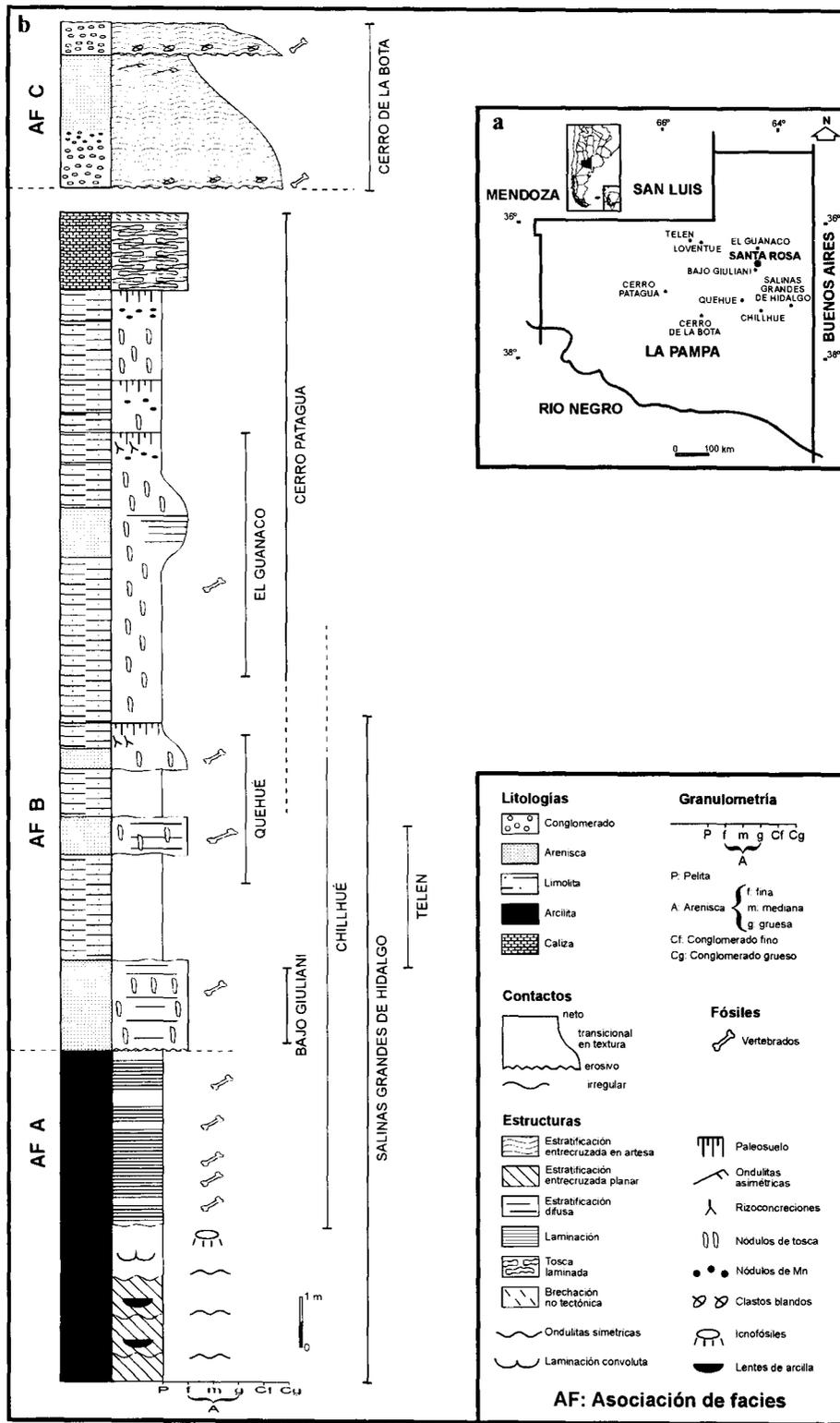


Fig. 2.—Perfil esquemático de la Formación Cerro Azul. En (a) se indican las localidades fosilíferas cuyos perfiles están incluidos en el perfil compuesto de la izquierda (b). Ni la localidad de Cerro de la Bota ni la de Cerro Patagua han aportado hasta el momento restos de marsupiales fósiles.

Tabla 1.—Comparación entre las unidades litoestratigráficas del centro y noroeste de Argentina mencionadas en el texto, con sus correspondientes edades-mamífero

| Provincia de Buenos Aires | Provincia de La Pampa | Provincia de Catamarca | Período | Edad-Mamífero |
|---------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------|-----------------|
| «Formación Epecuén» | Formación Cerro Azul | Formación Corral Quemado* | Plioceno | Montehermosense |
| | Formación Río Negro | Formación Andalhualá** | Mioceno más tardío | Huayqueriense |
| | Formación Arroyo Chasicó | | | ???????? |
| Formación Arroyo Chasicó | Formación Arroyo Chasicó | | Mioceno tardío | Chasiense |

* Niveles 20 y 21.

** Niveles XIX de Chiquimil, XVII de Loma Rica y XX de Arroyo de Yapes; perfiles de Stahlecker (Marshall y Patterson, 1981).

Asociación de facies C: Está constituida por conglomerados en la base, a los que suprayacen areniscas con estratificación entrecruzada en artesa que pasa a tabular planar, por encima de las cuales se depositaron sedimentos pelíticos. Estas sedimentitas corresponden a depósitos de un curso fluvial de escasa magnitud. El pasaje entre las facies de esta última asociación es transicional y granodecreciente. Si bien contiene abundante material fósil asignable a la Edad Huayqueriense, en este trabajo no se describe ningún resto proveniente de la misma.

El análisis de las facies permite inferir que el ciclo deposicional aflorante comenzó con depósitos lacustres que conforman la asociación A. Sobre ellos se ubican los estratos más potentes y de mayor distribución en la región correspondientes a la asociación B, consistentes en depósitos eólicos y numerosas evidencias pedogenéticas. Sobre éstos se depositaron posteriormente sedimentitas propias de cursos fluviales que constituyen la asociación de facies C.

Afloramiento de la Formación Cerro Azul en Salinas Grandes de Hidalgo

Las barrancas que bordean las Salinas Grandes de Hidalgo tienen una potencia máxima de 15 m. En este perfil se han identificado las asociaciones de facies A y B de la Formación Cerro Azul (fig. 3). De ambas asociaciones se ha exhumado fauna de Edad Huayqueriense (Mioceno tardío; véase la tabla 1). A continuación se describen e interpretan las facies que integran dicho perfil:

Asociación de facies A. Está constituida por las siguientes facies:

Facies A1: Arcillita de color rojo pálido (10 R 6/2), que presenta laminación fina, entre 2 a 5 mm, lateralmente continua. El contacto inferior está cubierto; el superior es neto y la geometría externa tabular. Estas facies representa el producto de la decantación del material fino en un medio áqueo de muy baja energía, evidenciado por la laminación fina y continua.

Facies A2: Limolita arenosa o arenisca limosa de color rojo pálido (10 R 6/2), con lentes de arcilla finamente laminadas. Las lentes tienen un desarrollo de hasta 1 m de longitud y 20 cm de espesor, con láminas que no superan los 20 mm. En general, estas láminas arcillosas se intercalan con otras más arenosas. Todas las lentes observadas tienen un diseño de cubeta, onduladas (¿deformación por licuefacción?), cóncavas hacia arriba, con sus lados más o menos rectos. Lateralmente alternan con capas más arenosas que presentan concreciones calcáreas cilíndricas, de hasta 25 cm de longitud, dispuestas verticalmente, con un diámetro que varía entre 3 y 5 cm, generalmente rellenas con el sedimento

circundante. El contacto superior es transicional y la geometría externa lenticular. Esta facies se depositó en un medio donde alternaban condiciones de decantación en superficies pequeñas (aparentemente charcos) con exposición subaérea de los sedimentos adyacentes.

Facies A3: Limolita arenosa color rojo pálido (10 R 6/2), masiva, con trazas asignadas a *Attaichnus kuenzelii* Laza, 1982. Estas trazas aparecen entre los 5 y 6 m desde la base del perfil. El contacto superior es transicional y la geometría externa irregular. A partir de la presencia de los hormigueros, se interpreta esta facies como resultado de la bioturbación de un depósito preexistente, probablemente un paleosuelo intraformacional (Laza, 1982).

Facies A4: Arenisca limosa color rojo pálido (10 R 6/2), con estratificación entrecruzada tabular planar, con «sets» de hasta 5 cm de espesor; las superficies de los mismos presentan óndulas simétricas de 2 cm de amplitud y 1 cm de altura. El contacto superior es neto y la geometría externa tabular. Esta facies se depositó por corrientes tractivas unidireccionales sobre las que actuaron movimientos oscilatorios alternados entre los sets. Representaría el depósito costero de un cuerpo áqueo.

Asociación de facies B. Está constituida por las siguientes facies:

Facies B1: Arenisca limosa color rosa anaranjado pálido (5 YR 7/2), masiva, a veces con estratificación paralela difusa. El contacto superior es transicional y la geometría externa tabular. Esta facies fue producida por acción eólica.

Facies B2: Limolita arenosa color rosa anaranjado pálido (5 YR 7/2), de aspecto pulverulento, con abundantes concreciones calcáreas. Se la interpreta como loess.

Facies B3: Limolita arenosa color rosa anaranjado pálido (5 YR 7/2), con textura en bloques subangulosos y rizoconcreciones. El contacto superior es neto y la geometría externa tabular. Representa un paleosuelo típico evidenciado por su textura, rizoconcreciones, geometría externa y contactos, el inferior transicional y el superior neto (Retallack, 1988).

La sucesión analizada está constituida por dos asociaciones de facies, de las cuales la A representa la acumulación en un ambiente lacustre somero, con facies de un sector un poco más profundo (facies A1) y otro de costa (facies A4). Se observan también facies que denotan períodos de desecación y exposición subaérea (facies A2), con desarrollo pedogenético posterior (facies A3). En la parte superior del perfil, la asociación de facies B está conformada por sedimentitas depositadas en un ambiente eólico (facies B1 y B2), con períodos de estabilidad climática que permitieron la formación de concreciones calcáreas (facies B2) y el desarrollo de un paleosuelo (facies B3).

Este afloramiento fue considerado como integrante de la Formación Epecuén y si bien en varios trabajos fueron descritos materiales procedentes de estos niveles, no se realizó la sedimentología detallada de los mismos (Pascual y Borchino, 1963; Pascual *et al.*, 1965; Zetti, 1972; Campbell y Tonni, 1980; Laza, 1982; Tambussi, 1987). Las características que presenta este afloramiento avalan su inclusión en la

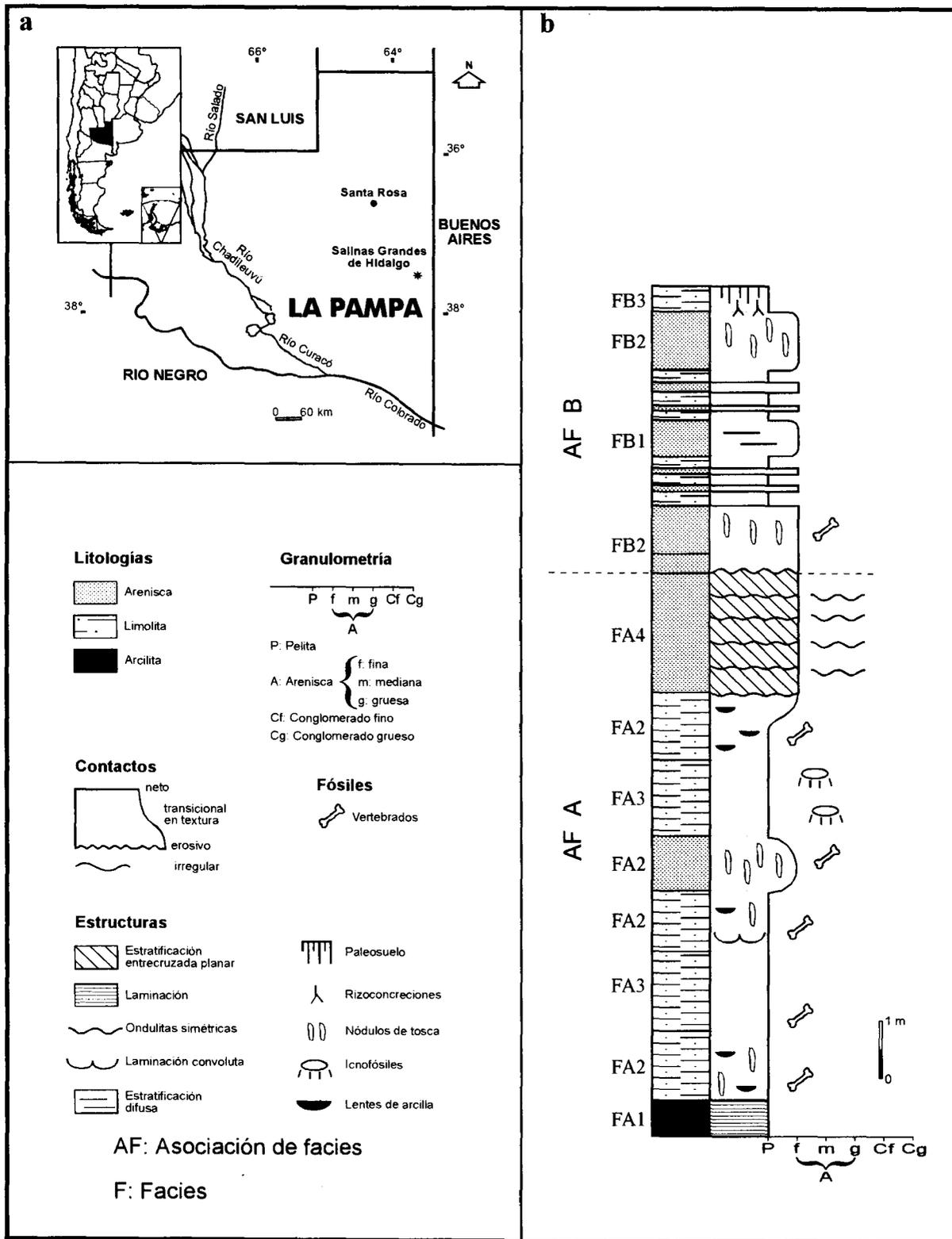


Fig. 3.—(a) Mapa de la provincia de La Pampa en el que se indica la localidad fosilífera de Salinas Grandes de Hidalgo (*). (b) Perfil esquemático de la Formación Cerro Azul en Salinas Grandes de Hidalgo.

Tabla 2.—Lista faunística de los vertebrados continentales hasta ahora exhumados en Salinas Grandes de Hidalgo, provincia de La Pampa

| Salinas Grandes de Hidalgo |
|--|
| Aves Linnaeus, 1758 |
| Falconiformes Seebohm, 1890 |
| Teratornithidae Miller, 1909 |
| <i>Argentavis magnificens</i> Campbell y Tonni, 1980 |
| Tinamiformes (Huxley, 1872) |
| <i>Eudromia</i> sp. |
| Mammalia Linnaeus, 1758 |
| Marsupialia (Illiger, 1811) |
| Sparassodonta (Ameghino, 1894) Aplin y Archer, 1987 |
| Bohyaenidae Ameghino, 1894 |
| <i>Borhyaenidium musteloides</i> Pascual y Bocchino, 1963 |
| Borhyaenidae indet. |
| Thylacosmilidae (Riggs, 1933) |
| <i>Achlysictis</i> cf. <i>A. leongi</i> |
| Didelphimorphia (Gill, 1872) Aplin y Archer, 1987 |
| Didelphidae Gray, 1821 |
| <i>Thylatheridium hudsoni</i> Goin y Montalvo, 1988 |
| <i>Thylatheridium dolgopola</i> Reig, 1958 |
| <i>Lutreolina</i> sp. |
| Carnívora Bowdich, 1821 |
| Procyonidae Bonaparte, 1850 |
| <i>Cyonastua brevirostris</i> (Moreno y Mercerat, 1891) |
| Notoungulata Roth, 1903 |
| Toxodontidae Gervais, 1847 |
| <i>Pisanodon nazari</i> (= <i>Palaeotoxodon nazari</i>) (Cabrera y Kraglievich, 1931) |
| Haplodontiinae indet. |
| Mesotheriidae Alston, 1876 |
| <i>Hemihegetotherium</i> sp. |
| <i>Paedotherium minor</i> (= <i>P. borreloi</i>) Cabrera, 1937 |
| <i>Pseudotyotherium carhuense</i> Cabrera, 1937 |
| Liptopterna, Ameghino, 1889 |
| Macraucheniiidae Gill, 1872 |
| <i>Promacrauchenia</i> sp. |
| Edentata Cuvier, 1793 |
| Mylodontidae Ameghino, 1889 |
| <i>Elassotherium altirostre</i> Cabrera, 1939 |
| Dasypodidae Bonaparte, 1838 |
| <i>Macrochorobates</i> sp. |
| <i>Doellotatus chapadmalensis</i> Bordas, 1933 |
| <i>Chorobates villosissimus</i> (Rovereto, 1914) |
| <i>Macroeuphractus</i> sp. |
| <i>Proeuphractus</i> sp. |
| Glyptodontidae Burmeister, 1879 |
| <i>Aspidocalyptus castroi</i> Cabrera, 1939 |
| <i>Hoplophractus tapinocephalus</i> Cabrera, 1939 |
| <i>Coscinocercus marcalaini</i> Cabrera, 1939 |
| <i>Coscinocercus brachyurus</i> Cabrera, 1939 |
| Rodentia Bowdich, 1821 |
| Caviidae Waterhouse, 1839 |
| <i>Orthomyctera</i> sp. |
| <i>Palaeocavia</i> sp. |
| <i>Cardiomya</i> sp. |
| Hydrochoeridae Gill, 1872 |
| Hydrochoeridae indet. |
| Chinchillidae Bennet, 1833 |
| <i>Lagostomus</i> (<i>Lagostomopsis</i>) sp. |
| Octodontidae Waterhouse, 1839 |
| <i>Phtoramys hidalguense</i> Pascual, Pisano y Ortega, 1965 |
| Echimyidae Miller y Gidley, 1918 |
| <i>Reigechimys octodontiformis</i> Verzi, Vucetich y Montalvo, 1994 |
| <i>Pampamys emmonsae</i> Verzi, Vucetich y Montalvo, 1995 |
| <i>Eumysops</i> ? |

Formación Cerro Azul. La asociación faunística exhumada de las barrancas de Salinas Grandes de Hidalgo prácticamente no se diferencia de aquella recuperada en afloramientos de esta formación en otras localidades. La tabla 2 muestra el listado faunístico elaborado en base a datos bibliográficos y materiales depositados en la colección de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa.

