

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Análisis sistemático de elementos postcraneales de un Homalodotheriidae (Mammalia, Notoungulata) del Deseadense (Oligoceno Tardío) de Mendoza (Argentina)

FEDERICO DAMIÁN SEOANE

Directoras: Dra. M^a Esperanza Cerdeño y Dra. Claudia Marsicano

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Noviembre 2013

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	3
RESUMEN.....	4
1. INTRODUCCIÓN.....	5
1.1. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	12
2. ANTECEDENTES.....	14
2.1. HOMALODOTHERIIDAE.....	14
2.2. LA EDAD MAMÍFERO DESEADENSE.....	17
2.3. QUEBRADA FIERA.....	20
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	24
3.1. MATERIALES.....	24
3.2. MÉTODOS.....	25
4. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	27
4.1. MATERIAL REFERIDO.....	27
4.2. DESCRIPCIÓN DE LOS ELEMENTOS POSTCRANEALES.....	28
4.2.1. CARPO Y TARSO.....	28
4.2.2. METÁPODOS.....	38
4.2.3. FALANGES.....	46
4.3. COMPARACIÓN.....	51
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	58
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62

Agradecimientos

Principalmente quiero agradecer a mi familia, el pilar fundamental de mi vida y mis estudios, quienes me apoyaron en todo momento. Particularmente, quiero agradecer a mi compañera de vida, a Lorena De Luca, quien me acompañó en todo momento, estuvo en todos los momentos difíciles y me ayudó a seguir adelante, siempre caminando junto a mí. A todos ellos les dedico la tesis.

Quiero agradecer a la Dra. María Esperanza Cerdeño, por confiar en mí para realizar el trabajo de investigación, darme un lugar en su proyecto y por acompañarme y guiarme en la última etapa de mi carrera de licenciatura.

A la Dra. Claudia Marsicano, por sus incontables consejos a lo largo de mis estudios, quien, como asesora del plan de tesis y directora de la misma, me brindó su apoyo en todo momento, solucionando todos los inconvenientes que se presentaron.

Al Dr. Ricardo Villalba, director del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, quien me abrió las puertas de dicha institución.

Quiero agradecer al Dr. Alejandro Kramarz y a Stella Álvarez, por haberme permitido consultar el material de la colección Ameghino del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, y al Dr. Marcelo Reguero por poner a mi disposición el material de la colección del Museo de Ciencias Naturales de La Plata.

Quiero agradecer a la Dra. Bárbara Vera por facilitarme bibliografía, fotografías y por sus consejos en este último seminario.

A todos los docentes que guiaron mi carrera y mis estudios. A mis compañeros, que hicieron que mis años de estudio sean inolvidables.

Resumen

El orden Notoungulata Roth, 1903 reúne a dos subórdenes de mamíferos extintos sudamericanos: Toxodontia y Typotheria. El suborden Toxodontia, en particular, comprende cinco familias: Leontiniidae, Toxodontidae, Homalodotheriidae, Isotemnidae y Notohippidae. La familia Homalodotheriidae está representada por las formas patagónicas antiguas del Oligoceno Tardío y del Mioceno Temprano (géneros *Asmodeus* y *Homalodotherium*, respectivamente) y por las formas más derivadas del Mioceno Tardío bonaerense (género *Chasicotherium*). Se caracteriza por poseer todos los dientes en serie ininterrumpida; paladar corto; abertura nasal anterior muy grande, casi cuadrada; metacarpales con faceta en la epífisis distal fuertemente cóncava anteriormente, que articula con la superficie fuertemente convexa de la falange 1^a; calcáneo con faceta para la fíbula muy desarrollada y faceta articular para el navicular; astrágalo de cabeza articular anterior muy prolongada y convexa, y tróclea levemente cóncava. El reciente hallazgo de restos postcraneales de Homalodotheriidae en la localidad de Quebrada Fiera en el SO de la provincia de Mendoza (Argentina), en niveles de edad Deseadense, representa el primer registro extrapatagónico de esta familia en el Oligoceno Tardío y constituye el objeto de estudio de esta Tesis de Licenciatura. Se establecieron las siguientes hipótesis de trabajo: 1- los restos postcraneales de Homalodotheriidae recuperados en Quebrada Fiera corresponden al género *Asmodeus*, conocido en niveles equivalentes del Oligoceno de Patagonia; 2- los restos de *Asmodeus* de Quebrada Fiera representan una especie distinta a las descriptas en Patagonia y amplían la diversidad y la distribución geográfica del género; 3- las diferencias de talla entre los huesos postcraneales del homalodotérido de Quebrada Fiera responden a una variación intraespecífica, representando probablemente un

dimorfismo sexual. Para comprobar dichas hipótesis, se plantearon los objetivos siguientes:

1- describir morfológica y métricamente los ejemplares de Homalodotheriidae hallados en niveles deseadenses del yacimiento de Quebrada Fiera; 2- establecer su identidad taxonómica a través de su comparación con el material conocido de los géneros *Asmodeus* (Edad Deseadense) y *Homalodotherium* (Edad Santacrucese); 3- discutir la distribución ambiental y geográfica de los homalodotéridos durante el Deseadense. El estudio morfológico y métrico realizado permitió concluir que: 1) los restos postcraneales de homalodotérido del Deseadense de la localidad de Quebrada Fiera, Mendoza, corresponden a una única especie dentro del género *Asmodeus*; 2) sobre la base de las diferencias observadas con los restos de *Asmodeus* de Patagonia, se considera una especie nueva del género; 3) se describen por primera vez para *Asmodeus* algunos elementos postcraneales, como Mc III, Mc IV, Mc V, cuboides, unciforme, pisiforme y falange 2^a, ampliando así el conocimiento de su anatomía; 4) por la talla y el estado de osificación de los restos óseos hallados, se interpreta un posible dimorfismo sexual, representado por metápodos muy robustos y grandes, aun siendo subadultos, junto con otros más chicos y gráciles; 5) la presencia de *Asmodeus* nov. sp. en Mendoza supone el primer registro de este género en una localidad extrapatagónica, ampliándose de esta forma no solo su diversidad, sino también la distribución geográfica del género y la familia.

1. Introducción

Durante la mayor parte del Cenozoico, América del Sur constituyó un continente isla, separándose de Antártida hace aproximadamente 24 Ma., en el Oligoceno Tardío, con la formación del pasaje de Drake (Benedetto, 2010). En este contexto geológico fue cuando se produjo la radiación adaptativa de una biota altamente endémica en América del Sur, principalmente de los mamíferos terrestres (Pascual, 1986; Benedetto, 2010), que Simpson (1980) definió como el primer estrato faunístico, restringido al Paleoceno-Eoceno, incluyendo grupos autóctonos de ungulados, xenartros y marsupiales. Estas faunas endémicas perduraron en el tiempo, viéndose altamente afectadas por cambios climáticos a través del Cenozoico y finalmente por la competencia con las faunas de América del Norte, luego del Gran Intercambio Biótico Americano, favorecido por el levantamiento del Istmo de Panamá (Pascual, 1986; Benedetto, 2010).

Lydekker (1894, según Simpson, 1948), en una de las primeras clasificaciones de los ungulados sudamericanos, clasificó los géneros que se conocían en ese momento en cuatro familias: Pachyrucidae, Typotheriidae, Toxodontidae y Homalodotheriidae. Las tres primeras familias se incluyeron en Toxodontia y Homalodotheriidae se incluyó en Astrapotheria, siendo subórdenes dentro de Ungulata.

Ameghino, a pesar de que fue el investigador que más trabajó en notoungulados, nunca los reconoció como un grupo verdadero. En su clasificación final (Ameghino, 1906), dispuso los géneros que conforman Notoungulata en 22 familias, distribuidas en los órdenes Prosimiae, Hyracoidea, Typotheria, Toxodontia, Hippoidea, Condylarthra y Ancylopoda, de los cuales, solo Typotheria y Toxodontia corresponden a formas endémicas

de América del Sur (Simpson, 1948; Billet, 2011). Previamente, Ameghino (1894b) había agrupado Homalodotheriidae e Isotemnidae en el orden Entelonychia, que incluía a *Homalodotherium* y algunos géneros de notoungulados eocenos. En su clasificación final, Ameghino abandonó ese término y agrupó a los miembros de los Entelonychia en Ancylopoda (Ameghino, 1906; Scott, 1930, Simpson, 1948).

Roth (1903) fue quién distinguió a Notoungulata como un clado monofilético, basándose en las regiones temporal, occipital y auditiva del cráneo. Excluyó a Litopterna, Astrapotheria y los ungulados de origen no sudamericano. Conformó el orden Notoungulata con siete familias: Toxodontidae, Notohippidae, Notopithecidae, Notostylopidae, “Typotheriidae” (Mesotheriidae), “Homalodontotheriidae” (Homalodotheriidae) y Archaeohyracidae.

Osborn, en 1910, categorizó a Notoungulata como superorden e incluyó en él a Toxodontia, Litopterna y Pyrotheria, y dentro de Toxodontia ubicó a Homalodotheria, Astrapotheria, Toxodontia (*sensu stricto*) y Typotheria.

Simpson (1945) postuló que Litopterna, Astrapotheria y Pyrotheria debían ser excluidos de Notoungulata por diferencias craneales y de los miembros, con lo que el orden quedaba conformado por Toxodontia, Typotheria y Entelonychia, este último agrupando a *Homalodotherium* y notoungulados eocenos. Ubicó a Litopterna, Astrapotheria, Notoungulata y Trigonostilopoidea en el superorden Protoungulata, junto con los Condylarthra, mientras que a Xenungulata y Pyrotheria los acercó a los proboscídeos, en el superorden Paenungulata (Simpson, 1945; Reig, 1981).