Sistemática

Supercohorta MARSUPIALIA (Illiger, 1811)
 Orden DIDELPHIMORPHIA (Gill, 1872) Aplin y Archer, 1987
 Superfamilia DIDELPHOIDEA Gray, 1821
 Familia DIDELPHIDAE Gray, 1821
 Subfamilia MARMOSINAE (Reig, 1981) Hershkovitz, 1992
 Tribu MARMOSINI Reig, 1981

Género *Zygolestes* Ameghino, 1898

Zygolestes tatei sp. nov.

Etimología: *tatei*, en homenaje a G. H. H. Tate, por sus contribuciones al conocimiento de los marmosinos sudamericanos.

Tipo: GHUNLPam 5310, fragmento mandibular derecho con las raíces del p1 y los p2-m4 completos (fig. 4 A-B), colectado por C. Montalvo el 24 de septiembre de 1993 en Bajo Giuliani.

Hipodigma: el tipo y GHUNLPam 8076 (fig. 5B), fragmento mandibular derecho con los m1-3 y las raíces del m4, coleccionado por C. Montalvo, G. Visconti, M. Cardonatto y L. Púgner el 31 de agosto de 1994 en Bajo Giuliani.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Bajo Giuliani, departamento Capital, provincia de La Pampa, Argentina. Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayque-riense).

Medidas: véase la tabla 3.

Diagnóstico: se diferencia de *Zygolestes paranensis* Ameghino, 1898 en los siguientes rasgos: tamaño algo mayor, p3 no reducido, m1-3 con los hipoconídeos más salientes labialmente y con los hipoconúlidos más desarrollados, m4 con el metacónido menos reducido.

Descripción: el holotipo ha conservado la totalidad de la rama horizontal mandibular entre el p1 y el m4. La misma consiste en un hueso bajo y de aspecto muy grácil. A juzgar por la extensión del área premolar, la misma debió haber sido relativamente alargada anteriormente. No se ha preservado el canino pero, según se aprecia en el extremo anterior de la mandíbula, éste debió haber sido pequeño y algo procumbente. Por debajo del límite p1-p2 se observa un gran foramen mentoniano anterior; por debajo de la raíz anterior del m1 aparece el foramen mentoniano posterior, mucho más reducido. Todos los premolares (incluyendo el p1, a juzgar por sus raíces) están bien desarrollados. Los p2-3 muestran un talónido desarrollado por detrás de la cúspide central. Si bien el p2 está desgastado en su ápice, este diente debió haber sido algo más bajo que el p3, cuya cúspide es subigual en altura a la del protocónido del m1. Los molares son de aspecto grácil con los trigónidos iguales en ancho y largo a los talónidos en los m2-3; en el m1 el trigónido está más comprimido labiolingualmente, mientras que en el m4 el talónido es estrecho y alargado. Los entocónidos de los m1-3 son más pequeños que aquellos de las especies vivientes de *Thylamys* y *Gracilinanus*, si bien recuerdan más a los de este último género en su desarrollo relativo; estas cúspides se ubican en un punto medio sobre la cara lingual del talónido, un rasgo distintivo de *Zygolestes*. En todos los molares inferiores, pero especialmente en los m2-3, los cúngulos anterobasales muestran un desarrollo notable. Los metacónidos están bien desarrollados en los m1-3, pero es muy reducido, casi vestigial, el correspondiente al m4.

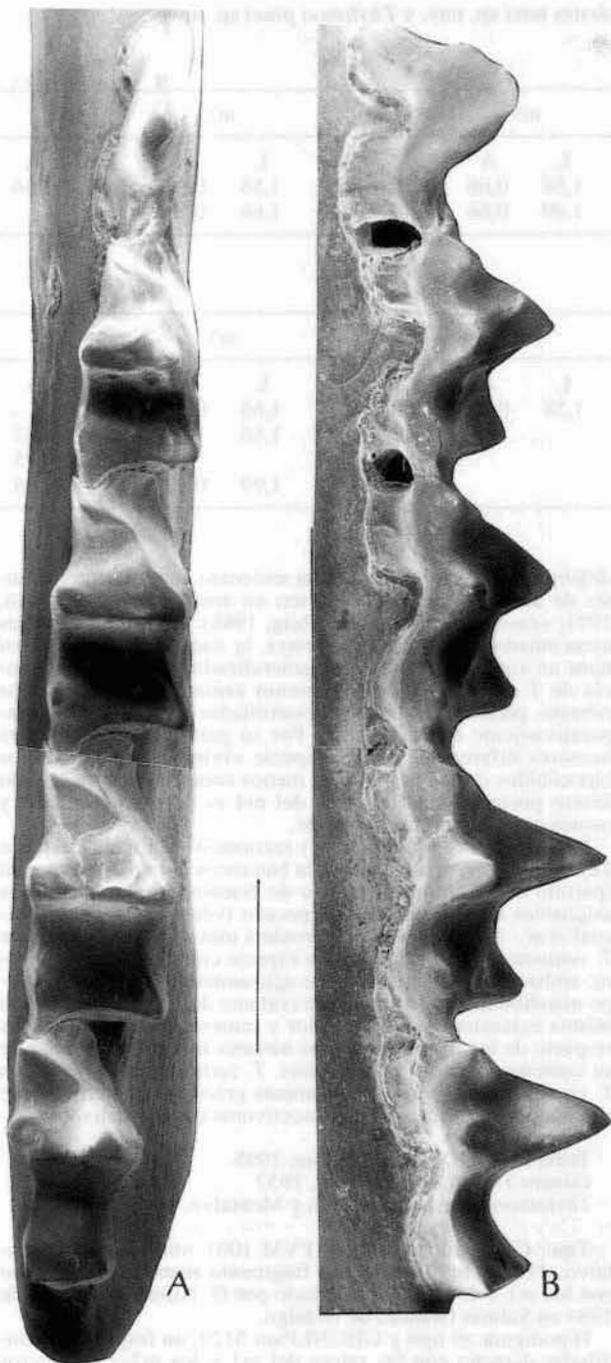


Fig. 4.—*Zygolestes tatei* sp. nov. GHUNLPam 5310, fragmento mandibular derecho con las raíces del p1 y los p2-m4 completos. A, vista oclusal; vista lingual. Escala: 1 mm.

El ejemplar GHUNLPam 8076 es casi idéntico al holotipo de esta especie, si bien muestra los entocónidos de los m1-3 algo más desarrollados y el cuerpo mandibular algo más alto y robusto.

Comentarios: *Zygolestes* es un peculiar marmosino sin representantes vivientes, conocido solamente a través de dos especies: *Z. paranensis* Ameghino, 1898, del «Mesopotamiense» (Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, y la nueva especie *Z. tatei*, claramente generalizada con respecto a la primera. Refiriéndose al holotipo de *Z. tatei*, recientemente Goin (1997b: 17-18) señalaba: «...es interesante el desarrollo de su p3, completamente normal, esto es no está reducido ni sus raíces se orientan paralelamente. El ejemplar es muy semejante en tamaño al holotipo de *Z. paranensis*, y se distingue de este último por diferencias menores, todas las cuales revelan su carácter más generalizado: el metacónido del m4 está claramente reducido pero aún presente, el paracónido del m1 no ocupa una posición tan mesial, el metacónido de este molar está algo más separado del protocónido y, como ya se señaló, el p3 no está reducido sino que sus dimensiones no difieren de aquéllas presentes en otros marmosinos. Este carácter más generalizado del ejemplar de La Pampa permite, además, especular sobre las probables afinidades de *Zygolestes*. La morfología del m4, por ejemplo, remite a la de las especies de *Gracilinanus*, en las que el talónido está poco reducido y el hipocónido está relativamente próximo al entocónido. Asimismo, los m1-4 muestran los paracónidos claramente separados de los metacónidos, tal como ocurre en *G. agilis*, a diferencia de las especies de *Thylamys*, por ejemplo, en donde se aprecia cierto «desplazamiento» anterior del metacónido, el que se ubica en consecuencia más próximo al paracónido».

Z. tatei comparte la mayoría de las sinapomorfías diagnósticas del género: entocónidos reducidos, hipocónidos puntiagudos y orientados hacia atrás, metacónido del m4 vestigial, foramen mentoniano anterior muy grande y cíngulos anterobasales muy desarrollados. A su vez, es una especie generalizada con respecto a la especie tipo del género: los hipocónidos son algo más salientes labialmente, los hipocónidos están más desarrollados, el metacónido del m4 es algo más visible y el p3 está bien desarrollado. Goin (1991 y 1997b) sugirió que el p3 vestigial del holotipo (y único ejemplar conocido) de *Z. paranensis* podría consistir en realidad en la persistencia heterocrónica del molar deciduo (dp3 de la literatura tradicional). Asimismo, señaló las mayores afinidades de *Zygolestes* con *Gracilinanus*, con al menos dos especies vivientes de distribución mesopotámica en el territorio argentino: «...los representantes de *Zygolestes* constituyen didélfidos marmosinos claramente asignables a la Tribu Marmosini, y cuyas mayores afinidades están con los representantes del género *Gracilinanus*. *Z. paranensis* muestra en algunos de sus rasgos diagnósticos la manifestación extrema de una tendencia que ya está insinuada en varias especies de *Gracilinanus*, como la especie viviente *G. agilis*. En todo caso, es la propia manifestación de estos rasgos lo que permite su diferenciación genérica de otros marmosini, pero no su inclusión en otra entidad taxonómica superior entre los marmosinos» (Goin, 1997b: 18). Los rasgos confrontados entre *Z. tatei* y otros marmosinos sudamericanos confirman estas afinidades inferidas.

Género *Thylamys* Gray, 1843

Thylamys pinei sp. nov.

Etimología: *pinei*, en homenaje a Ronald Pine, por sus contribuciones al conocimiento de los didélfidos vivientes de América del Sur.

Tipo: GHUNLPam 2404 (fig. 5A), un fragmento mandibular derecho con los p3-m3 completos aunque gastados, coleccionado por C. Montalvo el 23 de diciembre de 1992 en Bajo Giuliani.

Hipodigma: el tipo y los ejemplares GHUNLPam 9075, un fragmento mandibular derecho con el talónido del m1 y los m2-4 completos, aunque muy gastados, coleccionado por C. Montalvo, L. Púgener y M. Pires el 4 de septiembre de 1995; GHUNLPam 8077, un fragmento mandibular izquierdo con el m4 completo, coleccionado por C. Montalvo, G. Visconti, M. Cardonatto y L. Púgener el 31 de agosto de 1994; GHUNLPam

Tabla 3.—Medidas dentarias inferiores de *Zygolestes tatei* sp. nov. y *Thylamys pinei* sp. nov*Zygolestes tatei*

| | p2-m4 | m1-3 | p2 | | p3 | | m1 | | m2 | | m3 | | m4 | |
|---------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Ejemplar | | | L | A | L | A | L | A | L | A | L | A | L | A |
| GHUNLPam 5310 | 11,62 | 4,73 | 1,24 | 0,41 | 0,99 | 0,41 | 1,58 | 0,66 | 1,58 | 0,83 | 1,58 | 0,91 | 1,49 | 0,66 |
| GHUNLPam 8076 | | 4,40 | | | | | 1,49 | 0,66 | 1,49 | 0,83 | 1,66 | 0,75 | | |

Thylamys pinei

| | p3-m3 | m2-3 | m2-4 | m3-4 | p3 | | m1 | | m2 | | m3 | | m4 | |
|---------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Ejemplar | | | | | L | A | L | A | L | A | L | A | L | A |
| GHUNLPam 2404 | 5,89 | 1,66 | | | 1,16 | 0,58 | 1,58 | 0,66 | 1,66 | 0,83 | 1,66 | 0,83 | | |
| GHUNLPam 9075 | | 2,74 | 4,65 | 3,32 | | | | | 1,49 | 0,99 | 1,66 | 1,08 | 1,74 | 0,83 |
| GHUNLPam 8077 | | | | | | | | | | | | | 1,66 | 0,75 |
| GHUNLPam 2222 | | | | 3,40 | | | | | | | 1,99 | 0,99 | 1,74 | 0,66 |

2222, un fragmento mandibular derecho con las raíces del m2 y los m3-4 completos (fig. 5 C-D), coleccionado por C. Montalvo el 12 de noviembre de 1991, todos estos ejemplares proceden de Bajo Giuliani y GHUNLPam 14429, un fragmento mandibular izquierdo con el talónido del m3 y el m4 incompleto, coleccionado por G. Visconti y M. Cardonatto el 25 de noviembre de 1997 en Laguna Chillhué.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Bajo Giuliani, departamento Capital y Laguna Chillhué, departamento Guatraché, provincia de La Pampa, Argentina, Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Medidas: véase la tabla 3.

Diagnosis: se diferencia del resto de las especies del género por la siguiente combinación de caracteres: molares inferiores con el paracónido y el metacónido muy próximos entre sí, hipoconúlidos cortos excepto en el m4, entocónidos bien desarrollados sobre todo en el m1, talónido del m4 comparativamente muy ancho y con el entocónido y el hipoconúlido bien desarrollados y separados entre sí.

Descripción: de los cinco ejemplares asignados a esta especie sólo se ha preservado el último premolar en el holotipo. Este diente es unicuspidado y algo más alto que el m1. Los rasgos más salientes de los molares son: trigónidos bien desarrollados y robustos, subiguales en largo a los talónidos, entocónidos bien desarrollados y ubicados sobre la esquina posterolingual del talónido, hipoconúlido pequeño e hipoconúlidos robustos y apenas más salientes labialmente que el trigónido. Excepto en el m1, en los restantes molares el paracónido y el metacónido se ubican progresivamente más próximos entre sí. Sobre la cara labial de los m1-4 se aprecia un pequeño cingulo entre el hipoconúlido y el protocónido que corre a la altura de la base de la corona y aumenta en ancho y largo del m1 al m4. El m4 muestra su talónido bien desarrollado, con el hipoconúlido bien saliente hacia atrás y el entocónido algo menos desarrollado que en los m1-3; el hipoconúlido está mucho menos desarrollado que en los m1-3 y es menos saliente labialmente que en estos dientes.

Comentarios: de todos los marmosinos huayquerienses conocidos hasta ahora, *T. pinei* —junto con la especie montehermosense *T. contrerasi* (Mones, 1980)— es la forma morfológicamente más próxima a los más típicos representantes del «grupo *elegans*» (Tate, 1933), como la especie tipo del género *T. elegans*. Tanto en *T. pinei*, como en *T. contrerasi* y en *T. elegans* se aprecia un mayor desarrollo de las crestas cortantes, la presencia de trigónidos de aspecto robusto y un relativo acortamiento de los talónidos. La manifestación extrema de esta tendencia es claramente visible en los representantes de *Lesto-*

delphys, motivo por el cual se ha sostenido que los representantes de ambos géneros comparten un ancestro común (Goin, 1991; véase también Barros y Reig, 1988). De las tres especies mencionadas del género *Thylamys*, la nueva especie *T. pinei* tiene un aspecto relativamente generalizado. *T. pinei* se diferencia de *T. contrerasi* por su menor tamaño, aspecto menos robusto, paracristidas menos desarrolladas y entocónidos comparativamente más pequeños. Por su parte, *T. pinei* muestra menores diferencias con la especie viviente *T. elegans*: los hipoconúlidos de los m1-3 están menos comprimidos en sentido ántero posterior y el talónido del m4 es más generalizado y menos comprimido lingualmente.

Recientemente Goin (1997c) reconoció a la nueva especie *Thylamys zettii*, procedente de la barranca del arroyo Guaminí (partido de Guaminí, provincia de Buenos Aires), en niveles asignables a la «Formación» Epecuén (véase Zetti, 1967; Pascual *et al.*, 1966). *T. zettii* se aproxima más a la especie viviente *T. venustus* que a cualquier otra especie conocida de este género: ambas comparten un notable aguzamiento anterior del cuerpo mandibular, un aspecto poco cortante de los premolares y la misma extensión ántero posterior y transversa de los talónidos respecto de los trigónidos en los molares inferiores. A pesar de su contemporaneidad con *T. pinei*, *T. zettii* muestra, junto con *T. venustus*, un aspecto relativamente grácil que se corresponde con hábitos alimentarios más insectívoros que animalívoros.

Tribu MONODELPHINI Goin, 1995

Género *Thylatheridium* Reig, 1952

Thylatheridium hudsoni Goin y Montalvo, 1988

Tipo: GHUNLPam 300 (ex PVM 1001; véase Goin y Montalvo, 1988 y más abajo), un fragmento mandibular derecho con los m1-4 completos, colectado por G. Alfonso en mayo de 1984 en Salinas Grandes de Hidalgo.

Hipodigma: el tipo y GHUNLPam 5129, un fragmento mandibular derecho con las raíces del m1 y los m2-3 completos aunque gastados, colectado por C. Montalvo y L. Púgener el 9 de julio de 1993; GHUNLPam 2195, un fragmento mandibular izquierdo con las raíces de los p2-3, los m1-3 completos y un fragmento del trigónido del m4, colectado por C. Montalvo el 7 de noviembre de 1991; GHUNLPam 8548, un fragmento mandibular derecho con el m4 casi completo, colectado por G. Vucetich, D. Verzi, C. Deschamps, C. Montalvo, L. Púgener, G. Visconti y M. Cardonatto el 30 de marzo de 1995; GHUNLPam 2314, un fragmento mandibular izquierdo con el p1 gastado, raíces del p2, el p3 completo, raíces de los m1-2 y el m3 completo, colectado por C. Montalvo el 24 de marzo de 1992, todos estos ejemplares proceden de Bajo Giuliani y GHUNLP-

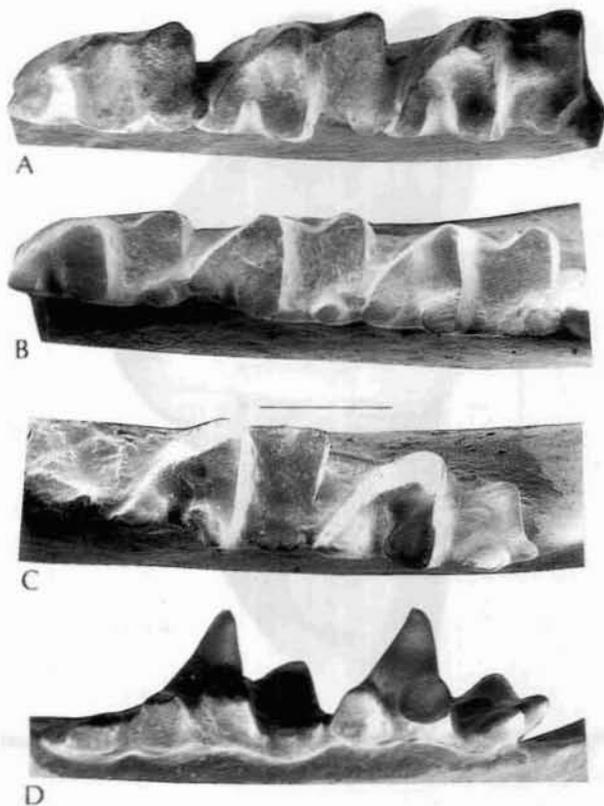


Fig. 5.—*Thylamys pinei* sp. nov. y *Zygolestes tatei* sp. nov. A, GHUNLPam 2404, un fragmento mandibular derecho con los p3-m3 (*T. pinei*); B, GHUNLPam 8076, fragmento mandibular derecho con los m1-3 y las raíces del m4 (*Z. tatei*); C-D, GHUNLPam 2222, un fragmento mandibular derecho con las raíces del m2 y los m3-4 completos en vista oclusal (C) y lingual (D) (*T. pinei*). Escala: 1 mm.

Pam 312, un fragmento mandibular izquierdo con las raíces del p2, los p3-m2 completos y la raíz anterior del m3 (fig. 6 B-C), colectado por S. Casadío el 2 de septiembre de 1988 en Laguna Chillhué (véase también Goin y Montalvo, 1988: 167).

Material referido: GHUNLPam 8102, un fragmento mandibular derecho con los alvéolos y raíces de los m2-4, colectado por C. Montalvo, L. Púgener, G. Visconti y M. Cardonatto el 5 de septiembre de 1994 y GHUNLPam 9110, un fragmento mandibular izquierdo con el m4 parcialmente conservado, colectado por C. Montalvo, L. Púgener, G. Visconti y M. Cardonatto el 2 de febrero de 1995, ambos ejemplares proceden de Telén.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Bajo Giuliani, departamento Capital; Laguna Chillhué, departamento Guatraché; Telén, departamento Loventué y Salinas Grandes de Hidalgo, departamento Atrreucó, provincia de La Pampa, Argentina, Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Medidas: véase la tabla 4.

Diagnosis enmendada (cf. Goin y Montalvo, 1988: 164): tamaño muy similar al de *T. cristatum* e intermedio entre el de *T. pascuali* y *T. dolgopola*; cuerpo mandibular comparativamente más alto que el de *T. pascuali* y *T. cristatum*, y sin una convexidad notoria en su cara labial como en *T. dolgopola*; p3 corto, con su talón posterior menos desarrollado que en *T. dolgopola*; los molares inferiores se diferencian de los de *T. cristatum* y *T. pascuali* en el menor desarrollo del cíngulo anterola-

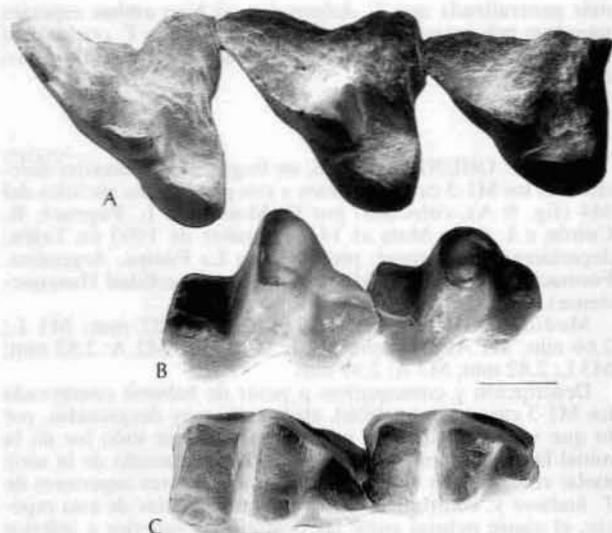


Fig. 6.—*Thylatheridium ?hudsoni*. A, GHUNLPam 9916, un fragmento de maxilar derecho con los M1-3 casi completos; B-C, *Thylatheridium hudsoni* Goin y Montalvo, 1988: GHUNLPam 312, m1-m2 izquierdos completos; B, vista lingual; C, vista oclusal. Escala: 1 mm.

bial, la mayor proximidad entre proto y metaconídeo, en el aspecto más redondeado del vértice posterolabial del protocónido, y en el mayor ancho relativo del talónido del m4; se diferencia de *T. dolgopola* en el menor desarrollo del cíngulo anterobasal en los m1-4, en el mayor ancho relativo del talónido del m4, en el menor desarrollo relativo de los hipoconúlidos, especialmente el del m3, y en la altura subigual del entocónido e hipoconídeo en los m1-3.

Comentarios: el número de colección original del tipo de *T. hudsoni* fue PVM 1001, tal como consta en el trabajo de Goin y Montalvo (1988: 162). Con posterioridad al mismo la colección paleontológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa (GHUNLPam) fue recatalogada parcialmente, por lo que el número de colección de este ejemplar es GHUNLPam 300.

La descripción original de *Thylatheridium hudsoni* se basó en un solo ejemplar, el tipo. En la última década, nuevos hallazgos realizados en niveles huayquerienses de distintos departamentos de la provincia de La Pampa han permitido el reconocimiento de nuevos ejemplares adicionales asignables a esta especie. El examen de los nuevos restos confirma la validez de la especie, al tiempo que permite ampliar sus rasgos diagnósticos (véase más arriba). El ejemplar GHUNLPam 2314, por ejemplo, ha preservado su p3, lo que permite constatar sus diferencias con *T. dolgopola*: en *T. hudsoni* este diente es más corto, está orientado más paralelamente al eje dentario, y tiene un cíngulo posterior menos desarrollado. Los nuevos ejemplares GHUNLPam 5129, 2195 y 2314, si bien son estructuralmente idénticos al tipo y al ejemplar GHUNLPam 312 de *T. hudsoni*, presentan la dentición inferior menos desgastada, lo que permite constatar una diferencia adicional a las ya señaladas en la diagnosis original entre esta especie y *T. dolgopola*. En la primera, el talónido de los m1-3 está enmarcado labial y lingualmente por un hipoconídeo y un entocónido subiguales en altura, y posteriormente por un hipoconúlido moderadamente desarrollado. En *T. dolgopola*, por el contrario, el talónido de los m1-3 muestra un plano oblicuo hacia la cara lingual, con el entocónido relativamente reducido y más bajo que el hipoconídeo, y los hipoconúlidos, sobre todo los del m3, comparativamente mucho más grandes. Por estos rasgos *T. hudsoni* es algo

más generalizada que *T. dolgopola*, si bien ambas especies muestran más rasgos en común entre sí que con *T. cristatum* o *T. pascuali* (véanse también los comentarios sobre *T. dolgopola*, más abajo).

T. ?hudsoni

Material: GHUNLPam 9916, un fragmento de maxilar derecho con los M1-3 casi completos y con parte de los alvéolos del M4 (fig. 6 A), colectado por C. Montalvo, L. Púgener, R. Catrón e I. de la Mata el 14 de octubre de 1995 en Telén, departamento Loventué, provincia de La Pampa, Argentina. Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Medidas: GHUNLPam 9916, M1-3: 8,22 mm; M1 L: 2,66 mm; M1 A: 2,41 mm; M2 L: 2,99 mm; M2 A: 2,82 mm; M3 L: 2,82 mm; M3 A: 2,99 mm.

Descripción y comentarios: a pesar de haberse conservado los M1-3 casi en su totalidad, estos están muy desgastados, por lo que varios detalles de su estructura, sobre todo los de la mitad labial, son imposibles de apreciar. El tamaño de la serie molar coincide con el esperable para los molares superiores de *T. hudsoni* y, confrontado con varias mandíbulas de esta especie, el ajuste oclusal entre las denticiones superior e inferior sugiere su pertenencia a la misma. Por otra parte, su confrontación con los dientes superiores del ejemplar GHUNLPam 5119 —aquí asignado a *T. dolgopola*; véase más abajo— muestra varias diferencias. De confirmarse su pertenencia a *T. hudsoni*, éste sería el único ejemplar conocido para esta especie que conserva parte de la dentición superior.

El patrón presente en los M1-3 de este ejemplar es muy similar al conocido para otra especie del género, *T. cristatum*, difiriendo de este último en su menor tamaño y en la mayor profundidad del ectoflexo en el M3. En todos los molares la preparacrista conecta al paracono con la StB. El protocono se adelgaza del M1 al M3, por lo que su vértice lingual es menos redondeado —más «filoso»— en este último diente. En los M2-3 se aprecia un pequeño metacono; el paracónulo, aparentemente más grande que el metacono, puede apreciarse sólo en el M3. Las postmetacristas están bien desarrolladas y aumentan en longitud del M1 al M3. Si bien el área estilar de estos dientes está deteriorada, puede advertirse que la StD es en todos ellos vestigial. Los metaconos son mucho más altos que los paraconos, y ambas cúspides están próximas entre sí. El diámetro transversal de los dientes aumenta claramente hacia atrás, no así el diámetro anteroposterior. En vista lateral puede apreciarse que la sutura maxilo-yugal es relativamente paralela al plano dentario a la altura de los M2-3; por delante, la sutura describe una trayectoria curva hacia arriba. Se ha preservado un pequeño fragmento del paladar en las adyacencias de los M1-3. No se advierte límite alguno de fenestras maxilares o palatinas.

Thylatheridium dolgopola Reig, 1958

Tipo: FMNH P 14469, un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos del p1, p2 completo, p3 en proceso de erupción y m1-3 completos; colectado por la expedición Field en el valle de Santa María, Andalgalá, provincia de Catamarca; Formación Andalgalá, nivel XX del perfil de Stahlecker (véase Riggs y Patterson, 1939, fig. 1; Marshall y Patterson, 1981), Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Material referido: MLP 86-VII-10-1, un fragmento mandibular derecho con el p2, m1 y m3-4 completos, coleccionado por J. San Cristóbal en 1986 en los alrededores de Santa Rosa (El Guanaco); GHUNLPam 8629, un fragmento mandibular derecho con los m1-4 parcialmente conservados, coleccionado por G. Vucetich, D. Verzi, C. Deschamps, C. Montalvo, L. Púgener, M. Cardonatto y G. Visconti el 3 de marzo de 1995 en Quehué; GHUNLPam 9683, varios restos craneanos y mandibulares muy fragmentarios, incluyendo un m4 derecho aislado (fig. 7) y un fragmento mandibular derecho con los p3-m1 completos, coleccionado por C. Montalvo, M. Pires y M. Cardonatto el 22 de febrero de 1996 en Quehué; GHUNLPam 302,

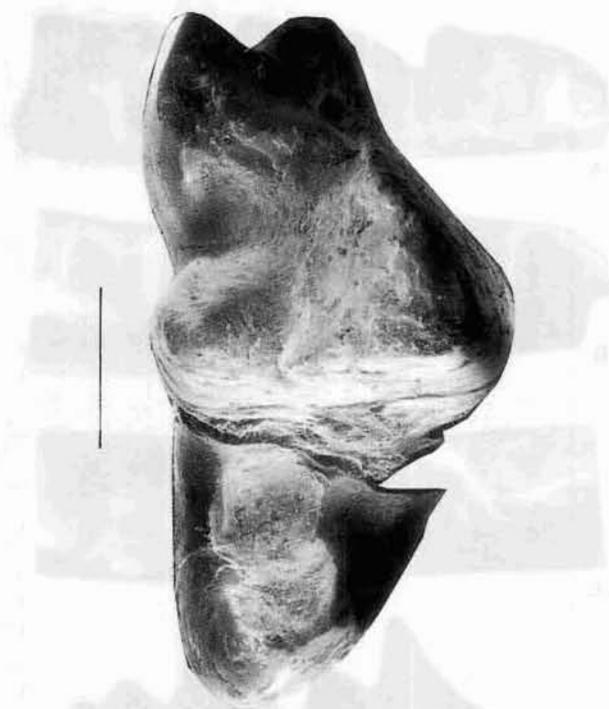


Fig. 7.—*Thylatheridium dolgopola* Reig, 1958. GHUNLPam 9683, un m4 derecho aislado casi completo. Escala: 1 mm.

un fragmento mandibular izquierdo con el p1 incompleto, las raíces de los p2-3, el m1 roto en su tercio anterior y las raíces y algunos fragmentos de la corona del m2, colectado por C. Montalvo en mayo de 1984 en Salinas Grandes de Hidalgo; GHUNLPam 301, un fragmento mandibular izquierdo con parte del trigónido del m4, colectado por C. Montalvo en mayo de 1984 en Salinas Grandes de Hidalgo; GHUNLPam 14368, un fragmento mandibular derecho con los p2-m2 completos, colectado por C. Montalvo el 21 de octubre de 1997 en Quehué; GHUNLPam 14470, un fragmento mandibular derecho con la raíz posterior del p3 y el m1 completo, colectado por C. Montalvo, G. Visconti, A. Parras y R. Melchor el 12 de febrero de 1998 en Telén; GHUNLPam 5119, un cráneo casi completo partido a la altura de la constricción interorbital, e incluyendo casi toda la dentición superior e inferior (fig. 8 A-B), coleccionado por C. Montalvo en mayo de 1991 en Laguna Chillhué.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Andalgalá, provincia de Catamarca, y El Guanaco departamento Capital; Salinas Grandes de Hidalgo, departamento Atreucó; Quehué, departamento Utracán; Telén, departamento Loventué y Laguna Chillhué, departamento Guatraché, provincia de La Pampa, Argentina. Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Medidas: véase la tabla 4.