Patterson (1932, 1936), estudiando a *Homalodotherium*, propuso que era muy similar a *Toxodon*, solo con miembros más desarrollados, por lo que unió los subórdenes

Entelonychia y Toxodontia. Por otro lado, propuso la separación de Hegetotheriidae y Typotheria *sensu stricto* (Interatheriidae + Mesotheriidae), denominando el suborden Hegetotheria.

Simpson (1948), sobre la base de nuevos descubrimientos, retuvo los cuatro grupos clásicos, pero ubicó muchos de los grupos eocenos de los Entelonychia en un suborden primitivo llamado Notioprogonia (Henricosborniidae + Notostylopidae). Con esta última caracterización, el orden Notoungulata quedaba formado por cuatro subórdenes: Toxodontia, Typotheria, Hegetotheria y Notioprogonia.

McKenna realizó un estudio filogenético de los mamíferos, en el cual agrupó a todos los ungulados endémicos sudamericanos en un clado común, denominado mirorden Meridiungulata, bajo el supuesto de un origen común a partir de un antecesor afín a los didolodóntidos, en el Cretácico superior. Propuso seis órdenes de ungulados sudamericanos: Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Trigonostylopoidea, Xenungulata y Pyrotheria (ver Reig, 1981). En estudios ulteriores, Patterson (1977) concluyó que los Pyrotheria son un grupo de Notoungulata con gran especialización, con lo que Meridiungulata quedaba conformado con cinco órdenes.

Van Valen (1978, según Reig, 1981) adoptó el concepto de Meridiungulata, pero excluyó a Xenungulata, ubicándolo en el superorden Protoungulata, junto con Condylartha, Pantodonta, Dinocerata y posiblemente Tubulidentata.

Reig (1981) aceptó la postura de McKenna con la modificación posterior de Patterson (1977), es decir, cinco órdenes monofiléticos de ungulados endémicos agrupados en un clado monofilético denominado mirorden Meridiungulata, y destacó una dicotomía

en los meridiungulados: los Notoungulata, por un lado, y los Litopterna, Astrapotheria, Trigonostylopoidea y posiblemente Xenungulata, por el otro.

La clasificación de los ungulados quedó latente hasta el trabajo de Cifelli (1993), en el cual se analizan las relaciones filogenéticas de los ungulados sudamericanos. Allí, se sustenta el clado Meridiungulata, conformado por los cinco órdenes de ungulados sudamericanos: Notoungulata, Litopterna, Astrapotheria, Xenungulata y Trigonostylopoidea. En el estudio de los notoungulados, en particular, Cifelli demostró la parafilia de Notioprogonia y de Entelonychia, términos que quedaron abandonados. A partir de ello, se originó la definición actual de Notoungulata, compuesta por dos subórdenes monofiléticos, Toxodontia y Typotheria, y 13 familias: Henicosborniidae, Notostylopidae, Isotemnidae, Homalodotheriidae, Leontiniidae, Notohippidae y Toxodontidae dentro de Toxodontia y Oldfieldthomasiidae, Archaeopithecidae, Interatheriidae, Archaeohyracidae, Mesotheriidae y Hegetotheriidae dentro de Typotheria (Cifelli, 1993).

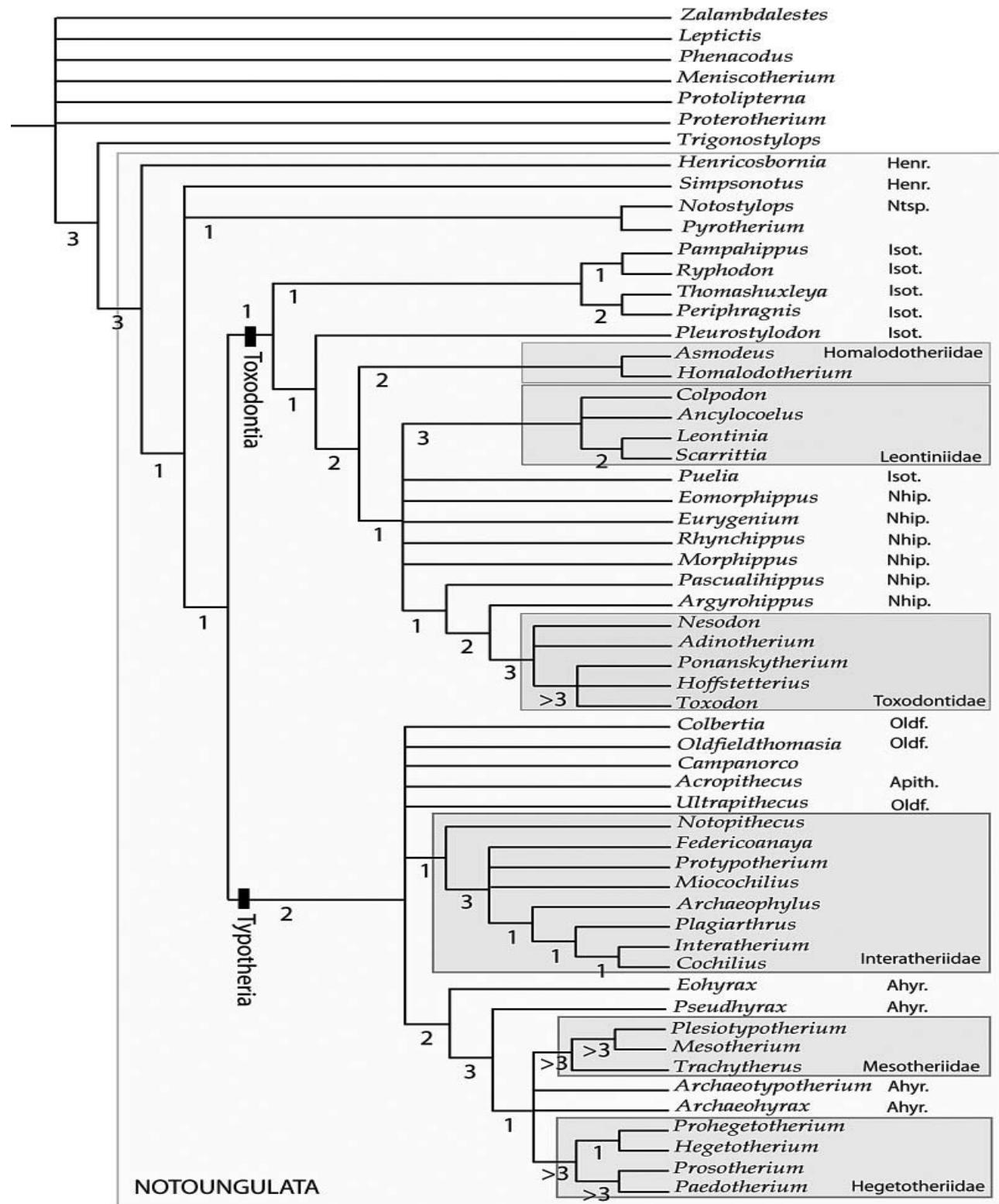
Años más tarde, de Muizon y Cifelli (2000) realizaron un estudio sistemático y filogenético de la fauna de Tiupampa, en Bolivia, particularmente sobre los “condilartros”. Allí propusieron que los Litopterna deberían agruparse junto a Didolodontidae, Mioclaneidae (de América del Norte) y Kollpaniinae (Mioclaneidae de América del Sur) en el orden Panameriungulata, otorgando categoría de suborden a Litopterna. Aceptar esta propuesta conlleva aceptar que los Meridiungulata tienen un origen parafilético o polifilético. Sin embargo, de Muizon y Cifelli (2000) aceptaron la designación de Meridiungulata debido a la ausencia de información postcraneal en los Panameriungulata,

ya que los Litopterna poseen similitudes en la dentición con los Mioclaneidae y Didolodontidae, pero su distinción reside en el esqueleto postcraneal.

Shockley y Anaya (2008), analizando la fauna Deseadense de Salla, Bolivia, consideraron a Pyrotheria con el mismo rango taxonómico que Notoungulata, ambos a nivel de orden.

El trabajo de Billet (2011), más exhaustivo y exclusivo al orden Notoungulata, corroboró las conclusiones de Cifelli (1993), además de proporcionar información sobre las relaciones filogenéticas de las familias del orden. Concluyó que las familias Homalodotheriidae, Leontiniidae, Toxodontidae, Hegetotheriidae, Interatheriidae y Mesotheriidae son grupos monofiléticos, mientras que Henricosborniidae, Notostylopidae, Isotemnidae, Notohippidae, Oldfieldthomasiidae, Archaeopithecidae y Archaeohyracidae son parafiléticas o polifiléticas, además de apoyar la monofilia del orden Notoungulata, aún con la inclusión de Pyrotheria dentro del grupo (Fig. 1).

Figura 1: Relaciones filogenéticas del orden Notoungulata. Familias monofiléticas recuadradas en gris. Abreviaturas: Henr.: Henricosborniidae; Ntsp.: Notostylopidae; Nhip.: Notohippidae; Isot.: Isotemnidae; Oldf.: Oldfieldthomasiidae; Apith.: Archaeopithecidae; Ahyr.: Archaeohyracidae. Extraído de Billet (2011).



En el contexto de los Notoungulata, el registro de la familia Homalodotheriidae es escaso y, en consecuencia, hay muy pocos estudios realizados exclusivamente sobre la familia o los géneros que la componen. Para el Oligoceno Tardío se definió un solo género, *Asmodeus* Ameghino, 1894b, de distribución patagónica. Sin embargo, las investigaciones que se llevan a cabo en niveles paleógenos de la provincia de Mendoza han dado como resultado el hallazgo de numerosos restos de ungulados nativos, entre los cuales se identificaron ejemplares atribuibles a un Homalodotheriidae. Estos restos proceden de la localidad de Quebrada Fiera, SO de Mendoza, y el estudio que aquí se presenta contribuye a ampliar el conocimiento de esta familia durante la Edad Mamífero Deseadense y, en particular, del género *Asmodeus*.