Diagnosis: véase Reig (1958a) y la diagnosis y comentarios de *T. hudsoni* en este trabajo.

Descripción y comentarios: el análisis de los materiales referidos a esta especie confirma las diferencias diagnósticas expresadas originalmente por Goin y Montalvo (1988). En el ejemplar GHUNLPam 9683, referido a *T. dolgopola*, del que se han preservado restos mandibulares y maxilares aislados y fragmentarios, puede apreciarse una porción de rama mandibular derecha con los p3-m1 casi completos. Es interesante constatar que el p3 está implantado apenas oblicuamente con respecto al eje dentario, mucho menos que en otros ejemplares de

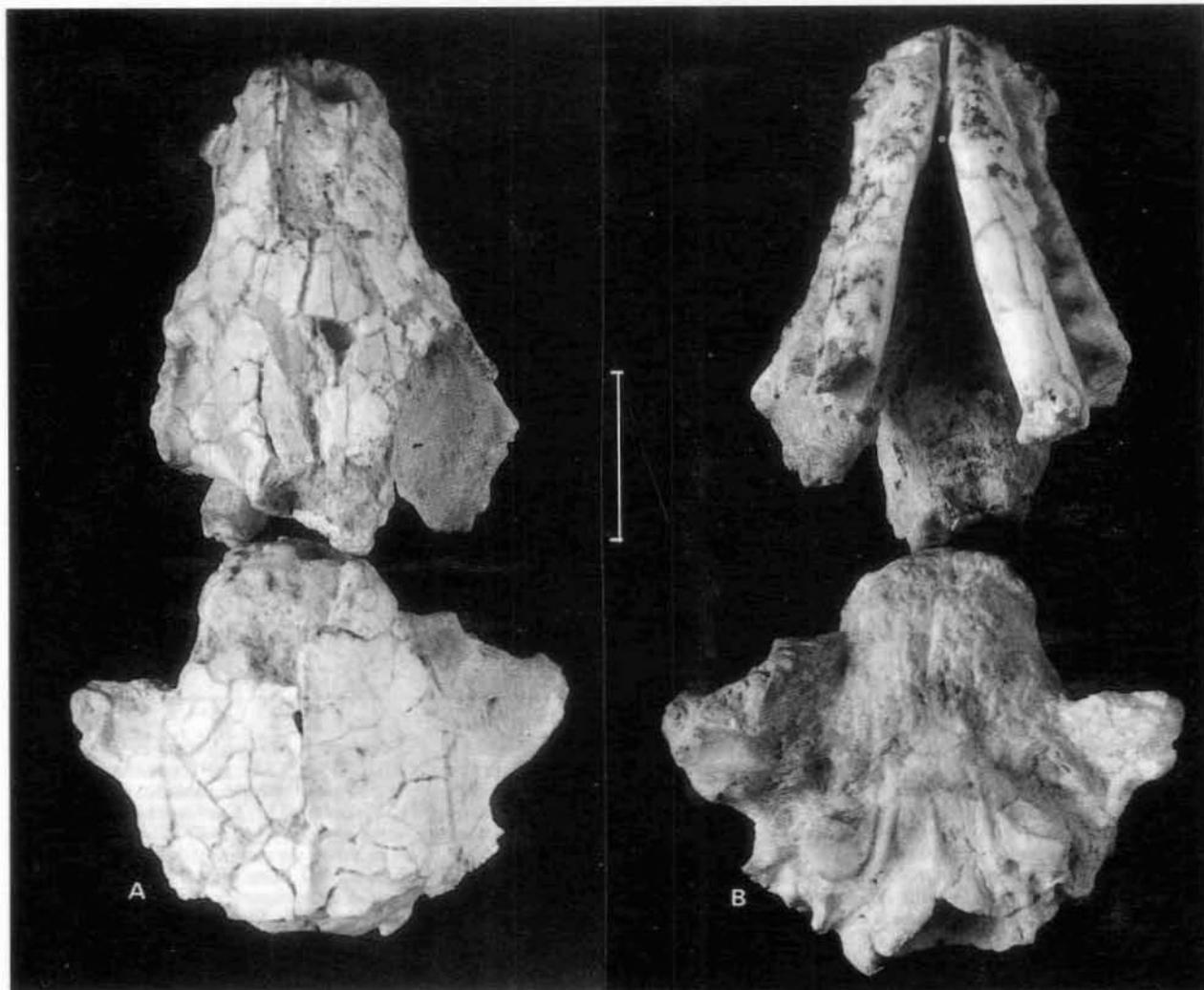


Fig. 8.—*Thylatheridium dolgopola* Reig, 1958. GHUNLPam 5119, un cráneo casi completo en vistas dorsal (A) y ventral (B). Escala: 10 mm.

esta especie (e.g., MLP 86-VII-10-1). En consecuencia, y tal como señalaran previamente Goin y Montalvo (1988), dicho carácter no parece adecuado como diagnóstico de la especie.

Un comentario más extenso merece el ejemplar GHUNLPam 5119 (ver fig. 8). El mismo consiste en un cráneo casi completo, aunque deteriorado, partido en dos fragmentos a la altura de la constricción interorbital. Ambas mandíbulas están articuladas con sus respectivos maxilares y una dura matriz calcárea mantiene a las series dentarias superior e inferior en relación oclusal. Debido a la naturaleza de la fosilización del ejemplar parece imposible separar ambas mandíbulas sin provocar su rotura o la de los maxilares, por lo que se ha decidido conservar al espécimen tal cual se ha encontrado.

El aspecto general del ejemplar GHUNLPam 5119 recuerda notablemente al de los restos craneanos ya conocidos de *Thylatheridium cristatum*, e incluso al de los representantes vivientes de *Monodelphis*, género que muestra las mayores afinidades con *Thylatheridium* (véase más abajo). Las mayores diferencias entre este ejemplar de *T. dolgopola* y aquellos de *T. cristatum* son: rostro más corto, con los caninos superiores más robustos; el límite posterior de los nasales no es redondeado en su contacto con los frontales —como ocurre en el holotipo de *T. cris-*

tatum (MACN 6642; véase Reig, 1958b: 269, fig. 5)— sino que, aparentemente, penetran en forma de cuña o punta, tal como ocurre en *Monodelphis* o en uno de los cráneos de *T. cristatum* figurados por Reig (1958b: 270, fig. 6; se trata del ejemplar MLP 51-IV-11-1, actualmente perdido). De este modo, el tercio posterior de los nasales tiene aspecto romboidal. Si bien los frontales están muy deteriorados a la altura de la constricción post-orbital, ésta no parece terminar en punta como lo hace en *T. cristatum* sino más bien en forma de promontorio romo y algo rugoso, tal como ocurre en las especies vivientes de *Monodelphis*. Las crestas sagital y lambdoidea están menos desarrolladas que en los ejemplares conocidos de *T. cristatum*. Finalmente, y a diferencia de *T. cristatum*, el último incisivo superior (I5) de cada premaxilar es claramente más grande que los I 1-4. Este rasgo constituye una excepción entre los Monodelphini, en el resto de los cuales el último incisivo superior muestra variados grados de reducción.

La región basicraneana está bastante deteriorada, por lo que resulta imposible contrastar la posición de forámenes y suturas con aquellas de *T. cristatum*. A juzgar por los restos preservados, las bulas aliesfenoideas debieron haber tenido un desarrollo apenas moderado e incluso algo reducido. El basioccipital

Tabla 4.—Medidas dentarias inferiores de *Thylatheridium hudsoni* y *T. dolgopolae*

| | <i>Thylatheridium hudsoni</i> | | | | | <i>Thylatheridium dolgopolae</i> | | | | | |
|-------|-------------------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|----------------------------------|------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|
| | GHUNLPam 300 | GHUNLPam 5129 | GHUNLPam 2195 | GHUNLPam 8548 | GHUNLPam 2314 | GHUNLPam 312 | GHUNLPam 9110 | GHUNLPam 8629 | GHUNLPam 9683 | GHUNLPam 14368 | GHUNLPam 14470 |
| p2-m2 | | | | | | | | | | 9,05 | |
| p3-m1 | | | | | | | | | 4,15 | 4,06 | |
| p3-m2 | | | | | | 6,72 | | 10,87 | | | |
| m1-4 | 10,29 | | | | | | | | | | |
| m1-3 | 7,30 | | 7,80 | | | | | 9,04 | | | |
| m1-2 | 4,65 | | 4,81 | | | 4,90 | | 4,81 | | | |
| m2-3 | 5,39 | 5,23 | 5,48 | | | | | | | | |
| m3-4 | 5,89 | | | | | | | | | | |
| p1 L | | | | | 1,49 | | | | | | |
| p1 A | | | | | 0,75 | | | | | | |
| p2 L | | | | | | | | | | 2,32 | |
| p2 A | | | | | | | | | | 1,24 | |
| p3 L | | | | | 1,66 | 1,91 | | | 1,91 | 1,83 | |
| p3 A | | | | | 1,08 | 1,08 | | | 1,08 | 1,16 | |
| m1 L | 2,16 | | 2,16 | | | 2,24 | | 1,99 | 2,32 | 2,16 | 2,16 |
| m1 A | 0,91 | | 1,08 | | | 1,16 | | 1,16 | 0,99 | 0,83 | 0,99 |
| m2 L | 2,49 | 2,32 | 2,66 | | | 2,66 | | 2,74 | | 2,57 | |
| m2 A | 1,16 | 1,24 | 1,33 | | | 1,33 | | 1,33 | | 0,99 | |
| m3 L | 2,90 | 2,82 | 2,74 | | 2,90 | | | 2,99 | | | |
| m3 A | 1,33 | 1,41 | 1,58 | | 1,58 | | | 1,66 | | | |
| m4 L | 3,07 | | | 3,24 | | | 3,32 | 3,32 | 3,32 | | |
| m4 A | 1,24 | | | 1,82 | | | 1,91 | 1,74 | 1,41 | | |

muestra una quilla media moderadamente desarrollada y dos crestas o rugosidades laterales que limitan claramente este hueso de aquellos de la región ótica. Tanto la quilla media como las rugosidades laterales no parecen continuarse en el basiesfenoides. En vista posterior se destaca el gran tamaño del foramen magnum y el escaso desarrollo de los procesos paraoccipitales. En vista dorsal los parietales muestran un aspecto apenas rugoso y en su línea media confluyen en una cresta sagital moderadamente desarrollada. Tal como puede apreciarse en vista lateral, la caja craneana es baja y compacta, muy semejante en aspecto al de *T. cristatum* y al de las especies de *Mono-delphis*.

Thylatheridium sp.

Material referido: GHUNLPam 2440, un fragmento mandibular izquierdo con las raíces de los m2-4, colectado por C. Montalvo el 21 de septiembre de 1991 en Laguna Chillhué; GHUNLPam 2301, un fragmento mandibular izquierdo con las raíces de los m3-4, colectado por C. Montalvo y G. Visconti el 15 de noviembre de 1991 en Laguna Chillhué; GHUNLPam 9646, un fragmento mandibular izquierdo con el m?1 completo, colectado por C. Montalvo, G. Visconti y M. Pires el 19 de febrero de 1996 en Telén; GHUNLPam 12891, un fragmento mandibular izquierdo con las raíces de los m2-4, colectado por C. Montalvo y G. Visconti el 4 de octubre de 1996 en Telén; GHUNLPam 12989, un molar derecho aislado incompleto, colectado por C. Montalvo y M. Pires el 14 de octubre de 1996 en Quehué y GHUNLPam 14369, un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los p1-m2, colectado por C. Montalvo el 25 de octubre de 1997 en Quehué.

Subfamilia DIDELEPHINAE (Gray, 1821) Simpson, 1927
Tribu DIDELEPHINI (Gray, 1821) Crochet, 1979
Género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904
Hyperdidelphys pattersoni (Reig, 1952)

Material referido: GHUNLPam 8335, un fragmento mandibular derecho con parte del m3 y el m4 completo, coleccionado

por C. Montalvo, G. Visconti y M. Cardonatto el 2 de febrero de 1995 en Telén; GHUNLPam 8333, un fragmento mandibular derecho con el m4 completo aunque gastado, coleccionado por C. Montalvo, G. Visconti y M. Cardonatto en la misma fecha y localidad que el anterior; 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 probablemente pertenecientes a un mismo individuo, coleccionado por J San Cristóbal 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*).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Telén, departamento Loventué y El Guanaco, departamento Capital, provincia de La Pampa, Argentina. Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Medidas: véase Goin y Pardiñas (1996, tabla 2).

Comentarios: la morfología de ambos ejemplares coincide con la del tipo y otros ejemplares asignables a *Hyperdidelphys pattersoni* (Reig, 1952). Esta especie se destaca de las restantes del género por su menor tamaño y aspecto algo más generalizado, tal como lo revela el talónido —relativamente ancho— del m4. La presencia de *H. pattersoni* en sedimentos de la Formación Cerro Azul confirma la amplia distribución geográfica de esta especie durante el Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense) en el actual territorio argentino. Una reciente revisión de las especies de este género, incluyendo un análisis filogenético de las mismas, llevó a Goin y Pardiñas (1996) a confirmar hipótesis previas de Reig (1952; 1958b) sobre el carácter más generalizado de *H. pattersoni*, coincidente con su mayor antigüedad en el registro.

Género *Lutreolina* Thomas, 1910
Lutreolina sp.

Material referido: GHUNLPam 189, un fragmento mandibular derecho con las raíces del canino y del p3, y los p1-2 parcialmente completos, coleccionado por C. Montalvo en mayo de 1984 en Salinas Grandes de Hidalgo.

Medidas: GHUNLPam 189, p1-2: 7,88 mm; p1 L: 2,6 mm; p1 A: 1,41 mm; p2 L: 4,07 mm.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Salinas Grandes de Hidalgo, departamento Atrreucó, provincia de La Pampa. Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Comentarios: si bien el ejemplar es sumamente fragmentario como para intentar mayores precisiones sistemáticas es referible al género *Lutreolina* por su tamaño relativo, la escasa altura del cuerpo mandibular y por el gran tamaño relativo del p2 en relación al p1 y al p3. La presencia de especies de este género ya había sido registrada previamente en niveles de Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) para el noroeste argentino (Goin, 1991). Recientemente Goin y Pardiñas (1996) habían mencionado a este ejemplar como perteneciente a *Hyperdidelphys* sp.

DIDELPHINAE indet.

Material referido: GHUNLPam 8101, un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos del m4, coleccionado por C. Montalvo, G. Visconti, L. Púgener y M. Cardonatto el 15 de septiembre de 1994 en Telén; GHUNLPam 8545, un fragmento mandibular izquierdo con las raíces del p1, los p2-3 parcialmente rotos y la raíz anterior del m1, coleccionado por G. Vucetich, D. Verzi, C. Deschamps, C. Montalvo, G. Visconti, L. Púgener y M. Cardonatto el 29 de marzo de 1995 en Telén; GHUNLPam 8546, un fragmento mandibular izquierdo con el talónido del m3 y el m4 completo aunque muy desgastado, coleccionado en la misma fecha y localidad que el ejemplar anterior; GHUNLPam 8229, un canino izquierdo aislado, coleccionado por C. Montalvo, M. Cardonatto y L. Púgener el 5 de diciembre de 1994 en Quehué.

Comentarios: los materiales son demasiado fragmentarios como para asignarlos en forma confiable a alguno de los didelfinos reconocidos para el Neógeno sudamericano. El ejemplar GHUNLPam 8101 recuerda en su aspecto general y coincidencia de tamaño a *Hyperdidelphys pattersoni*; el ejemplar GHUNLPam 8545 muestra el desarrollo relativo de su p2 similar al de las especies conocidas de *Lutreolina*. Finalmente el ejemplar GHUNLPam 8229 podría no tratarse siquiera de un didelfino teniendo en cuenta su tamaño muy reducido.

Familia ?SPARASSOCYNIDAE (Reig, 1958) Archer, 1984

Material referido: GHUNLPam 8334, un fragmento mandibular derecho roto en la porción anterior del trigónido del m4, coleccionado por C. Montalvo, G. Visconti y M. Cardonatto el 2 de febrero de 1995 en Telén.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Telén, departamento Loventué, provincia de La Pampa, Argentina. Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Comentarios: este ejemplar está muy pobremente preservado, por lo que es difícil asignarlo confiablemente a alguno de los taxones de didelfoideos neógenos conocidos. Sin embargo, su tamaño y la notable compresión lateral del talónido del m4 sugieren su asignación a los extintos Sparassocynidae. El ejemplar es claramente más pequeño que los ejemplares conocidos de *Hyperdidelphys pattersoni* y, como consecuencia de la compresión del talónido la cuenca del mismo es mucho más reducida y comparativamente alargada que en el molar homólogo de aquella especie o de cualquier otro didelfino conocido.

Orden SPARASSODONTA (Ameghino, 1894) Aplin y Archer, 1987

Familia BORHYAENIDAE Ameghino, 1894
BORHYAENIDAE indet.

Material referido: GHUNLPam 171, un premolar inferior izquierdo aislado (fig. 9 A-B), coleccionado por C. Montalvo el

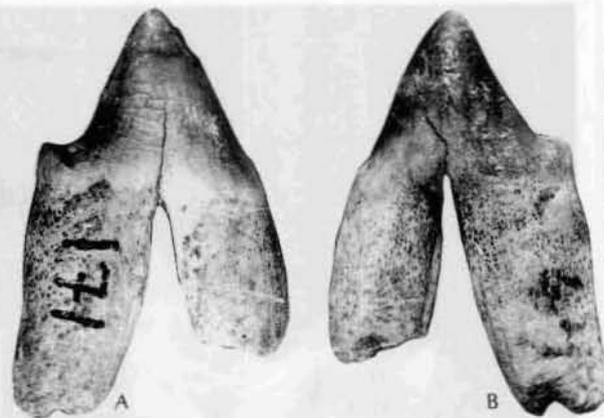


Fig. 9.—Borhyaenidae indet. GHUNLPam 171, un premolar inferior izquierdo aislado en vistas labial (A) y lingual (B). Escala: 10 mm.

30 de agosto de 1985 en Salinas Grandes de Hidalgo; GHUNLPam 9518, raíz posterior de un premolar? izquierdo, colectado por C. Montalvo y M. Cardonatto el 15 de enero de 1996; GHUNLPam 9912, porción distal de un canino izquierdo fuertemente desgastado en su cara labial, colectado por C. Montalvo, L. Púgener, R. Catrón e I. de la Mata el 14 de octubre de 1995; GHUNLPam 14469, porción distal de un canino izquierdo, colectado por C. Montalvo, G. Visconti, A. Parras y R. Melchor el 12 de febrero de 1998, los tres últimos ejemplares proceden de Telén.

Medidas: GHUNLPam 171, L: 10,21 mm; A: 4,98 mm.

Comentarios: el GHUNLPam 171 perteneció a un borhiénido de tamaño moderado y sus rasgos más salientes son su carácter unicuspidado y la robustez de ambas raíces, sobre todo la posterior. El ejemplar GHUNLPam 9518 podría corresponder a un premolar ubicado algo más anteriormente que el GHUNLPam 171, mientras que el GHUNLPam 14469 concuerda en tamaño con el esperable para el mismo taxón representado por los ejemplares ya mencionados. El GHUNLPam 9912 es, por el contrario, algo más pequeño.

Familia THYLACOSMILIDAE (Riggs, 1933)

Género *Achlysictis* Ameghino, 1891
Achlysictis cf. *A. lelongi* Ameghino, 1891

Material referido: GHUNLPam 2945, un fragmento de M1 izquierdo, aislado (fig. 10 A); GHUNLPam 5273, un fragmento de M1 derecho, aislado (fig. 10 B); GHUNLPam 5826, porción distal de canino superior izquierdo, aislado (fig. 10 D); los tres ejemplares anteriores colectados por C. Montalvo y L. Púgener el 29 de abril de 1994 en Quehué; GHUNLPam 5997, un fragmento de canino superior izquierdo sin la porción distal (fig. 10 E), coleccionado por C. Montalvo el 6 de diciembre de 1993 en El Guanaco; GHUNLPam 14370, un fragmento de canino superior derecho sin la porción distal (fig. 10 C), colectado por C. Montalvo el 21 de octubre de 1997 en Quehué.

Medidas: GHUNLPam 2945, M1 A: 4,56 mm; GHUNLPam 5273, M1 L: 10,71 mm; M1 A: 5,64 mm.

Comentarios: los materiales son sumamente fragmentarios como para poder precisar sus afinidades específicas. Ambos molares corresponden en dimensiones, grado de reducción del protocono y proximidad entre paracono y metacono a sendos M1. La porción distal del canino mejor preservado (GHUNLPam 5826) es pequeña comparada con dientes homólogos de *A. lelongi*, si bien no debe descartarse su pertenencia a un individuo juvenil. Sin embargo, el tamaño de los molares GHUNLPam 2945 y GHUNLPam 5273 es levemente menor que aquel

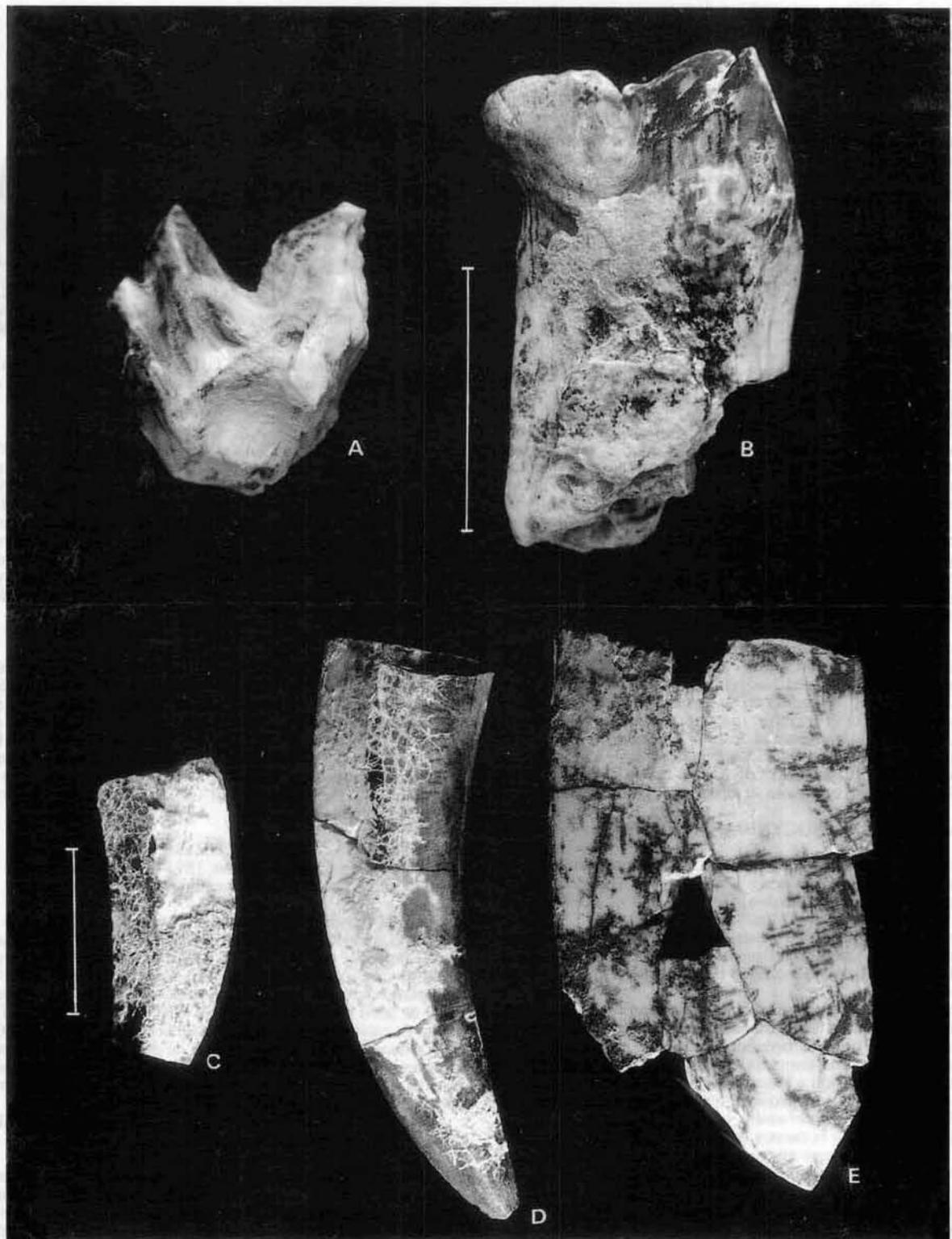


Fig. 10.—*Achlysictis* cf. *A. lelongi*. A, GHUNLPam 2945, un fragmento de M1 derecho; B, GHUNLPam 5273, un fragmento de M1 izquierdo; C, GHUNLPam 14370, un fragmento de canino superior derecho sin la porción distal; D, GHUNLPam 5826, porción distal de canino superior izquierdo; E, GHUNLPam 5997, un fragmento de canino izquierdo sin la porción distal. Escala: 10 mm.

de los ejemplares conocidos de *A. lelongi* (cf. Goin y Pascual, 1987). Resulta significativo que, con excepción del ejemplar GHUNLPam 5997 (un fragmento de canino muy similar en tamaño al de los ejemplares conocidos de *A. lelongi*), el resto de los especímenes estudiados (de menor tamaño que el ejemplar procedente de la localidad El Guanaco), fueron exhumados en niveles estratigráficamente inferiores de la localidad de Quehué. Esto sugiere su mayor antigüedad y adicionalmente la pertenencia de estos materiales a una especie distinta, más pequeña que *A. lelongi*.

Orden PAUCITUBERCULATA Ameghino, 1894
 Familia CAENOESTIDAE Trouessart, 1898
 Género *Pliolestes* Reig, 1955
Pliolestes venetus sp. nov.

Etimología: del latín *venetus* (Gr. *benetos*), «del color del mar» o «azul»; en referencia a la Formación Cerro Azul, de cuyos niveles procede el holotipo.

Holotipo: GHUNLPam 2339, un fragmento mandibular izquierdo con parte del incisivo hipertrofiado y los p2-m1 completos (fig. 11 A-B), coleccionado por C. Montalvo el 30 de julio de 1992 en Bajo Giuliani.

Hipodigma: el tipo y GHUNLPam 5458, un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos de los m2-4, colectado por C. Montalvo y G. Visconti el 30 de noviembre de 1993 en Laguna Chillhué.

Distribución geográfica y estratigráfica: Bajo Giuliani, departamento Capital y Laguna Chillhué, departamento Guatraché, provincia de La Pampa, Argentina. Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Medidas: GHUNLPam 2339, p2-m1: 3,40 mm; p2 L: 0,75 mm; p2 A: 0,50 mm; p3 L: 0,83 mm; p3 A: 0,58 mm; m1 L: 1,91 mm; m1 A: 1,16 mm.

Diagnóstico: se diferencia de la otra especie del género, *P. tripotamicus* Reig, 1955, por los siguientes rasgos: tamaño menor; la cristida oblicua del m1 termina anteriormente en una posición más labial; el metacónido está menos desplazado posteriormente con respecto al protocónido y está algo más desarrollado.

Descripción: el cuerpo mandibular termina anteriormente en forma algo aguzada. La sínfisis mandibular es poco marcada y termina posteriormente por debajo de la raíz posterior del p3. Se destacan dos forámenes mentonianos: uno por debajo del p3 y el otro por debajo de la raíz posterior del m1. El foramen mentoniano anterior se continúa hacia adelante en una depresión o surco bien marcado sobre el cuerpo labial mandibular.

El incisivo hipertrofiado (i2 del sistema de homología propuesto por Herkovitz, 1982) ha perdido buena parte de su porción extra-alveolar. Al igual que en *P. tripotamicus*, su porción intra-alveolar se extiende casi hasta el m1, y probablemente se extienda incluso por debajo de la raíz anterior de este diente. Este incisivo es de sección suboval, con su eje mayor en sentido vertical; la cavidad pulpar es estrecha y alargada en el mismo sentido. La capa de esmalte que cubre la cara labial del diente es algo más ancha que la de la cara lingual.

Por detrás del incisivo hipertrofiado se aprecian, sin diastemas entre sí, los alvéolos de cuatro dientes aparentemente unirradiculados y, por detrás de ellos los dos últimos premolares, claramente birradiculados y de mayor tamaño que los dientes anteriores (véase más abajo). De los dientes que se han preservado en el holotipo puede apreciarse que el p2 es más pequeño que el p3, aunque proporcionalmente algo más largo, como consecuencia del desarrollo de un amplio cíngulo posterior en este diente. El p3 es corto, alto y estrecho; su mitad posterior es más ancha que la anterior como consecuencia de un corto cíngulo cuyo borde posterior contacta con el m1.

El m1 es de corona relativamente alta. El cíngulo anterobasal es estrecho y llega labialmente hasta casi el borde pósterior labial del protocónido. El trigónido es alto, con su cuenca abierta lingualmente. Comparado con el m1 de *P. tripotamicus*, el metacónido del diente homólogo de *P. venetus* se ubica algo más anteriormente en relación al protocónido y está más individual-

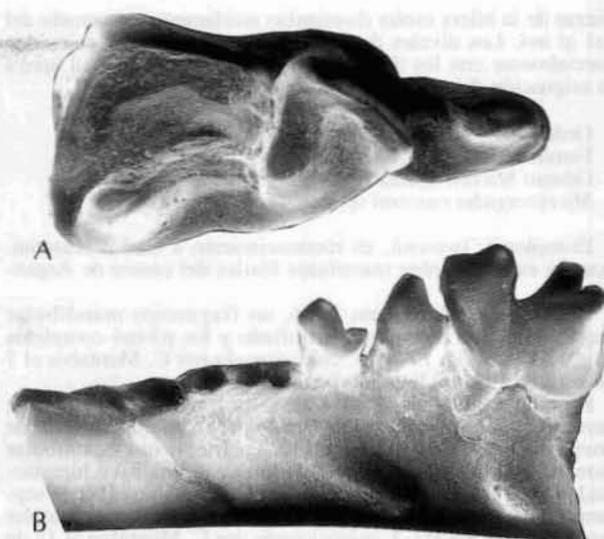


Fig. 11.—*Pliolestes venetus* sp. nov. GHUNLPam 2339, un fragmento mandibular izquierdo con parte del incisivo hipertrofiado y los p2-m1 completos. A, detalle de los p3-m1 en vista oclusal; B, vista labial del cuerpo mandibular. Escala: 1 mm.

lizado como cúspide. El talónido es alargado y profundo, y está claramente delimitado por el hipocónido y el entocónido, los cuales son subiguales en altura. La entocristida es de aspecto cortante y adelgaza al talónido en su mitad anterior. El entocónido es de aspecto cónico excepto en su borde anterior y en la cara labial la cual es plana y desciende abruptamente hacia la cuenca del talónido. El hipoconúlido es pequeño y comprimido ántero posteriormente y se ubica por detrás del entocónido, estando separado de este último por una muesca. El hipocónido es robusto y saliente lingualmente.

Comentarios: salvando las diferencias expresadas en la diagnosis, la nueva especie *Pliolestes venetus* es claramente asignable a este género y permite ampliar sus rasgos diagnósticos. Comparado con los cenolestidos vivientes, ambas especies de *Pliolestes* muestran la rama horizontal mandibular corta y robusta, con el primer incisivo implantado menos horizontalmente. El m1 es de corona alta, con el trigónido mucho más alto que el talónido. El cíngulo anterobasal no se prolonga hacia atrás como ocurre en *Caenolestes* o en *Stilotherium*. El cuerpo mandibular por debajo del m1 es comparativamente alto. Entre el incisivo hipertrofiado y el p2 se aprecia en el holotipo de *P. venetus* cuatro alvéolos: los dos más anteriores están bien delimitados entre sí y casi seguramente alojaban piezas unirradiculadas e implantadas en forma procumbente. Los dos alvéolos posteriores están comunicados entre sí a raíz de la ausencia —más probablemente por rotura— de una trabécula ósea entre ambos. Si bien no puede descartarse que estos dos últimos alvéolos alojaran ambas raíces de un mismo diente (p?1), esto no parece probable dado que el p1 de los cenolestidos fósiles y vivientes es siempre unirradicado. En consecuencia, entendemos que los cuatro alvéolos corresponden a cuatro dientes individuales cuyas posibles homologías serían, de adelante hacia atrás: i3, i4, c y p1. De resultar correcta esta hipótesis de homología la pieza dentaria faltante entre los dientes anteriores de *Pliolestes* será el último incisivo (i5).

El ejemplar GHUNLPam 5458 es sumamente fragmentario; los rasgos más salientes del cuerpo mandibular (bajo, con la fosa maseterica bien profunda, foramen mentoniano posterior ubicado por debajo de la raíz posterior del m1) coinciden con los de *Pliolestes*. Si bien el borde alveolar está muy deteriorado, puede apreciarse que, al igual que en otros cenolestidos, las

piezas de la hilera molar disminuían nítidamente de tamaño del m1 al m4. Los niveles de procedencia del ejemplar coinciden parcialmente con los del holotipo de *P. venetus*, lo cual apoya la asignación del ejemplar a esta especie.