1.1. Objetivos e Hipótesis.

Objetivos

- Realizar el estudio de los ejemplares de notoungulados Homalodotheriidae del yacimiento oligoceno de Quebrada Fiera, Mendoza.
- Comparar con los restos de *Homalodotherium* y *Asmodeus* depositados en distintas colecciones: Museo Argentino de Ciencias Naturales “B. Rivadavia” y Museo de La Plata, a fin de establecer la determinación taxonómica precisa del material de Mendoza y la diversidad específica del género *Asmodeus*.
- Actualizar la distribución geográfica del género *Asmodeus* y de la familia Homalodotheriidae en el Paleógeno de Argentina y otras áreas sudamericanas.

Hipótesis

- Los restos postcraneales de Homalodotheriidae recuperados en Quebrada Fiera corresponden al género *Asmodeus*, conocido en niveles equivalentes del Oligoceno de Patagonia.
- Los restos de *Asmodeus* de Quebrada Fiera representan una especie distinta a las descriptas en Patagonia y amplían la diversidad y la distribución geográfica del género.
- Las diferencias de talla entre los huesos postcraneales del homalodotérido de Quebrada Fiera responden a una variación intraespecífica, representando probablemente un dimorfismo sexual.

2. Antecedentes

2.1 Homalodotheriidae

Tal como se expresó en la introducción, la familia Homalodotheriidae se incluye en el orden Notoungulata creado por Roth (1903), basándose en una configuración única de la región temporal del cráneo (Billet, 2011).

De acuerdo con Billet (2011), el orden Notoungulata reúne dos subórdenes monofiléticos: Toxodontia y Typotheria. Toxodontia agrupa familias monofiléticas, como Homalodotheriidae, Leontiniidae y Toxodontidae, y familias parafiléticas, como Isotemnidae y Notohippidae. El suborden Typotheria reúne grupos monofiléticos como Interatheriidae, Mesotheriidae y Hegetotheriidae, y no monofiléticos, como Oldfieldthomasiidae, Archaeopithecidae y Archaeohyracidae (Fig. 1).

El registro de los notoungulados se extiende desde el Paleoceno hasta el Pleistoceno (Cerdeño, 2011). Durante ese lapso de tiempo, experimentaron una gran diversidad morfológica y con gran variedad de tamaño, comprendiendo formas cuyo aspecto sería similar a hipopótamos y rinocerontes (Toxodontia) y otras más comparables a conejos y liebres (Typotheria) (Cassini *et al.*, 2011, 2012).

La familia Homalodotheriidae, en particular, se caracteriza por poseer todos los dientes en una serie ininterrumpida, sin diastemas; paladar corto, cóncavo, redondeado adelante; órbitas abiertas; abertura nasal anterior muy grande, casi cuadrada; calcáneo con la faceta fibular muy desarrollada y con faceta articular para el navicular; astrágalo de cabeza articular muy prolongada y convexa, y la superficie de la tróclea levemente cóncava; metacarpos con faceta distal prolongada anteriormente, formando una concavidad característica que responde a la convexidad proximoanterior de las primeras falanges; falanges ungueales hendidas; huesos del carpo y tarso en hileras alternadas; miembros

pentadáctilos, anteriores muy robustos y digitígrados, posteriores robustos y plantígrados (Ameghino, 1891; Elissamburu, 2010; Cassini *et al.*, 2012).

Los trabajos particulares y exclusivos de la familia Homalodotheriidae son muy escasos, dada la poca abundancia de restos y la baja diversidad del grupo.

Los trabajos de Flower (1873-1874), Ameghino (1891, 1894b, 1895, 1897, 1901, 1902), Scott (1930), Patterson (1934), Riggs (1937), Cabrera y Kraglievich (1931) y Ringuelet (1957) describieron los principales géneros y especies que componen la familia Holomalotheriidae: género *Asmodeus* Ameghino, 1894 del Deseadense (Fig. 2) (Oligoceno Tardío) (Ameghino, 1895, 1897, 1901, 1902), género *Homalodotherium* Huxley, 1870 del Santacruceño (Mioceno Temprano) (Riggs, 1937; Scott, 1930; Ameghino, 1891, 1894b) y género *Chasicotherium* Cabrera y Kraglievich, 1931 del Chasiquense (Mioceno Tardío) (Cabrera y Kraglievich, 1931; Ringuelet, 1957). A estos géneros hay que añadir también *Trigonolophodon*, taxón patagónico creado por Roth (1903) con tres especies: *T. inflatus*, *T. elegans* y *T. modicus*, estableciendo sus semejanzas con *Homalodotherium*. De ellas, *T. modicus*, procedente del Lago Musters (Chubut), se consideró posteriormente como un isotémnido y *T. elegans* (Cañadón Blanco, Chubut) como un notoungulado *incertae sedis* (ver Mones, 1986). Sin embargo, Croft *et al.* (2008) reconocieron *Trigonolophodon* cf. *elegans* entre los homalodotéridos de Tinguiririca, Chile (Edad Tinguiririquense, Oligoceno Temprano), y señalaron, incluso, al género *Periphagnis*, del Mustersense (Eoceno Tardío), como el miembro más antiguo de la familia. Billet (2011) no tuvo en cuenta a *Trigonolophodon* en el análisis cladístico de los notoungulados, pero sí a *Periphagnis*, concluyendo que es un miembro de la familia Isotemnidae.

El registro de *Trigonolophodon* cf. *elegans* en el Oligoceno Temprano de Chile (Croft *et al.*, 2008) supuso el segundo registro de homalodotéridos fuera de Patagonia, que

se sumaba al de *Chasicotherium* en el Mioceno de la localidad Arroyo Chasicó, Buenos Aires (Cabrera y Kraglievich, 1931). El género *Chasicotherium* no va a ser tenido en cuenta en el estudio, ya que a simple vista del material postcraneal depositado en el MLP (ejemplar MLP 27-VIII-1-3) se observan las grandes diferencias morfológicas existentes.

La bibliografía sobre el género *Asmodeus* cuenta solamente con los trabajos de Ameghino (1895, 1897, 1901, 1902), quien definió el género y las especies *A. armatus*, *A. circunflexus*, *A. scotti* y *A. osborni*. Sobre *Chasicotherium* solo hay dos trabajos sobre los mismos restos, el de Cabrera y Kraglievich (1931), quienes definieron el género, y una revisión más detallada de Ringuelet (1957). El género *Homalodotherium* es el más estudiado y exclusivamente patagónico, encontrándose los restos en las localidades santacrucesas de Río Gallegos, Monte León y Monte Observación (Santa Cruz). Luego de los trabajos de Flower (1873-1874), quien definió la especie más conocida, *H. cunninghami*, y Ameghino (1891, 1894b), quien definió las especies *H. segoviae*, *H. excusum* y *H. crassum*, se efectuaron varias revisiones durante los años 30 (Scott, 1930; Patterson, 1934; Riggs, 1937). En la última década, se realizaron estudios con orientaciones paleoecológicas tanto del género *Homalodotherium* (Elissamburu, 2010) como de la familia Homalodotheriidae y el orden Notoungulata (Billet, 2011; Cassini *et al.*, 2012; Elissamburu, 2012).

Los restos atribuibles a *Asmodeus* eran, hasta ahora, exclusivos de Patagonia, hallándose en las localidades deseadenses de Cabeza Blanca (Chubut) y La Flecha (Santa Cruz). Solo se conocen restos de cráneos, tarsos, falanges y huesos largos. Según Ameghino (1895, 1897, 1901, 1902), el género se distingue por el primer premolar superior bien desarrollado y con dos raíces externas muy prominentes; premolares segundo y tercero con dos raíces externas muy divergentes; calcáneo con faceta fibular más ancha que la

ectal (ver discusión al respecto); y astrágalo con perforación astragaliana, más largo que ancho, con cabeza muy convexa hacia delante, y tróclea levemente cóncava.

De lo expuesto anteriormente, se considera que, por lo fragmentario y escaso del material hallado, el conocimiento de la familia Homalodotheriidae y en particular el género *Asmodeus* del Deseadense es pobre y en cierta manera confuso.

2.2 La Edad Mamífero Deseadense

La fauna deseadense se reconoció a partir de los hallazgos realizados por Carlos Ameghino en Patagonia, en la zona de Río Deseado y el Golfo San Jorge (Chubut) en los años 1893-1895. Los restos de mamíferos característicos, incluyendo *Pyrotherium*, fueron hallados en la localidad de La Flecha, 5 km al sur de Río Deseado. Florentino Ameghino propuso el “Piso Pyrotheriense” (Ameghino, 1895, 1897), observando que la fauna allí registrada era más antigua que la santacruceña. Años más tarde, el coleccionista francés A. Tournouër colectó en La Flecha restos de mamíferos que fueron estudiados por Gaudry (1904), por los cuales propuso el “*Étage de Deseado*”, equivalente al “*Étage Pyrotheréen*” de F. Ameghino, reconocido posteriormente como Edad Deseadense (Fig. 2) (Simpson, 1933) y hasta hoy como Edad Mamífero Deseadense (Pascual *et al.*, 2002).

Las asociaciones de mamíferos fósiles halladas en América del Sur permitieron reconocer y definir intervalos temporales, además de inferir cambios climáticos a lo largo del Cenozoico. Los intervalos temporales corresponden a unidades biocronológicas, cuya unidad básica es la Edad Mamífero como un equivalente de las unidades faunísticas que propuso Ameghino en el año 1906 (Pascual *et al.*, 2002). Las Edades Mamífero se definen como conjuntos de taxones que coexistieron en un determinado momento geológico,

reconocidos por el estado evolutivo de los fósiles que contienen, las primeras y/o últimas apariciones en el registro y por los cambios de las asociaciones a través del tiempo (Pascual *et al.*, 1996).