Orden ARGYROLAGIDA Reig, 1981
 Familia ARGYROLAGIDAE Ameghino, 1904
 Género *Microtragulus* Ameghino, 1904
Microtragulus rusconii sp. nov.

Etimología: *rusconii*, en reconocimiento a Carlos Rusconi, por sus estudios sobre mamíferos fósiles del centro de Argentina.

Holotipo: GHUNLPam 2196, un fragmento mandibular izquierdo con el incisivo hipertrofiado y los p3-m4 completos (fig. 12 D-E y fig. 13 A-B), coleccionado por C. Montalvo el 7 de abril de 1991 en Bajo Giuliani.

Hipodigma: GHUNLPam 12938, un fragmento mandibular derecho con los p3-m4, coleccionado por C. Montalvo el 10 de enero de 1997; GHUNLPam 412, un fragmento mandibular derecho con los p3-m4 y parte de la raíz del incisivo hipertrofiado (fig. 14 A-B), coleccionado por C. Montalvo el 30 de septiembre de 1989; GHUNLPam 2275, un fragmento de maxilar izquierdo con los M1-2, coleccionado por C. Montalvo el 12 de noviembre de 1991; GHUNLPam 8549, un fragmento de maxilar izquierdo con los P3-M4 (fig. 12 A-C) coleccionado por G. Vucetich, D. Verzi, C. Deschamps, C. Montalvo, L. Púgener, M. Cardonatto y G. Visconti el 30 de marzo de 1995; GHUNLPam 9073, un fragmento de maxilar izquierdo con los P3-M2, coleccionado por C. Montalvo, L. Púgener y M. Pires el 4 de septiembre de 1995 y GHUNLPam 9895, un fragmento mandibular izquierdo con el primer incisivo hipertrofiado, la raíz del segundo y los p3-m1, coleccionado por C. Montalvo el 2 de noviembre de 1995, todos los ejemplares anteriores proceden de Bajo Giuliani y GHUNLPam 5076, un fragmento mandibular derecho con los alvéolos de los p3-m4, coleccionado por C. Montalvo el 16 de abril de 1993 en El Guanaco.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Bajo Giuliani, departamento Capital y El Guanaco, departamento Capital, provincia de La Pampa. Formación Cerro Azul, Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense).

Medidas: véase la tabla 5.

Diagnosis: se diferencia de *Microtragulus reigi* por el menor desarrollo del p3, el mayor tamaño relativo del talónido del m4, la menor longitud del cuerpo mandibular entre el p3 y el incisivo hipertrofiado y por el menor desarrollo relativo de los surcos linguales de los m1-2. Se diferencia de *M. catamarcensis* por su tamaño apenas mayor, por la menor reducción del talónido del m4 y por el mayor desarrollo de los surcos linguales de los m1-4. Se diferencia de *M. argentinus* por su menor tamaño.

Descripción: la rama horizontal mandibular en los representantes de esta especie es moderadamente alta y robusta. El límite anterior de la fosa masetérica se ubica en un punto por debajo y detrás del m3. Con excepción del ejemplar GHUNLPam 12938, el resto de los cuerpos mandibulares asignables a esta especie muestra la cara lingual de la rama horizontal sumamente irregular, surcada por numerosas «arrugas», pequeños forámenes y estriaciones en casi toda su extensión, aunque sobre todo por debajo de los p3-m2. En el ejemplar GHUNLPam 412 se observa el extremo posterior del incisivo hipertrofiado por debajo del límite m2-m3, mientras que en el ejemplar GHUNLPam 9895 (correspondiente más probablemente a un individuo juvenil), el extremo posterior del incisivo se observa por debajo de la raíz posterior del m2. En todos los casos observados, la inserción intra-alveolar del incisivo hipertrofiado pasa por debajo y lingualmente a los dientes de la serie yugal. El área de la sínfisis mandibular es sumamente irregular; en el holotipo se observa que el extremo posterior de la sínfisis llega hasta un punto por debajo del límite m2-m3. Los m2-4 son de corona muy alta y se implantan oblicuamente sobre el cuerpo mandibular, con las raíces orientadas posteriormente y las coronas ubicadas más anteriormente. El último molar muestra el extremo de esta tendencia, con su raíz orientada no sólo posterior-

mente, sino también algo labialmente en relación a los m1-3. En los casos en que pudo observarse las raíces de la serie yugal, éstas se mostraron abiertas en la base. Se aprecian dos forámenes mentonianos por debajo del límite p3-m1; el más anterior es más grande que el posterior, si bien su desarrollo relativo varía según la edad de los individuos considerados. En el ejemplar GHUNLPam 9895, por ejemplo, el foramen mentoniano anterior es comparativamente enorme en relación al posterior; ambos forámenes se ubican más posteriormente que en los otros ejemplares asignados a esta especie: por debajo del m1.

La serie dentaria inferior está constituida por dos incisivos, el último premolar y los cuatro molares. El primer incisivo es hipertrofiado y procumbente, muy comprimido lateralmente y muestra su cara labial suavemente redondeada en su extremo mesial y su cara lingual atravesada por un fuerte surco que lo recorre en toda su longitud. Por detrás de este diente, en el ejemplar GHUNLPam 9895 se aprecia la raíz de un segundo incisivo mucho más pequeño que el anterior, aunque también procumbente y lateralmente comprimido. Entre este último diente y el p3 existe una diastema más corta que la existente en *M. reigi* y apenas más larga que aquella de *M. catamarcensis*. La serie yugal es compacta. El p3 está más reducido que en *M. reigi*, siendo probablemente subigual en tamaño relativo al de *M. catamarcensis*. En vista lingual se aprecia que este diente se orienta algo hacia atrás en su extremo apical. La serie molar es recta y, con excepción del m1 muestra sus trigónidos más robustos y anchos que los talónidos. En los trigónidos la cúspide lingual (¿metacónido+paracónido?) es mucho más alta que el protocónido en todos los molares, se ubica más anteriormente que este último y, al menos en los m1-3, desarrolla una minúscula cúspide posterior. En los talónidos de los m1-3, los entocónidos son claramente más altos que los hipocónidos. Como se señala en la diagnosis los surcos labiales presentes en estos molares son menos pronunciados que aquellos de *M. reigi* (al menos en los m1-2), y más pronunciados que los de *M. catamarcensis*. El contacto entre dientes es plano.

El ejemplar GHUNLPam 8549 ha preservado el foramen infraorbitario, el cual es más redondeado que aquel de las especies de *Argyrolagus*. En vista ventral se aprecia casi todo el borde labial y anterior de la enorme vacuidad palatal izquierda. Por delante, la vacuidad premaxilar es mucho más estrecha que aquella presente en las especies de *Argyrolagus*. A juzgar por la porción alveolar preservada del I2, este diente era menos procumbente que aquel de las especies de *Argyrolagus*. Al igual que en la serie yugal inferior el P3 tiene su corona orientada posteriormente. En la serie molar el diente más grande es el M2, mientras que los M3-4 disminuyen abruptamente de tamaño. Los M2-4 mantienen, a pesar de las diferencias de tamaño, un patrón morfológico muy similar caracterizado por la presencia de un amplio protocono, un «hipocono» mucho menos desarrollado y la existencia de dos cúspides labiales bien desarrolladas y altas, de las cuales la posterior es más grande. En el M1, por el contrario, el cingulo ántero-labial está notablemente desarrollado, el «hipocono» es algo más robusto que en los M2-4 y existe una sola cúspide labial muy desarrollada. Los surcos labiales de los molares superiores están apenas desarrollados y disminuyen en profundidad del M1 al M4. No existen surcos linguales.

Comentarios: la dentición inferior de la nueva especie *M. rusconii* muestra todos los rasgos señalados por Simpson (1970) como diagnósticos del género *Microtragulus*: molares inferiores con las caras linguales redondeadas, surcos linguales menos desarrollados que en *Argyrolagus*, molares apenas más largos que anchos y m4 con el talónido reducido en relación a las especies de *Argyrolagus*.

Con excepción de los incisivos superiores, los restos asignados a la nueva especie *M. rusconii*, permiten reconstruir la totalidad de la dentición superior e inferior para un representante de este género. Casi todos los materiales referidos a la nueva especie muestran un buen estado de preservación y escaso desgaste, motivo por el cual su análisis comparativo con el resto de los argyroláguidos conocidos permitirá sin dudas clarificar la his-

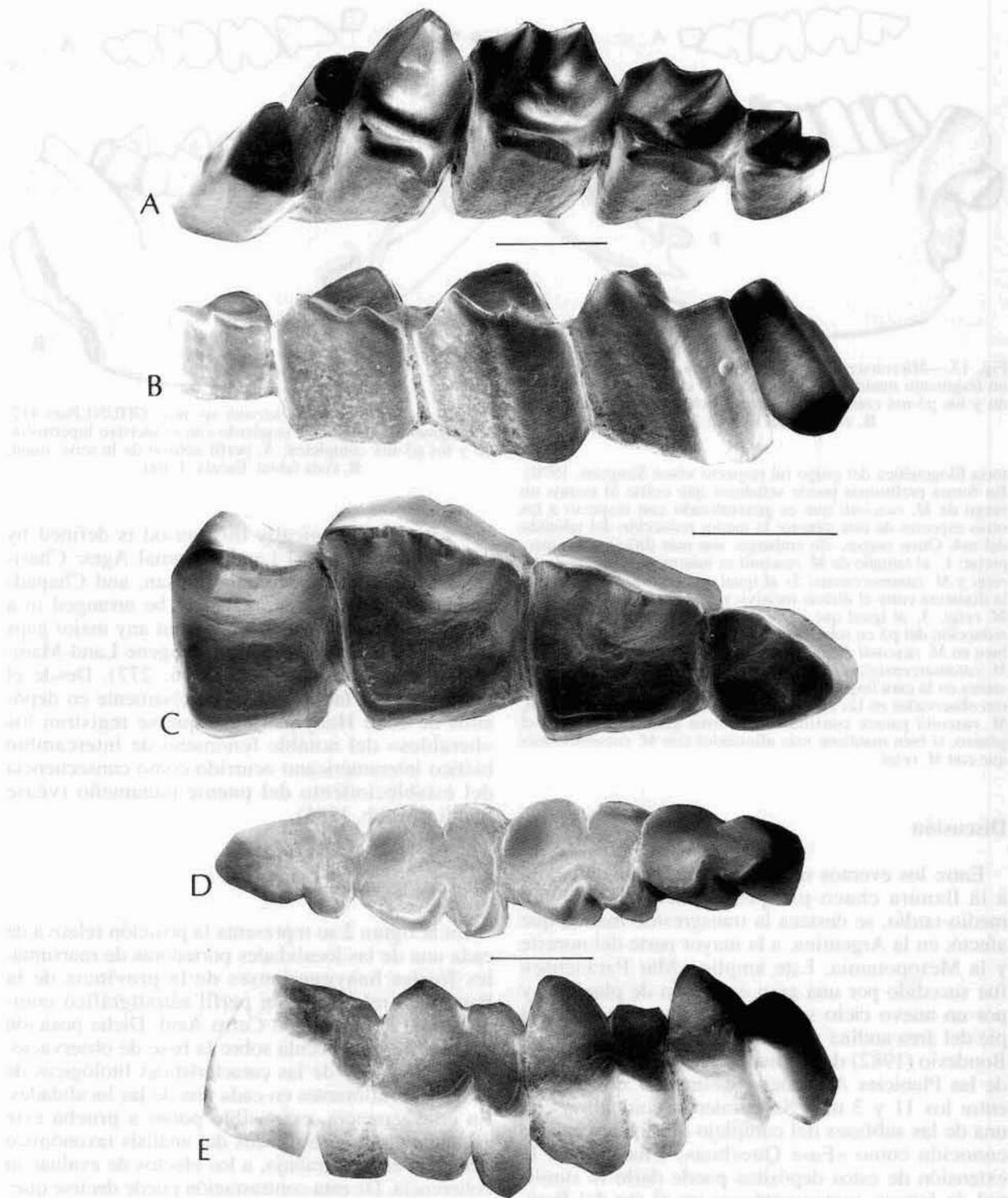


Fig. 12.—*Microtragulus rusconii* sp. nov. A-C, GHUNLPam 8549, un fragmento de maxilar izquierdo con los P1-M4; A, vista oclusal; B, vista labial; C, detalle en vista oclusal de la serie molar; GHUNLPam 2196, un fragmento mandibular izquierdo con el incisivo hipertrofiado y los p3-m4 completos; D, vista oclusal; E, vista lingual. Escala: 1 mm.

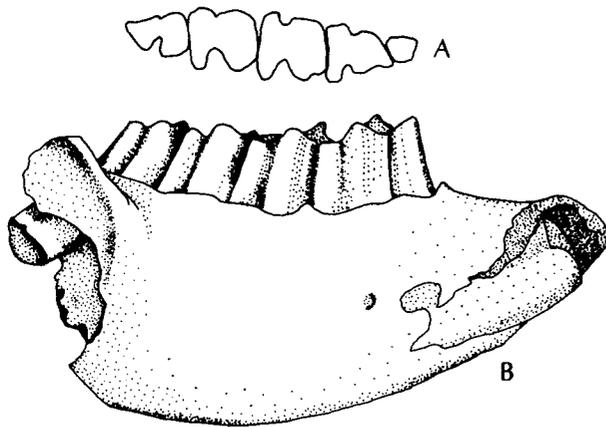


Fig. 13.—*Microtragulus rusconii* sp. nov. GHUNLPam 2196, un fragmento mandibular izquierdo con el incisivo hipertrofiado y los p3-m4 completos; A, perfil oclusal de la serie yugal; B, vista labial. Escala: 1 mm.

toria filogenética del grupo (al respecto véase Simpson, 1970). En forma preliminar puede señalarse que existe al menos un rasgo de *M. rusconii* que es generalizado con respecto a las otras especies de este género: la menor reducción del talónido del m4. Otros rasgos, sin embargo, son más difíciles de interpretar: 1. el tamaño de *M. rusconii* es intermedio entre el de *M. reigi* y *M. catamarcensis*; 2. al igual que en *M. catamarcensis* la diastema entre el último incisivo y el p3 es más corta que en *M. reigi*; 3. al igual que en *M. catamarcensis* se observa una reducción del p3 en relación al diente homólogo de *M. reigi* (si bien en *M. rusconii* dicha reducción parece ser menor que la de *M. catamarcensis*); 4. por último las notables rugosidades presentes en la cara lingual de la mandíbula de *M. rusconii* no fueron observadas en las otras especies del género. En conclusión, *M. rusconii* parece constituir una forma generalizada para el género, si bien mantiene más afinidades con *M. catamarcensis* que con *M. reigi*.

Discusión

Entre los eventos más importantes que afectaron a la llanura chaco-pampeana hacia el Mioceno medio-tardío, se destaca la transgresión marina que afectó, en la Argentina, a la mayor parte del noreste y la Mesopotamia. Este amplio «Mar Paranense» fue sucedido por una gran extensión de planicies y por un nuevo ciclo sedimentario que comenzara al pie del área andina y al este de la misma. Pascual y Bondesio (1982) denominaron a este período «Edad de las Planicies Australes», estimando su duración entre los 11 y 3 m.a. Su comienzo coincidiría con una de las subfases del complejo diastrófico andino conocido como «Fase Quechua». Una idea de la extensión de estos depósitos puede darlo la similitud de faunas contemporáneas en el sur del Perú, norte de Bolivia y, tal vez, el norte de la cuenca amazónica (véase Pascual *et al.*, 1996 y bibliografía allí citada), con una predominancia, entre los mamíferos herbívoros, de formas pastadoras y cursoria-

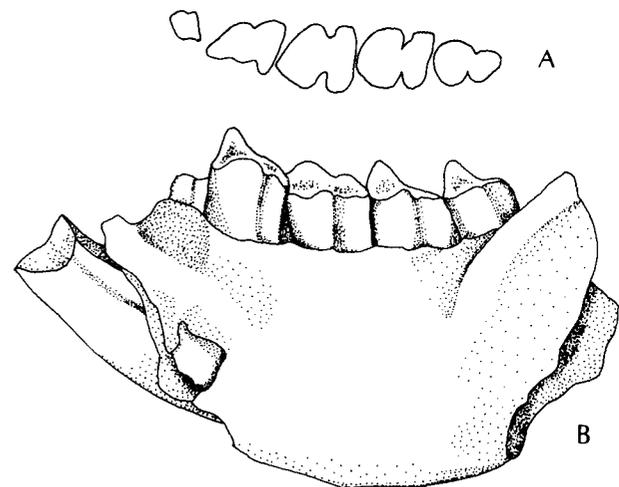


Fig. 14.—*Microtragulus rusconii* sp. nov. GHUNLPam 412, un fragmento mandibular izquierdo con el incisivo hipertrofiado y los p3-m4 completos; A, perfil oclusal de la serie yugal; B, vista labial. Escala: 1 mm.

les. «Biochronologically this period is defined by three or four nominal Land-Mammal Ages: Chasicuan, Huayquerian, Montehermosan, and Chapadmalalan [...] Their mammals can be arranged in a rather continuous sequence, without any major gaps such as those separating the Paleogene Land-Mammal Ages» (Pascual *et al.*, 1996: 277). Desde el punto de vista faunístico, es precisamente en depósitos de edad Huayqueriense que se registran los «heraldos» del notable fenómeno de intercambio biótico interamericano ocurrido como consecuencia del establecimiento del puente panameño (véase Stehli y Webb, 1985).