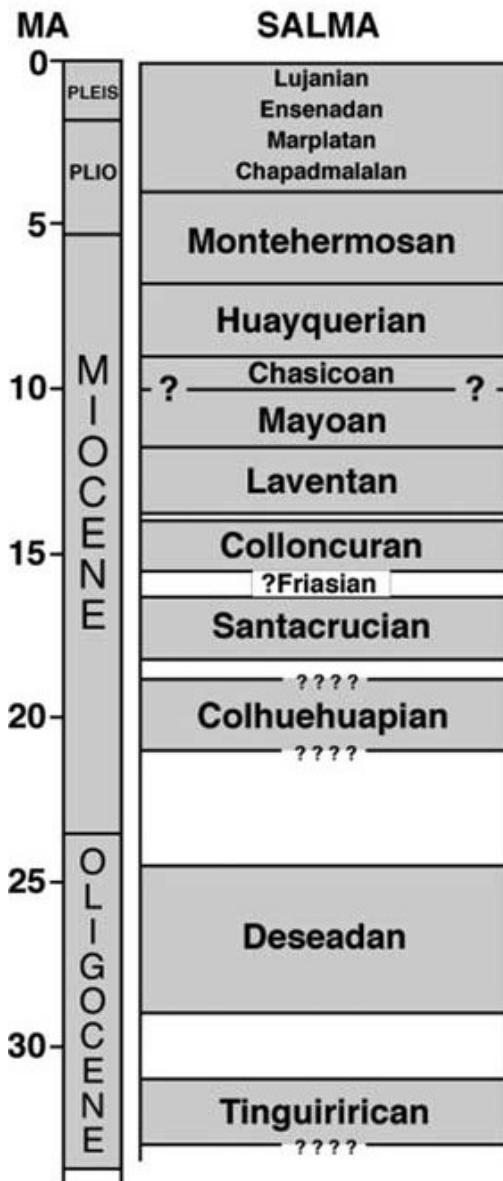


Figura 2. Distribución cronológica de las edades mamífero sudamericanas. Modificado de Croft *et al.* (2008).

Pascual y Ortiz Jaureguizar (1990), determinando el grado de vinculación existente entre las Edades Mamífero, reconocieron que las mismas pueden ser agrupadas en

categorías mayores. Definieron una secuencia jerárquica inclusiva de unidades faunísticas que, de menor a mayor, están representadas por las Edades Mamífero, los Subciclos, Ciclos, Superciclos y Megaciclos Faunísticos. Las categorías menos abarcativas están relacionadas con cambios climáticos y diastróficos de escala regional, mientras que las más abarcativas se relacionan con cambios climáticos y diastróficos de escala global.

Desde un punto de vista paleoecológico y evolutivo, la Edad Mamífero Deseadense se incluye en el Ciclo Faunístico Patagoniano (Subciclo Deseadense), el cual integra el primer Episodio Faunístico denominado Mesocenozoico, del Acontecimiento Faunístico Neocenozoico (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 2002). El Ciclo Patagoniano está formado por las Edades Mamífero Deseadense, Colhuehuapense y Santacrucese y se caracteriza por registrar un marcado cambio biótico, interpretado como un período de modernización. A través de este Ciclo desaparecen los mamíferos “primitivos”, como por ejemplo los marsupiales Polydolopoidea y Groeberioidea, los “ungulados” Trigonostylopoidea, Oldfieldthomasiidae y Didolodontidae, y algunos xenartros, como los Utaetini y Euphractini (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). También se registra la primera aparición de primates (Bolivia), la máxima diversificación de los perezosos y los primeros registros de roedores caviomorfos (Pascual *et al.*, 2002; Shockley y Anaya, 2008).

En la segunda mitad de la Edad Casamayorense (Subedad Barranquense), hace aproximadamente 36 Ma (Eoceno Medio), se registran capas de hielo en la Antártida. Durante los siguientes 10 Ma, con el descenso de la temperatura global, relacionado con la Glaciación Antártica, se produjeron cambios en la fauna de mamíferos, principalmente se redujeron o extinguieron formas braquiodontes, que fueron muy abundantes en el Casamayorense, y en contraposición surgieron taxones de ungulados hipsodontes. Este

proceso se extendió hasta hace unos 25 Ma, coincidiendo con la culminación de la Edad Deseadense. Los cambios faunísticos (principalmente el desarrollo de taxones hipsodontos) y climáticos se relacionan con un ambiente de pastizal, con alta humedad, alternando con periodos secos y ventosos (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 2002).

2.3. Quebrada Fiera

La localidad de Quebrada Fiera se encuentra ubicada en el SO de la provincia de Mendoza, en el Departamento de Malargüe ($36^{\circ} 33' 13,3''$ S, $69^{\circ} 42' 3,5''$ O; 1406 metros sobre el nivel del mar; figuras 3 y 4). Fue descubierta en la década de 1970 por una prospección geológica llevada a cabo por Yacimientos Petrolíferos Fiscales (YPF) (Cerdeño, 2011).

En 1979, Gorroño y colaboradores estudiaron las características tectosedimentarias y estratigráficas del área y, analizando el registro faunístico encontrado, asignaron el depósito a la Edad Mamífero Deseadense, Oligoceno Tardío.

La base del afloramiento de Quebrada Fiera corresponde al grupo Malargüe, que involucra las Formaciones Loncoche y Roca (Campaniano y Maastrichtiano, respectivamente), seguidas por la Formación Pircala-Coihueco (Paleoceno). Por encima de esta última se encuentra el denominado nivel de “Rodados Lustrosos”, formado por conglomerados clásticos, considerados la evidencia estratigráfica de la fase orogénica Pehuenche.

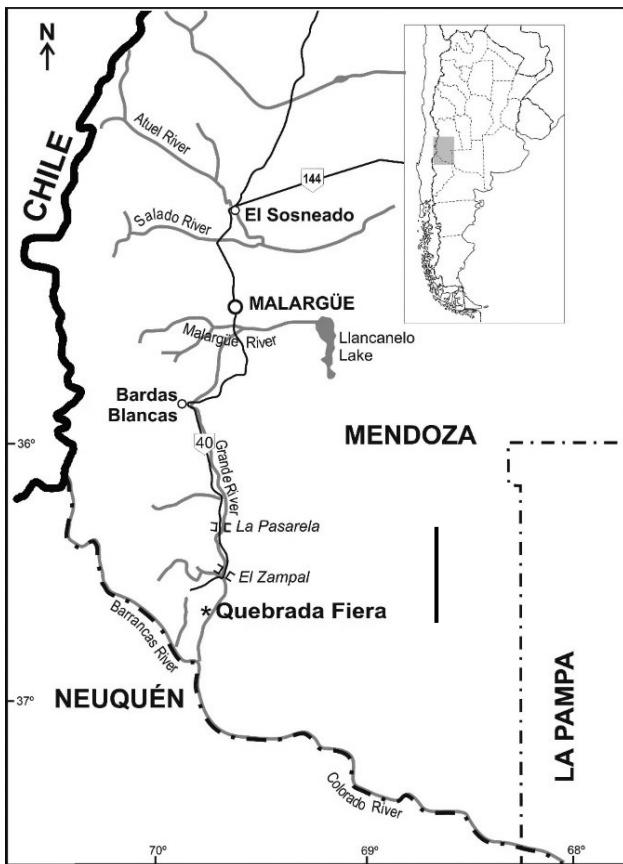


Figura 3: Localización geográfica de Quebrada Fiera, sur de la provincia de Mendoza.
Extraído de Cerdeño (2011). Escala=50 km.

En la capa superior a los rodados se encuentran 37 m de tobas blanco-grisáceas y paleosuelos que conforman el nivel fosilífero de Quebrada Fiera (Fig. 4), considerados actualmente como la base de la Formación Agua de la Piedra (Combina y Nullo, 2008). No se han obtenido dataciones en los niveles de Quebrada Fiera, pero se admite una edad mayor a 19 Ma, resultante de la datación de la capa suprayacente de basalto denominada Basalto de Palaoco (Combina y Nullo, 2011; Cerdeño, 2011).



Figura 4. Imagen de campo de la localidad de Quebrada Fiera. Vista al Noreste

La fauna registrada hasta el momento cuenta con aves, marsupiales carnívoros, como *Proborhyaena gigantea* Ameghino, 1897 y el nuevo taxón *Fieratherium sorex* Forasiepi *et al.*, 2013, y diversos ungulados nativos. Entre ellos, se registra *Pyrotherium* Ameghino, 1888, forma típica de la fauna deseadense de Patagonia, además de representantes de Litopterna y numerosos notoungulados de las familias Hegetotheriidae, Interatheriidae, Archaeohyracidae, Leontinidae, Homalodotheriidae, Toxodontidae y Notohippidae (Cerdeño y Vera, 2010; Cerdeño *et al.*, 2010; Cerdeño, 2011). Asimismo, se han recuperado restos de xenartros (Pilosa y Cingulata) y roedores (Pujos *et al.*, 2010; Cerdeño, 2011).

La asociación faunística de Quebrada Fiera muestra una mezcla de taxones: por un lado, se reconocen formas patagónicas, como por ejemplo *Proboryhaena gigantea*, *Pharsophorus* Ameghino, 1897, *Pyrotherium*; por otro lado, se reconocen especies que están presentes en latitudes más bajas (Bolivia), como el arqueohirácido *Archaeohyrax suniensis* Billet *et al.*, 2009 (Cerdeño *et al.*, 2010) y algunos hegetotéridos (Cerdeño y Reguero, 2013); y además se identifican especies únicas como *Mendozahippus fierensis* (Cerdeño y Vera, 2010) y *Fieratherium sorex* (Forasiepi *et al.*, 2013).

Hasta el momento se conocen pocas localidades en América del Sur de edad Deseadense, aparte de Quebrada Fiera: Cabeza Blanca, Scarrit Pocket y Gran Barranca, en Chubut; La Flecha, en Santa Cruz; la Formación Fray Bentos, en Uruguay y noreste de Argentina; Salla, en Bolivia; Taubaté, en Brasil; y Moquegua, en Perú (Shockey y Anaya, 2008 y bibliografía allí citada). El registro faunístico es similar en todas ellas, en cuanto a familias representadas, con la excepción de los Homalodotheriidae, cuyo registro, hasta ahora, era exclusivo de Patagonia (La Flecha y Cabeza Blanca). Los nuevos hallazgos en Quebrada Fiera, la primera localidad deseadense extrapatagónica en la que se registran homalodotéridos (Cerdeño, 2011) aporta un dato más a los taxones comunes con las faunas deseadenses patagónicas.

3. Materiales y Métodos

3.1. Materiales

El material que sustenta este trabajo consiste en 29 elementos postcraneales (carpos, tarsos, metápodos y falanges) hallados en la localidad de Quebrada Fiera, en el sur de la provincia de Mendoza (Argentina), en niveles deseadenses (Oligoceno Tardío) atribuidos a la base de la Formación Agua de la Piedra. Se detallan en la sección de Paleontología Sistemática (4.1.).

Los ejemplares se encuentran depositados temporalmente en el Área de Paleontología del IANIGLA, Centro Científico Tecnológico CONICET- Mendoza, si bien su repositorio final será la colección del Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J. C. Moyano” de la ciudad de Mendoza.

Además de los restos recuperados por el equipo de investigación del IANIGLA desde 2006, existen algunos especímenes hallados en la época en que se descubrió el yacimiento (1979) y en una prospección de 1996, depositados en el Museo de La Plata.

Se revisaron, como material de comparación, los restos de homalodotéridos oligocenos y miocenos (*Asmodeus*, *Homalodotherium* y *Chasicotherium*) de la colección Ameghino, integrada en la Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de la ciudad de Buenos Aires, así como de la colección de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Se puso especial énfasis en la revisión de los ejemplares tipo que se encuentran en estas colecciones.

De forma complementaria a la revisión directa de materiales, se cuenta con fotos de ejemplares depositados en el extranjero, en concreto en el American Museum of Natural History de Nueva York y el Field Museum of Natural History de Chicago, las cuales se utilizaron para la comparación de los elementos óseos recuperados en Quebrada Fiera.

3.2. Métodos

En primer lugar, se realizó una recopilación bibliográfica referente tanto a la sistemática de la Familia Homalodotheriidae como al yacimiento de Quebrada Fiera y su contexto geológico y estratigráfico dentro del Cenozoico sudamericano.

El análisis de los materiales implica la descripción y medición de los mismos y su comparación anatómica y métrica con los elementos postcraneales homólogos conocidos para los homalodotéridos. Para la descripción de los huesos se siguieron principalmente los trabajos de Scott (1930), Riggs (1937) y Elissamburu (2010), así como otra bibliografía sobre notoungulados del suborden Toxodontia (Miño *et al.*, 2006 y Cerdeño y Vera, 2010). Se realizó el registro fotográfico de cada uno de los ejemplares estudiados. Los caracteres cuantitativos se evaluaron tomando medidas lineales, con un calibre de precisión 0,1 mm.

El mismo proceso se siguió con los materiales de comparación revisados directamente, para poder comparar en detalle tanto la morfología como las dimensiones y establecer las afinidades correspondientes.

En cuanto a la forma de medición y orientación de los huesos, se siguió el trabajo de Cerdeño *et al.* (2012). Para las descripciones se consideraron seis facetas de cada elemento: proximal, distal, anterior, posterior, medial y lateral; se interpretó la faceta anterior en la misma posición que la cabeza del animal, medial en el plano sagital y lateral en el lado

externo del cuerpo. Los elementos se consideraron como un único eje vertical, independientes de su posición anatómica real.

Abreviaturas institucionales.

AMNH: American Museum Natural History; **FMNH:** Field Museum Natural History; **MACN:** Museo Argentino de Ciencias Naturales; **MCNAM-PV:** Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J. C. Moyano”, Paleontología de Vertebrados; **MLP:** Museo de La Plata.

Abreviaturas anatómicas y dimensionales.

Ant: anterior; **cab:** cabeza; **cub:** cuboides; **DAP:** diámetro anteroposterior; **DPD:** diámetro proximodistal; **DT:** diámetro transversal; **epif:** epífisis; **ext:** exterior; **fac:** faceta; **int:** interior; **Mc/Mt:** metacarpal/metatarsal; **post:** posterior; **prox:** proximal.

4. Paleontología sistemática

Orden Notoungulata Roth, 1903

Suborden Toxodontia

Familia Homalodotheriidae Huxley, 1870

Género *Asmodeus* Ameghino, 1894b

Asmodeus nov. sp.

4.1. Material referido

Los ejemplares incluidos en este taxón son los siguientes:

MCNAM-PV 3927 (pisiforme); MCNAM-PV 3888, PV 4111, PV 4236 y PV 4483 (unciformes); MCNAM-PV 4348 y PV 4481 (astrágalos); MCNAM-PV 3906, PV 4101 y PV 4289 (calcáneos); MCNAM-PV 4119 y PV 4382 (cuboides); MCNAM-PV 3923 y PV 4091 (Mc III); MCNAM-PV 3869 y PV 4118 (Mc IV); MCNAM-PV 3870, PV 3878, PV 4102 y PV 4212 (Mc V); MCNAM-PV 4316 (fragmento distal de Mc ?); MCNAM-PV 3880, PV 3881, PV 3882, PV 4270 y PV 4313 (falanges 1^{as}); MCNAM-PV 3883 (falanges 2^{as}); MCNAM-PV 4105 y PV 4340 (falanges 3^{as}).

4.2. Descripción de los elementos postcraneales

4.2.1. Carpo y tarso

Pisiforme. Es un hueso grande (Tabla 1; Fig. 5), robusto, de contorno subrectangular. La cara anterior está formada por una superficie articular, con dos subfacetadas; la anteroproximal, para la ulna, es cóncava en sentido proximodistal y de menor tamaño que la anterodistal, en la cual articula el piramidal, convexa y proyectada hacia la cara medial. En conjunto, el contorno de la superficie articular es triangular. La cara posterior posee una gran tuberosidad, que ocupa un tercio del hueso. En los bordes proximal y distal de la cara anterior hay unas tuberosidades pequeñas, proyectadas hacia la cara medial y lateral, respectivamente.

Tuberrosidad
Superficie articular

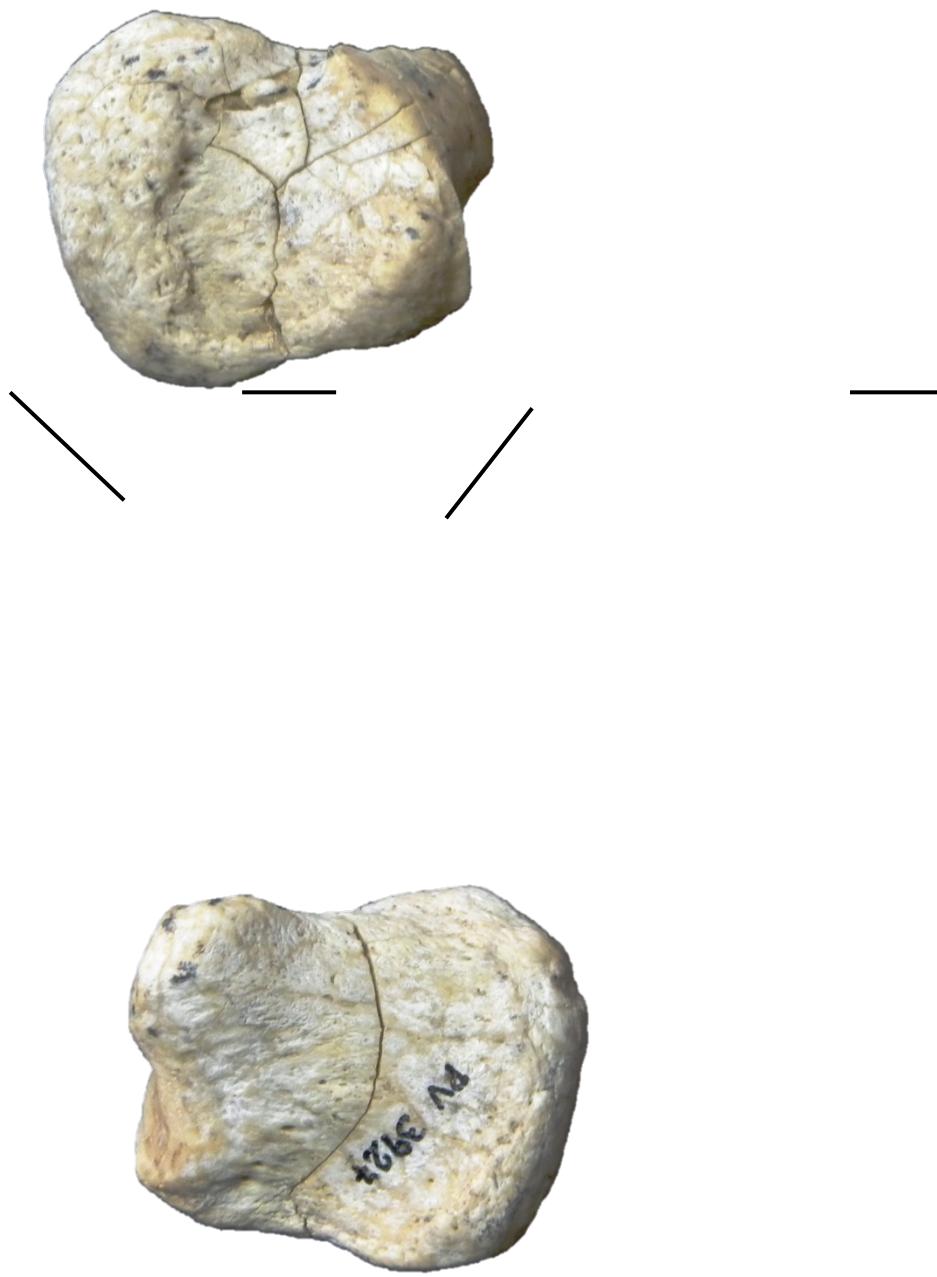


Figura 5. Pisiforme MCNAM PV 3927 en vista medial (izquierda) y lateral (derecha).
Escala=1 cm.