Bioestratigrafía

En la figura 2 se representa la posición relativa de cada una de las localidades portadoras de marsupiales fósiles huayquerienses de la provincia de la Pampa en relación a un perfil estratigráfico compuesto de la Formación Cerro Azul. Dicha posición relativa fue establecida sobre la base de observaciones de campo y de las características litológicas de los niveles aflorantes en cada una de las localidades. En consecuencia, es posible poner a prueba este esquema con los resultados del análisis taxonómico realizado en este trabajo, a los efectos de evaluar su coherencia. De esta contrastación puede decirse que:

1. De todos los marsupiales analizados, sólo el género *Thylatheridium* está representado por más de una especie (*T. hudsoni* y *T. dolgopola*). *T. hudsoni* es más generalizada que *T. dolgopola*. De todas las

Tabla 5.—Medidas dentarias superiores e inferiores de *Microtragulus rusconii* sp. nov.*Microtragulus rusconii*

| Dientes inferiores | il | i1 | p3-m4 | p3-m1 | p3 L | p3 A | m1 L | m1 A | m2 L | m2 A | m3 L | m3 A | m4 L | m4 A |
|--------------------|------|------|-------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| GHUNLPam 2196 | 0,58 | 1,58 | 6,47 | 2,16 | 0,66 | 0,41 | 1,49 | 1,08 | 1,49 | 1,33 | 1,41 | 1,16 | 1,33 | 0,91 |
| GHUNLPam 12938 | | | 5,23 | 1,82 | 0,66 | 0,50 | 1,24 | 0,91 | 1,24 | 1,16 | 1,24 | 1,16 | 0,91 | 0,91 |
| GHUNLPam 412 | | | 5,64 | 1,82 | 0,66 | 0,41 | 1,33 | 0,83 | 1,24 | 1,24 | 1,41 | 1,24 | 1,16 | 0,83 |
| GHUNLPam 9895 | 0,58 | 1,33 | | 2,24 | 0,75 | 0,58 | 1,41 | 1,24 | | | | | | |

| Dientes superiores | P3-M4 | P3-M2 | M1-2 | P3 L | P3 A | M1 L | M1 A | M2 L | M2 A | M3 L | M3 A | M4 L | M4 A |
|--------------------|-------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| GHUNLPam 8549 | 5,81 | 3,73 | 2,91 | 0,99 | 0,83 | 1,48 | 1,41 | 1,49 | 1,49 | 1,24 | 1,16 | 0,91 | 0,75 |
| GHUNLPam 9073 | | 3,32 | | 0,83 | 0,58 | 1,33 | 0,99 | 1,41 | 1,08 | | | | |
| GHUNLPam 2275 | | | 3,07 | | | 1,58 | 1,33 | 1,58 | 1,49 | | | | |

localidades en cuyos niveles fueron exhumados restos de *Thylatheridium*, sólo aquellas que se correlacionan con los niveles más inferiores del perfil de la figura 2 incluye restos asignables a *T. hudsoni*. Tanto Bajo Giuliani como Telén se correlacionan, efectivamente, con los niveles más inferiores de la Asociación de Facies B (véase más arriba). Si bien las localidades de Salinas Grandes de Hidalgo y Laguna Chillhué también aportaron restos de *T. hudsoni*, la amplitud de sus rangos inferidos (que incluye a los de las otras dos localidades) no contradice lo señalado anteriormente. Por el contrario, la más avanzada *T. dolgopola* aparece en todas las localidades estudiadas excepto Bajo Giuliani, estratigráficamente inferior.

2. De la localidad de Bajo Giuliani, muy rica en micromamíferos, también provienen las nuevas especies *Zygolestes tatei* (exclusiva de esta localidad), *Microtragulus rusconii* (también presente en El Guanaco), *Thylamys pinei* y *Pliolestes venetus* (ambas también presentes en Laguna Chillhué, cuyo rango estratigráfico incluye al de Bajo Giuliani). Si bien ninguna de estas especies permite contrastar la situación de Bajo Giuliani en el contexto estratigráfico regional, todas ellas confirman la edad huayqueriense inferida para esa localidad. *Zygolestes tatei* es la especie más generalizada del género, con claros rasgos plesiomórficos en relación a *Z. paranensis*, del «Mesopotamiense» (¿Huayqueriense-Montehermosense?) del noreste argentino (véase Goin, 1997b). *Thylamys pinei* es una forma generalizada en relación a la especie montehermosense (Plioceno temprano) *T. contrerasi*. *Pliolestes venetus* es, a su vez, más generalizada que *P. tripotamicus* del «Irenense» (Plioceno temprano) del sudeste de la provincia de Buenos Aires (véase Goin *et al.*, 1994). Finalmente *Microtragulus rusconii* es muy afín, aunque más generalizada que *M. catamarcensis*, de la Formación

Andalhuálá, en el noroeste argentino (véase también Verzi *et al.*, 1996 y 1999).

3. Entre los Sparassodonta, resulta llamativo que los restos exhumados en la localidad de Quehué (aquí asignados al Thylacosmilidae *Achlysictis* cf. *A. lelongi*) correspondan a una forma de menor tamaño que los ejemplares del mismo género procedentes de la localidad (estratigráficamente superior) de El Guanaco. El aumento de tamaño a lo largo de la evolución de los tilacosmílidos es evidente cuando se analizan sus registros más antiguos (véase Goin, 1997a).

Los marsupiales fósiles exhumados en niveles de la Formación Cerro Azul muestran varias coincidencias con aquellos procedentes de niveles huayquerienses del noroeste argentino, específicamente con aquellos de los niveles medios y superiores de las localidades de Chiquimil (niveles XIX y XX), Loma Rica (nivel XVII) y Arroyo de Yapes (nivel XX; véase la tabla 6) en la provincia de Catamarca. En Chiquimil aparecieron restos asignables a *Thylatheridium dolgopola*, *Achlysictis lelongi* y a un generalizado Sparassocynidae. Por su parte, en Loma Rica y en Arroyo de Yapes aparece *Hyperdidelphys pattersoni* (Marshall y Patterson, 1981).

Con respecto a los marsupiales procedentes de la localidad estratigráficamente superior a las anteriores, Puerta de Corral Quemado (Edad Montehermosense; Plioceno temprano), también de la provincia de Catamarca, es interesante destacar la presencia de *Lutreolina* sp., ausente en casi todas las localidades aquí analizadas excepto Salinas Grandes de Hidalgo, cuyo rango estratigráfico inferido es de una amplitud tal que impide mayores precisiones.

Ya se mencionó que, por sus características litológicas, los niveles aflorantes en Salinas Grandes de Hidalgo son asignables a la Formación Cerro Azul, antes que a la nunca definida correctamente «For-

Tabla 6.—Relación entre las localidades estudiadas y su contenido taxonómico

| Localidades | Provincia de La Pampa | | | | | | Provincia de Catamarca | | | |
|--|-----------------------|-------|--------|------------|--------------------|-----------------|------------------------------|------------------------|----------------------------|---------------------------|
| | Bajo Giuliani | Telén | Quehué | El Guanaco | Salinas de Hidalgo | Laguna Chillhué | Chiquimil (niveles XIX y XX) | Loma Rica (nivel XVII) | Arroyo de Yapes (nivel XX) | Corral Quemado (nivel 20) |
| <i>Zygolestes tatei</i> | x | | | | | | | | | |
| <i>Thylamys pinei</i> | x | | | | | x | | | | |
| <i>Thylatheridium hudsoni</i> | x | x | | | x | x | | | | |
| <i>Thylatheridium dolgopola</i> | | x | x | x | x | x | x | | | |
| <i>Hyperdidelphys pattersoni</i> | | x | | x | | | | x | x | x |
| <i>Lutreolina</i> sp. | | | | | | x | | | | x |
| ?Sparassocynidae | | x | | | | | x* | | | |
| <i>Achlysictis</i> cf. <i>A. lelongi</i> | | | x | x | x | | x** | | | x** |
| <i>Pliolestes venetus</i> | x | | | | | x | | | | |
| <i>Microtragulus rusconii</i> | x | | | x | | | | | | |

* *Sparassocynus* sp.

** *Achlysictis lelongi*.

mación Epecuén», cuyos niveles en la «localidad tipo» posiblemente deban correlacionarse también a la Formación Cerro Azul. La fauna exhumada en Salinas Grandes de Hidalgo se corresponde claramente con la de las otras localidades pampeanas aquí estudiadas (véase la tabla 2). En lo que respecta a los marsupiales, dicha correspondencia es casi total, con una sola excepción: *Borhyaenidium musteloides*, un pequeño Sparassodonta Hathliacynidae exclusivo de Salinas Grandes de Hidalgo (Pascual y Bocchino, 1963). Es interesante señalar la existencia en esta localidad de ambas especies de *Thylatheridium*, lo que se corresponde con la amplitud estratigráfica (y cronológica) inferida para estos niveles en el perfil integrado de la Formación Cerro Azul. Adicionalmente, la presencia de *Lutreolina* sp. en niveles indeterminados de esta localidad (pero no en las otras localidades pampeanas aquí analizadas) constituye el registro más antiguo del género.

Los marsupiales de la Formación Cerro Azul

La tabla 7 muestra la lista taxonómica resultante del análisis de los marsupiales de la Formación Cerro Azul. Como puede apreciarse, los taxones exhumados en niveles de esta formación conforman la asociación más completa hasta ahora conocida de marsupiales de Edad Huayqueriense. Prácticamente todo el rango de tamaños y relaciones tróficas inferibles para los marsupiales neógenos están representados en esta asociación.

1. Los marmosinos están abundantemente representados con dos especies de *Thylamys*, dos de *Thylatheridium* y una de *Zygolestes*. *Zygolestes tatei* es el marsupial más pequeño de la Formación

Cerro Azul; su morfología dentaria revela hábitos alimentarios más probablemente insectívoros. *Thylamys pinei*, también de pequeño tamaño, muestra una morfología dentaria anticipatoria de aquella de *T. contrerasi* del Plioceno pampeano, cuyos hábitos alimentarios eran algo más animalívoros. *T. zettii*, algo mayor que la anterior, manifiesta relaciones estrechas con la viviente *T. venustus* de hábitos básicamente insectívoros. Ambas especies de *Thylatheridium* constituyen los mayores marmosinos hasta ahora conocidos y sus especializaciones dentarias muestran adaptaciones más claramente animalívoro-carnívoras.

Es muy sugestiva la presencia de *Thylamys* y *Zygolestes* entre los marmosinos de la Formación Cerro Azul. Contra lo señalado previamente por Marshall (1987), recientemente Goin (1997b) sugirió que *Zygolestes* está emparentado con *Gracilinanus*, género que, a su vez, es más afín a *Thylamys* que a cualquier otro marmosino sudamericano. Varias de las especies vivientes de *Thylamys* muestran adaptaciones indicativas de cierta variabilidad estacional en las condiciones ambientales: hibernación o topor diario, almacenamiento caudal de grasa (Goin, 1997a). Precisamente Creighton (1985) sugirió que la radiación del género *Thylamys* está vinculada a condiciones más áridas y templadas en los ambientes de altura en latitudes subtropicales de América del Sur. A su vez, *Thylamys*, *Gracilinanus* y *Lestodelphys* parecen conformar un grupo monofilético (Barros y Reig, 1988). *Lestodelphys* se distribuye actualmente en muy bajas latitudes sudamericanas, siendo el marsupial viviente de distribución más austral del mundo. En síntesis, la presencia de *Thylamys* y *Zygolestes* como únicos representantes de la Tribu Marmosini en tiempos huayquerienses

Tabla 7.—Lista actualizada de los marsupiales de la Formación Cerro Azul

| |
|---|
| Orden Didelphimorphia |
| Familia Didelphidae |
| Subfamilia Marmosinae |
| Tribu Marmosini |
| <i>Thylamys zettii</i> Goin, 1997* |
| <i>Thylamys pinei</i> sp. nov. |
| <i>Zygolestes tatei</i> sp. nov. |
| Tribu Monodelphini |
| <i>Thylatheridium hudsoni</i> Goin y Montalvo, 1988 |
| <i>Thylatheridium dolgoplae</i> Reig, 1958 |
| Subfamilia Didelphinae |
| Tribu Didelphini |
| <i>Hyperdidelphys pattersoni</i> (Reig, 1952) |
| <i>Lutreolina</i> sp. |
| Familia Sparassocynidae |
| ?Sparassocynidae, gen. et sp. indet. |
| Orden Sparassodonta |
| Familia Hathliacynidae |
| <i>Borhyaenidium musteloides</i> Pascual y Bocchino, 1963 |
| Familia Borhyaenidae |
| Gen. et sp. indet. |
| Familia Thylacosmilidae |
| <i>Achlysictis</i> cf. <i>A. lelongi</i> |
| Orden Paucituberculata |
| Familia Caenolestidae |
| <i>Pliolestes venetus</i> sp. nov. |
| Orden Argyrolagida |
| Familia Argyrolagidae |
| <i>Microtragulus rusconii</i> sp. nov. |

* Incluimos en este listado a la especie *Thylamys zetti*, procedente de sedimentos huayquerienses de la «Formación Epecuén» (Guaminí), en concordancia con la hipótesis sostenida en este trabajo sobre la asignación de las sedimentitas aflorantes en el oeste de la provincia de Buenos Aires a la Formación Cerro Azul.

coincide con las hipótesis de un mayor enfriamiento en las altas latitudes sudamericanas, verificable ya desde comienzos del Mioceno con la apertura final del Canal de Drake y el establecimiento pleno de la Corriente Circumpolar Antártica hacia el Mioceno medio-tardío (véase Pascual *et al.*, 1996 y la bibliografía allí citada). Es también coincidente con estas inferencias la distribución en bajas latitudes de dos especies de marmosinos de la Tribu Monodelphini (véase Goin y Rey, 1997) del género *Thylatheridium*, prácticamente restringidas al territorio argentino entre el Mioceno tardío y el Plioceno.

2. La presencia de *Hyperdidelphys pattersoni* y *Lutreolina* sp. constituye, junto con aquellos de la Formación Andalhualá, el registro más antiguo para estos taxones hasta ahora conocido. *Hyperdidelphys pattersoni* es la especie más generalizada del género (véase una revisión en Goin y Pardiñas, 1996).

Tanto *Hyperdidelphys* como *Lutreolina* son formas netamente carnívoras, y ambos géneros constituyen un linaje monofilético y muy derivado en el contexto de los didelfinos. Si bien los representantes de *Lutreolina* están vinculados a cuerpos de agua, no necesariamente su presencia es indicativa de ambientes húmedos y menos aún cálidos, tal como lo revela la amplia distribución austral de *L. crassicaudata* en el continente sudamericano.

3. La presencia de un probable Sparassocynidae coincide con el registro de un representante aún innominado de esta familia en niveles contemporáneos de la Formación Andalhualá del noroeste Argentino (asignado a *Sparassocynus* sp. por Marshall y Patterson, 1981, pero véase también Simpson, 1974; Reig *et al.*, 1987). Uno de los rasgos más notables de la morfología craneana de los Sparassocynidae es el gran desarrollo de los senos epi- e hipo timpánicos, morfología funcionalmente relacionada a la audición en registros sonoros muy bajos. Reig y Simpson (1972) sugirieron una relación coevolutiva entre *Sparassocynus* y los argirolápidos, marsupiales cuyas bulas timpánicas también alcanzan un gran desarrollo. A su vez, los argirolápidos muestran adaptaciones dentarias claramente folívoras y vivieron, más probablemente, en ambientes abiertos o de sabana templada (Simpson, 1970). Es entonces que el registro de Sparassocynidae y Argyrolagidae en sedimentos de la Formación Cerro Azul también coincide con las hipótesis paleoambientales para la Edad Huayqueriense en el centro de Argentina.