Unciforme. Es un hueso grande, robusto, con el DAP menor que el DT (Tabla 1), de contorno anterior irregular a subrectangular, con la superficie plana y regular (Fig. 6).

En la cara distal se observan dos facetas articulares extendidas a lo largo de toda la superficie, de similar tamaño, ambas cóncavas y delimitadas por una suave depresión entre ellas; la lateral articula con el Mc V y la medial con el Mc IV (Fig. 7). Esta última se encuentra unida a la faceta distal de la cara medial que articula con el Mc III. Esta articulación para el Mc III es levemente cóncava en sentido anteroposterior y está compuesta por dos subfacetas de contorno subcircular, unidas en la región media distal, siendo la anterior de mayor tamaño. Hacia proximal, en la misma cara, pero separada por una pequeña depresión o en superficie continua (MCNAM PV 3888 y MCNAM PV 4483, respectivamente; Fig. 8), se observa la faceta articular para el magno, de contorno subtriangular, la cual, en el ejemplar MCNAM PV 3888, se agudiza fuertemente en su extremo distal. En la cara proximal (Fig. 9), se encuentra la faceta articular para el semilunar, de contorno subrectangular, con el DAP mayor que el DT, de superficie plana a ligeramente cóncava; esta faceta forma una superficie continua con la faceta medial para el magno y con la faceta lateral para el piramidal. Esta última presenta una fuerte inclinación hacia el plano distal y se curva posterodistalmente; es convexa en su región proximal y se vuelve cóncava lateroposteriormente (Fig. 9). El borde lateral de esta faceta marca el límite del hueso a ese nivel, mientras que hacia su extremo lateroposterior y posteriormente a ella hay una tuberosidad roma, no muy saliente.



Figura 6. Unciforme MCNAM PV 3888 en vista anterior. Escala=1cm.

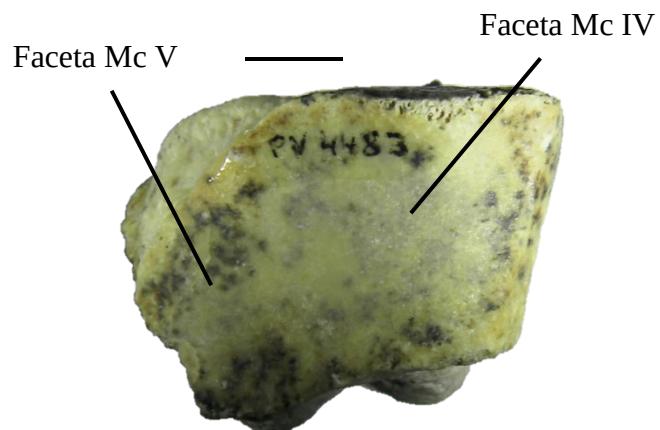


Figura 7. Unciforme MCNAM PV 4483 en vista distal. Escala=1 cm.

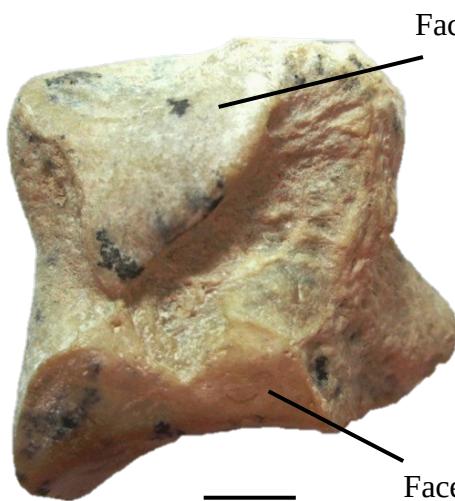


Figura 8. Unciformes MCNAM PV 3888 (izquierda) y MCNAM PV 4483 (derecha) en vista medial. Escala=1 cm.

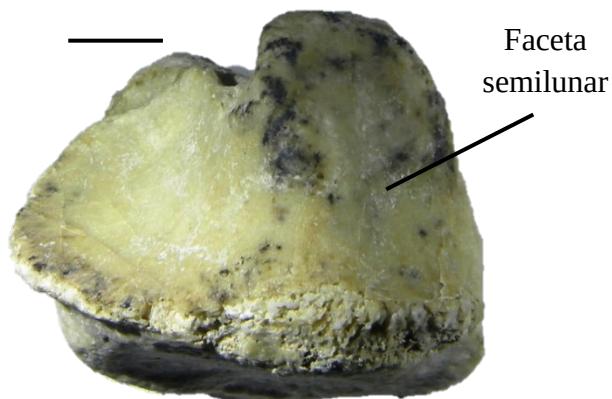
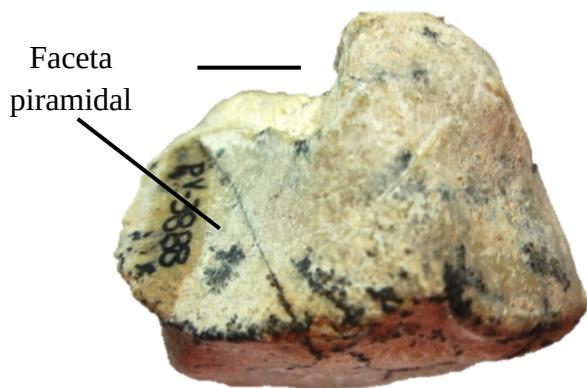


Figura 9. Unciformes MCNAM PV 3888 (izquierda) y MCNAM PV 4483 (derecha) en vista proximal. Escala=1 cm.

Astrágalo. Se encontraron dos fragmentos, en uno (MCNAM-PV 4348) se preservó la mitad distal y en el otro (MCNAM-PV 4381) la mitad proximal. En el ejemplar MCNAM-PV 4348 se observa parte de la tróclea y la cabeza del astrágalo, incompleta, en posición mediодistal, con la superficie articular para el navicular fuertemente convexa y proyectada hacia la cara posterior. En la cara posterior, se ve parte de las dos facetas para el calcáneo, separadas por el canal astragalar que es muy ancho (Fig. 10). Aun estando incompletas, se puede apreciar que la lateral es de contorno rectangular y levemente cóncava, mientras que la medial, también de contorno rectangular, es levemente convexa. Esta última faceta se encuentra en superficie continua con la cabeza del astrágalo (Fig. 11). Lo preservado de la tróclea permite definirla como una superficie levemente cóncava, que ocupa todo el ancho de la cara anterior del hueso (Tabla 2), con bordes lateral y medial poco marcados. Se forma una superficie continua con la faceta lateral que articula con la fíbula; esta última faceta también contacta con la articulación posterolateral para el calcáneo (Fig. 12). La cabeza del astrágalo se encuentra separada de la tróclea por un surco relativamente ancho y profundo, aunque de menor magnitud que el canal astragalar.

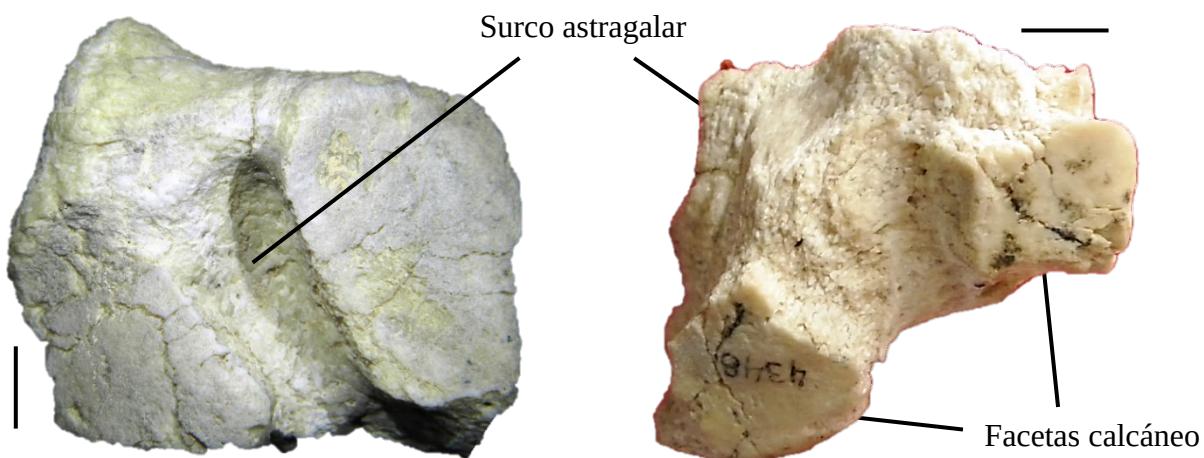


Figura 10. Astrágalo MCNAM PV 4381 4348 en vista posterior. Escala=1 cm.

Figura 11. Astrágalo MCNAM PV en vista posterior. Escala=1 cm.

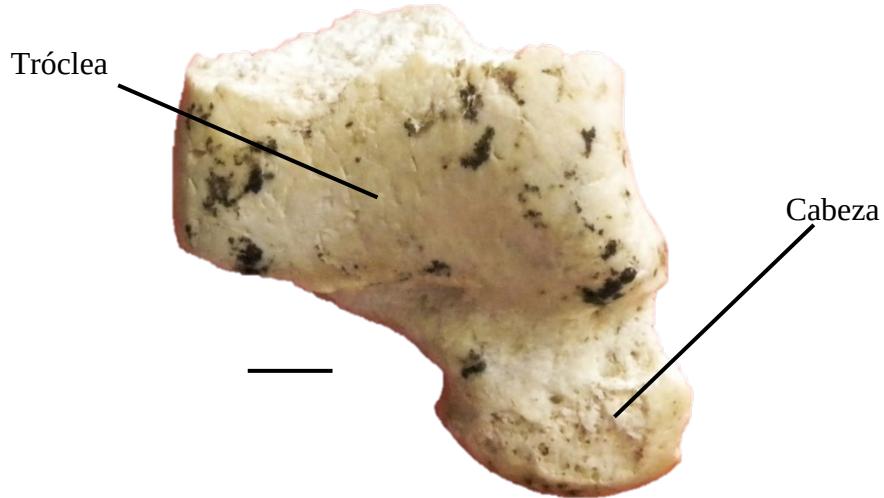


Figura 12. Astrágalo MCNAM PV 4348 en vista anterior. Escala=1 cm.

En el ejemplar MCNAM-PV 4381 (Fig. 10) se observan mejor, en la cara posterior, las dos facetas articulares del calcáneo, de contorno rectangular (Tabla 2) separadas por el canal astragalar, muy ancho y profundo. Como característica particular, no se encuentra presente la perforación astragaliana descripta por Ameghino (1897, 1902) en los ejemplares patagónicos de *Asmodeus*.

Calcáneo. En los dos fragmentos estudiados no se conservó el túber ni parte de la faceta sustentacular. Son huesos grandes y robustos, con un gran desarrollo anterior en la zona articular, lo que les otorga un gran DAP (Tabla 2; Fig. 13). En esta zona, se ubica una faceta más lateral para la fíbula y la faceta ectal para el astrágalo en una superficie continua, delimitadas por una suave cresta entre ellas y por un entrante proximal en forma de V, más profundo en MCNAM-PV 3906. La faceta para la fíbula tiene una superficie levemente convexa en sentido proximodistal, es algo más pequeña que la faceta astragalar y su borde lateral es fuertemente convexo. La faceta ectal para el astrágalo tiene una

superficie levemente convexa, su borde medial cóncavo y una inclinación hacia posterior en su extremo más proximal (no se observa en MCNAM-PV 3906 por falta de preservación). La faceta sustentacular para el astrágalo, aunque está incompleta en ambos ejemplares, permite distinguir que era grande, con una superficie ligeramente cóncava, orientada en un plano lateromedial. Separando la faceta sustentacular de la ectal, se encuentra el surco interarticular, ancho y relativamente profundo (Fig. 14). En la cara distal del hueso se encuentra la faceta para el cuboides, relativamente grande, de contorno subcircular, cóncava, con una pequeña proyección hacia posterior, lo que genera un DAP mayor que el DT (Tabla 2). Entre la faceta cuboidal y la sustentacular para el astrágalo, se encuentra una faceta pequeña, de contorno subtriangular, en superficie cóncava y continua con las otras dos facetas, delimitadas por inclinaciones diferentes de sus superficies. Esta faceta respondería a una pequeña articulación con el navicular (Fig. 15).

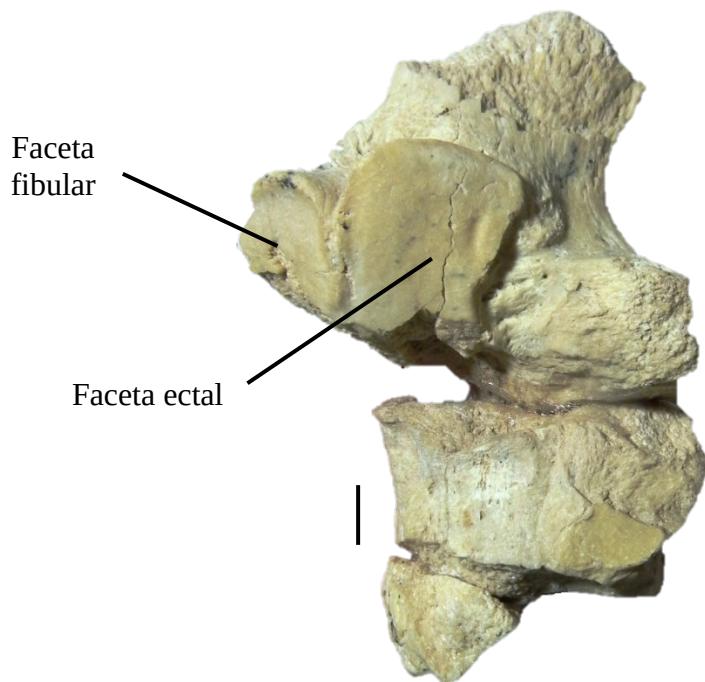


Figura 13. Calcáneo MCNAM PV 3906 en vista anteromedial. Escala=1 cm.

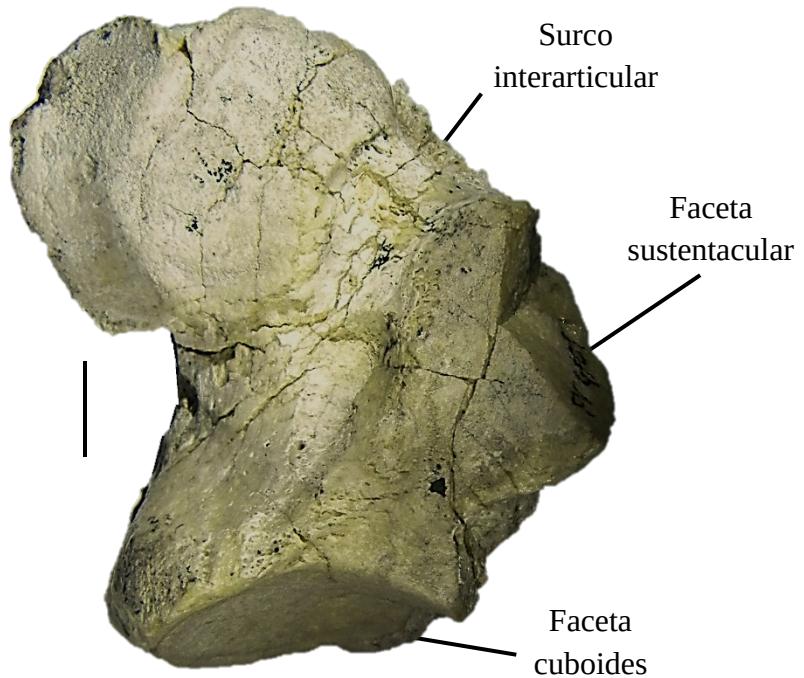


Figura 14. Calcáneo MCNAM PV 4101 en vista mediolateral. Escala=1 cm.

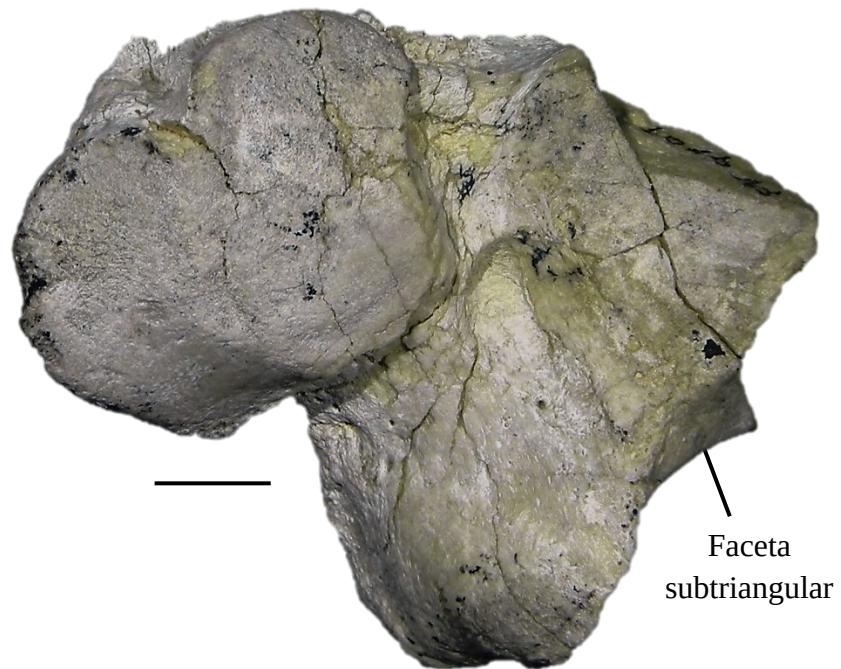


Figura 15. Calcáneo MCNAM PV 4101 en vista anteromedial. Escala=1 cm.

Cuboides. Es un hueso relativamente grande y robusto (Tabla 2), de contorno subcuadrangular en vista proximal y subtriangular en vista anterior. En la cara proximal hay una faceta grande para el calcáneo, con el DAP aproximadamente igual al DT; es de contorno subcircular, con un entrante posterolateral, convexa e inclinada hacia el plano lateral (Fig. 16). La cara medial presenta dos facetas articulares; la más proximal articula con el navicular; se une a la proximal por medio de una cresta suave, con dos entrantes en forma de V, uno anterior más profundo y otro posterior. Dicha faceta es de contorno arriñonado, posee un DAP mayor que su altura, tiene una superficie ligeramente cóncava y se separa de la faceta medial distal por medio de un surco ancho, pero no muy profundo (Fig. 17). Esta última faceta articula con el ectocuneiforme, es de contorno subrectangular, convexa y más pequeña que la faceta para el navicular. En la cara distal hay dos facetas articulares en una superficie continua, ambas cóncavas y delimitadas por una suave depresión entre ellas en la zona más anterior (Fig. 18). La lateral articula con el Mt V y tiene un contorno subcircular, mientras que la medial, para el Mt IV, es subcuadrangular y de tamaño ligeramente menor.