4. Entre los representantes del Orden Sparassodonta, el Hathliacynidae *Borhyaenidium musteloides* ha sido registrado hasta ahora exclusivamente en niveles indeterminados de la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo (Pascual y Bocchino, 1963). Las afinidades de este peculiar marsupial, de tamaño relativamente pequeño, rostro muy corto y otras adaptaciones convergentes con los carnívoros Mustelidae, resultan sumamente enigmáticas, así como también su significación paleoambiental. Los tilacosmílidos, por el contrario, se remontan por lo menos al Mioceno medio de Colombia (Goin, 1997a) y persisten hasta fines del Plioceno. Estos marsupiales extraordinariamente especializados hacia nichos carnívoros específicos (Goin y Pascual, 1987) parecen mostrar una gradación de tamaño entre los niveles inferiores (con formas más pequeñas) y superiores de la Formación Cerro Azul (véase más arriba). La evidencia disponible no permite por el momento precisar la asignación específica de las formas de pequeño tamaño procedentes de Quehué; sin embargo, es indudable su pertenencia al género *Achlysictis*. Los miembros de este género están ampliamente representados en sedi-

mentos del Plioceno medio y superior del centro y norte de Argentina, siendo difícil precisar su significación paleoambiental. Sin embargo, resulta llamativa la ausencia de especies de este género en latitudes más bajas del continente sudamericano.

5. Es curiosa la presencia del cenoléstido *Pliolestes* en sedimentos de la Formación Cerro Azul. Si bien todos los linajes del Orden Paucituberculata estuvieron muy ampliamente representados durante el Mioceno temprano y medio, su frecuencia disminuye dramáticamente hacia el Mioceno tardío en todo el continente sudamericano. Hasta el momento, no se ha reconocido un solo miembro de este orden en sedimentos de edad Chasiense (Mioceno tardío). *Pliolestes venetus* es, precisamente, el más antiguo cenoléstido post-chasiense hasta ahora conocido. Las afinidades de este género con otros representantes de esta familia distan de ser claras (véase Goin *et al.*, 1994); recientemente Oliveira *et al.* (1996) postularon que *Pliolestes* no es un Pichipilinae sino un avanzado Caenolestinae, probablemente vinculado con *Rhyncholestes*. Si bien los cenoléstidos vivientes están restringidos en su distribución a la faja andina sudamericana, esto no significa necesariamente una vinculación estricta con ambientes de bosque de altura; por el contrario, algunas especies han sido observadas en montes xerófilos o incluso en ambientes abiertos como pastizales (Osgood, 1921). Sin embargo, el hábitat relacionado con *Rhyncholestes* parece incluir, invariablemente, asociaciones de bosques húmedos tanto valdivianos como norpatagónicos y subantárticos (véase Patterson y Gallardo, 1987). Los hábitos alimentarios de la especie viviente *Rhyncholestes raphanurus* son básicamente insectívoros con un componente menor de hongos, semillas, gusanos y lombrices. De confirmarse las mayores afinidades filogenéticas y adaptativas entre *Pliolestes* y *Rhyncholestes*, la presencia de *Pliolestes venetus* en la Formación Cerro Azul, así como también la de *P. tripotamicus* en el Plioceno bonaerense, resulta un tanto anómala en el contexto paleoambiental inferido para el centro de Argentina en ese lapso.

6. De los más de 8.000 restos coleccionados en la década reciente en afloramientos de la Formación Cerro Azul, no se registra ninguno indicativo de la presencia de marsupiales Microbiotheriidae. Estos marsupiales ampliamente representados en el Cono Sur sudamericano hasta el Mioceno medio (Edad Mamífero Friasense) están casi completamente ausentes en el resto de los depósitos neógenos. El último registro de un microbiotérido del género *Microbiotherium* corresponde a sedimentos de edad Friasense (Mioceno medio), mientras que el último registro de los representantes de *Pachybiotherium* corresponde a la Edad Laventense (Mioceno medio)

en el área de Tatacoa (La Venta, Colombia). No se conocen registros neógenos de *Dromiciops* a excepción de un resto holocénico exhumado en cercanías de los Andes Patagónicos, área de distribución de la especie viviente *D. gliroides* (Goin, MS). Precisamente la especie actual (y, muy probablemente también los representantes de *Microbiotherium* y *Pachybiotherium*) es de hábitos arborícolas e insectívoros o frugívoro-insectívoros. La ausencia de microbiotéridos en sedimentos de la Formación Cerro Azul es entonces coherente con las hipótesis paleoambientales que postulan ambientes relativamente abiertos en esta región.

En 1991 Goin sugirió que los didelfimorfios post-Santacruceses (Mioceno temprano) representaban una radiación distintamente derivada respecto de la abundante radiación paleógena de estos marsupiales, tradicionalmente incluidos en la familia Didelphidae. Las nuevas condiciones ambientales imperantes a partir de mediados del Mioceno conforman un contexto adecuado para la comprensión del surgimiento de linajes enteros de mamíferos sudamericanos (véase *e.g.* Pascual *et al.*, 1996). El conocimiento progresivamente mayor de los mamíferos que habitaron el centro de Argentina durante los tiempos huayquerienses confirma que aquellas conclusiones alcanzadas previamente pueden hacerse extensivas a la mayor parte, si no a todos, los marsupiales neógenos de América del Sur. Las nuevas evidencias aportadas por la asociación faunística recuperada en distintos niveles de la Formación Cerro Azul confirma ampliamente estas conclusiones.

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, que financió parcialmente este trabajo.

Referencias

- Barros, N. A. y Reig, O. A. (1988). Descripción y comparación de los cariotipos de *Lestodelphis halli* y de *Thylamys venustus*. *IV Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Res., Tucumán, 7.
- Bondésio, P., Laza, J., Scillato Yané, G. J., Tonni, E., y Yucetich, M. G. (1980). Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. *II Cong. Arg. de Paleont. y Bioestr. y I Congr. Latinoam. de Paleont.* III: 101-127.
- Calmels, 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.
- Calmels, A. P., Visconti, G., Carballo, O. y Sbrocco, J. (1996). Los sedimentos del Pleistoceno tardío-Holoceno

- no encauzados en el Valle de Quehué, provincia de La Pampa. *Actas VI Reunión Arg. de Sedimentología. I Simposio de Arcillas*, Bahía Blanca: 135-140.
- Campbell, K. E. y Tonni, E. P. (1980). A new genus of teratorn from the Huayquerian of Argentina (Aves, Teratornithidae). *Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County*, 330: 59-68.
- Creighton, G. K. (1985). Phylogenetic inference, biogeographic interpretations, and the patterns of speciation in *Marmosa* (Marsupialia, Didelphidae). *Acta Zool. Fennica*, 170:121-124.
- Esteban, G., Nasif, N., y Montalvo, C. I. (1996). Nuevos registros de Dasypodidae (Edentata) del Terciario tardío (Huayqueriense) de la Provincia de La Pampa. *Ameghiniana*, 33: 464.
- 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, págs. 103-137.
- Goddard, E. N., Trask, P. D., De Ford, R. K., Rove, O. N., Sindewall, J. T., y Overbeck, R. M. (1948). Rock-Color Chart. *Geol. Soc. Am.*, Colorado.
- Goin, F. J. (1991). *Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico tardío de la Región Pampeana*, Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 327 págs.
- Goin, F. J. (1995). 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, págs. 165-179.
- Goin, F. J. (1997a). New clues for understanding Neogene Marsupial radiations. En: (R. Kay, R. Madden, R. Cifelli, y J. Flynn, eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, págs. 187-206.
- Goin, F. J. (1997b). Sobre la edad y afinidades de *Zygolestes paranensis* Ameghino, 1898 (Marsupialia: Didelphidae: Marmosinae) *Neotrópica*, 43: 15-19.
- Goin, F. J. (1997c). *Thylamys zettii*, nueva especie de marmosino (Marsupialia, Didelphidae) del Cenozoico de la región pampeana. *Ameghiniana*, 34: 481-484.
- Goin, F. J. Quaternary Marsupials of Southern South America. Manuscrito enviado a *Quater. South America and Antarctic Peninsula*.
- Goin, F. J. y Montalvo, C. I. (1988). Revisión sistemática y reconocimiento de una nueva especie del género *Thylatheridium* Reig (Marsupialia, Didelphidae). *Ameghiniana*, 25: 161-167.
- Goin, F. J., Montalvo, C. I. y Visconti, G. (1997). Los Marsupiales de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío), provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 34: 536.
- Goin, F. J. y Pardiñas, U. F. J. (1996). Revisión de las especies del género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). Su significación filogenética, estratigráfica y adaptativa en el Neógeno del cono sur sudamericano. *Estudios Geol.*, 52: 327-359.
- Goin, F. J., Pardiñas, U. F. J., y Lezcano, M. J. (1994). Un nuevo resto del cenoléstido *Pliolestes* Reig, 1944 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 31: 15-21.
- Goin, F. J. y Pascual, R. (1987). News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmylidae (Late Tertiary of Argentina). *Anal. Acad. Nac. Cs. Ex. Fís. y Nat.*, 39: 219-246.
- Goin, F. J. y Rey, P. (1997). Sobre las afinidades de *Monodelphis* Burnett, 1830 (Mammalia: Marsupialia: Marmosinae). *Neotrópica*, 43: 93-98.
- Herhkovitz, P. (1982). The staggered marsupial third lower incisor (I3). *Geobios*, 6: 191-200.
- Laza, J. (1982). Signos de actividad atribuibles a *Atta* (Myrmicidae, Hymenoptera) en el Mioceno de la provincia de La Pampa, República Argentina. Significación paleozoogeográfica. *Ameghiniana*, 19: 109-124.
- Linares, E., Llambías, E. y Latorre, C. (1980). Geología de la provincia de La Pampa, República Argentina y Geocronología de sus rocas metamórficas y eruptivas. *Rev. Asoc. Geol. Argentina*, 35: 87-146.
- Llambías, E. (1975). *Geología de la provincia de La Pampa y su aspecto minero*. Dirección de Minas de la provincia de La Pampa, Santa Rosa, informe inédito.
- Marshall, L. G. (1987). Systematics of Itaboraian (middle Paleocene) age «opossum-like» marsupials from the limestone quarry at São José de Itaboraí, Brasil. En: (M. Archer, edit.), *Possums and Opossums, Studies in Evolution*. Surrey Beatty & Sons and The Royal Zool. Soc. New South Wales, Sidney, págs. 91-160.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. (1983). Mammals and stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mém. Extr.*, págs. 1-93.
- 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. (new series)*, Chicago, 9: 1-80.
- Mones, A. (1980). Sobre una colección de vertebrados fósiles de Monte Hermoso (Plioceno Superior), Argentina, con la descripción de una nueva especie de *Marmosa* (Marsupialia, Didelphidae). *Com. Paleont. del Museo de Hist. Nat. de Montevideo*, 8: 159-169.
- 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., Pügener, L. A. y Cardonatto, M. C. (1995). Mamíferos de Edad Huayqueriense (Mioceno tardío), Laguna Chillhué, provincia de La Pampa. *IV Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses*, Junín, Buenos Aires, 1: 73-79.
- Montalvo, C. I., Cardonatto, M. C., Visconti, G., Verzi, D. H. y Vucetich, M. G. (1996a). Vertebrados de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) del Valle de Quehué, provincia de La Pampa, Argentina. *Actas de las VI Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales*, Santa Rosa, La Pampa, 1: 159-165.
- Montalvo, C. I., Vucetich, M. G. y Verzi, D. H. (1996b). Presencia de *Theridomysops parvulus* (Rodentia, Echimyidae, Eumysopinae) en la Formación Cerro Azul, provincia de La Pampa. *Ameghiniana*, 33: 467.
- Oliveira, E., Goin, F. J. y Candela, A. M. (1996). Un nuevo marsupial «Pseudodiprotodonte» del Paleoceno medio de Itaboraí (Brasil). Consideraciones sobre el origen, radiación y heterocronía en los Paucituberculata. *Ameghiniana*, 33: 468.

- Osgood, W. H. (1921). A monographic study of the American marsupial, *Caenolestes*. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.*, 14: 1-162.
- Pascual, R. (1961). Un nuevo *Cardiomyinae* (Rodentia, Caviidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 2: 61-64.
- Pascual, R. y Bocchino, A. (1963). Un nuevo *Borhyaeninae* (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., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. y Tonni, E. P. (1966). Las edades del Cenozoico mamífero de la provincia de Buenos Aires. Las edades caracterizadas por mamíferos. En: (A. Borrello, y R. Pascual, eds.), *Paleontografía Bonaerense. IV Vertebrata*. Comis. Inv. Cient. CIC, Buenos Aires, págs. 3-27.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E., y Prado, J. L. (1996). Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. En: (G. Arratia, edit.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, München Geowissenschaftliche Abhandlungen, Munich, 30: 265-319.
- Pascual, R., Pisano, J. y Ortega Hinojosa, E. J. (1965). Un nuevo *Octodontidae* (Rodentia, Caviomorpha) de la Formación Epecuén (Plioceno medio) de Hidalgo (provincia de La Pampa). Consideraciones sobre los *Ctenomyinae* Reig, 1958 y la morfología de sus molares. *Ameghiniana*, 4: 19-30.
- Patterson, B. D. y Gallardo, M. H. (1987). *Rhyncholestes raphanurus*. En: *Mammalian Species*, The American Society of Mammalogists, 286: 1-5.
- Ramonell, C. G., Tullio, J., Calmels, A. P. y Carballo, O. C. (1993). Provincia de La Pampa. En: (M. Iriondo, edit.), *El Holoceno en la Argentina*, CADINQUA, Buenos Aires, 2: 71-80.
- Reig, O. A. (1952). Descripción previa de nuevos Ungulados y Marsupiales fósiles del Plioceno y del Eocuarario argentinos. *Rev. Mus. Mun. Cs. Nat. y Trad. Mar del Plata*, 1: 119-129.
- Reig, O. A. (1958a). Comunicación preliminar sobre nuevas especies del género *Thylatheridium* Reig. *Neotrópica*, 4: 89-95.
- Reig, O. A. (1958b). Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. II. Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia (Marsupialia: Didelphidae, Borhyaenidae). *Acta Geol. Lilloana*, 2: 255-293.
- 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 classifications of this and of the Cretaceous and Paleogene New World and European Metatherians. En: (M. Archer, edit.), *Possums and Opossums, Studies in Evolution*. Surrey Beatty & Sons and The Royal Zool. Soc. New South Wales, Sidney, págs. 1-89.
- 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.
- Retallack, G. J. (1988). Field recognition of paleosols. *Geol. Soc. Amer. Special Paper*, 216, 20 págs.
- 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.
- Stelhi, F. G., y Webb, S. D. (eds.) (1985). *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York y London, 532 págs.
- Simpson, G. G. (1970). The *Argyrolagidae*, extinct South American Marsupials. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 139, 1: 1-81.
- Simpson, G. G. (1974). Notes on the *Didelphidae* (Mammalia, Marsupialia) from the Huayquerian (Pliocene) of Argentina. *Amer. Mus. Novit.*, 2259: 1-15.
- Tambussi, C. P. (1987). Catálogo crítico de los *Tinamidae* (Aves: Tinamiformes) fósiles de la República Argentina. *Ameghiniana*, 24: 241-244.
- Tate, G. H. H. (1933). A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, 66: 1-250.
- Verzi, D. H. (1994). *Origen y evolución de los Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae): un análisis de anatomía craneo-dentaria*, Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, tomo I, 227 págs., tomo II, 114 págs.
- Verzi, D. H., Montalvo, C. I. y Vucetich, M. G. (1990). La sistemática de los más antiguos *Ctenomyinae* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno Superior. *Ameghiniana*, 27: 391.
- Verzi, D. H., Montalvo, C. I. y Vucetich, M. G. (1991). Nuevos restos de *Xenodontomys simpsoni* Kraglievich y la sistemática de los más antiguos *Ctenomyinae* (Rodentia, Octodontidae). *Ameghiniana*, 28: 325-331.
- Verzi, D. H., Montalvo, C. I. y Vucetich, M. G. (1996). Estado sistemático, afinidades y significado evolutivo del octodóntido *Neophanomys biplicatus* del Mioceno tardío-Plioceno temprano? de Argentina (Rodentia, Caviomorpha). *Ameghiniana*, 33: 472.
- Verzi, D. H., Montalvo, C. I. y Vucetich, M. G. (1999). Afinidades y significado evolutivo de *Neophanomys biplicatus* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina. *Ameghiniana*, 36: 83-90.
- Verzi, D. H., Vucetich, M. G., y Montalvo, C. I. (1994). Octodontid-like *Echimyidae* (Rodentia): an Upper Miocene episode in the radiation of the family. *Palaeo-vertebrata*, 23: 199-210.
- Verzi, D. H., Vucetich, M. G., y Montalvo, C. I. (1995). Un nuevo *Eumysopinae* (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de la provincia de La Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. *Ameghiniana*, 32: 191-195.
- Zetti, J. (1967). Sobre la presencia del género *Marmosa* (Didelphidae, Marsupialia) en sedimentos de la Formación Epecuén (Plioceno medio). *Ameghiniana*, 5: 169-173.
- Zetti, J. (1972). *Los mamíferos fósiles de Edad Huayqueriense (Plioceno medio) de la región pampeana*, Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 122 págs.

Recibido el 25 de junio de 1998.

Aceptado el 29 de noviembre de 1999.