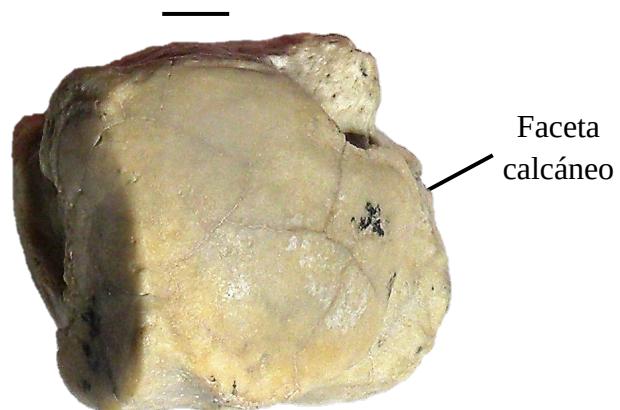


Figura 16. Cuboides, MCNAM PV 4382, en vista proximomedial. Escala=1 cm.

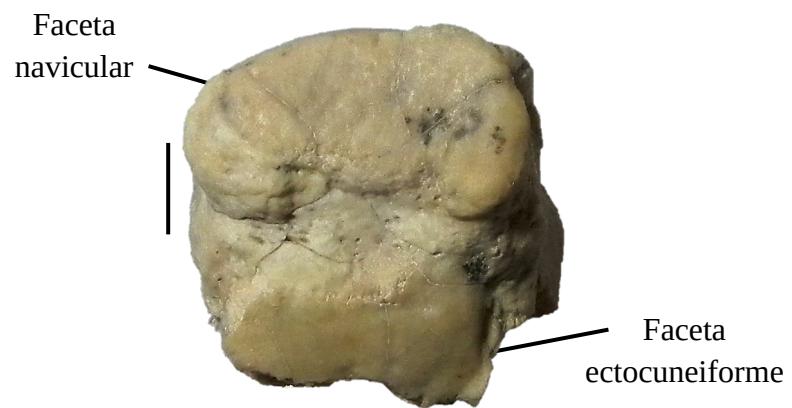


Figura 17. Cuboides, MCNAM PV 4382, en vista medial.

Escala=1 cm.

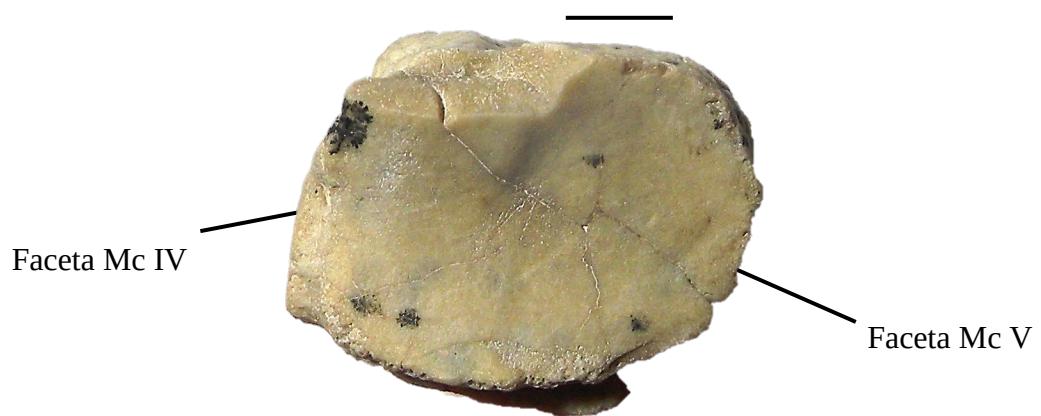


Figura 18. Cuboides MCNAM PV 4382 en vista distal.

Escala=1 cm.

Tabla 1. Dimensiones de los huesos carpales de *Asmodeus* nov. sp. de Quebrada Fiera. Medidas expresadas en milímetros.

Medida Hueso	MCNAM- PV	DAP	DT	DT post.	DT ant.	DT fac.	DPD
Pisiforme	3927	44		19	26	24	39
Unciforme	3888	37	46				41
	4236	>32	>45				42
	4483	34.7	46.1				44.2

Tabla 2. Dimensiones del astrágalo de *Asmodeus* nov sp. De Quebrada Fiera. Medidas expresadas en milímetros.

Medida Hueso	MCNAM -PV	DT distal	DT prox.	DT polea int.	DT polea ext.	DT cab.	DAP cab.
Astrágalo	4348	49	58	38	46	>26	>24
	4381			48			

Tabla 3. Dimensiones de los huesos tarsales de *Asmodeus* nov. sp. de Quebrada Fiera. Medidas expresadas en milímetros.

Medida Hueso	MCNAM- PV	DAP	DT	DPD	DT fac. lateral*	DPD fac. lateral*	DT fac. cub.	DAP fac. cub.
Calcáneo	4101	68			45	36	30	34
	3906	71			(43)		>29	36
Cuboides	4382	38	45	37				
	4119	41	>40	39				

*Medida del conjunto articular lateral de las facetas fibular y ectal.

4.2.2. Metápodos

Metacarpal III. Solo se han recuperado dos fragmentos proximales, de contorno subrectangular. La cara proximal presenta una faceta para el magno que ocupa toda la superficie, levemente convexa en sentido anteroposterior y ligeramente cóncava en sentido transversal, con una fuerte elevación hacia el borde lateral (Fig. 19 y 20). El borde anterior posee un DT ligeramente mayor que el posterior (Tabla 4). Esta faceta forma una cresta suave con una inclinación aguda con la faceta proximolateral. Dicha faceta articula con el unciforme y presenta una superficie semejante a una medialuna, con sus extremos agudizados y su centro expandido. Por debajo de la misma, en un plano más lateral y en un ángulo bastante agudo, se encuentran las facetas que articulan con el Mc IV (Fig. 19 y 20). Son dos facetas unidas en su región más proximal y separadas por un surco en forma de V invertida muy abierta distalmente. Ambas facetas tienen contorno subcircular a suboval y superficie cóncava, siendo la posterior de mayor tamaño.



Figura 19. Mc III MCNAM PV 4091 (izquierda) y MCNAM PV 3923 (derecha) en vista lateral. Escala=1 cm.

La cara medial del Mc III posee dos facetas de articulación con el Mc II, convexas, unidas en su región más proximal y separadas por un surco que se expande distalmente (Fig. 20).

La diáfisis tiene un contorno redondeado en su parte media por la disminución del DAP.

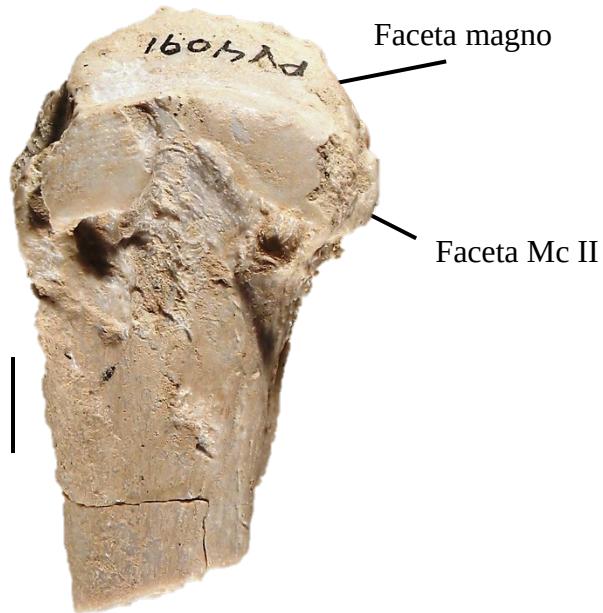


Figura 20. Mc III, MCNAM PV 4091, en vista medial. Escala=1 cm.

Metacarpal IV. Es un hueso relativamente largo y robusto. La epífisis proximal, de contorno rectangular, presenta una faceta proximal para el unciforme que ocupa toda la superficie. Esta faceta es convexa en sentido anteroposterior y ligeramente cóncava en sentido transversal. El margen anterior de esta faceta posee un DT mayor que el margen posterior. La cara medial de la epífisis proximal presenta dos facetas articulares para el Mc III, unidas a la faceta proximal, formando una cresta sobre el borde medial de la cara proximal (Fig. 21). Ambas facetas mediales son convexas y están separadas entre sí por un

surco en forma de V invertida que se expande distalmente; la faceta medial anterior tiene un contorno suboval, con su extremo distal agudizado y fuertemente convexo; la posterior es algo más grande y posee un contorno subrectangular (Fig. 22). En la cara lateral de la epífisis proximal se observan dos facetas para el Mc V que se encuentran unidas en su margen más proximal, pero ampliamente separadas distalmente por un surco poco profundo. La subfaceta anterior es mayor que la posterior y forma un fuerte ángulo agudo con la articulación proximal.

La diáfisis se ensancha poco distalmente y tiene un contorno redondeado en su parte media (Tabla 4).

La epífisis distal está ocupada por una gran faceta para la 1^a falange, con dos zonas bien definidas: una región anterior cóncava, proyectada anteriormente, y otra que constituye la tróclea distal, fuertemente convexa, algo aplastada en sentido anteroposterior y con una quilla en la zona más posterior, separando dos surcos suaves, algo asimétricos, el lateral un poco más cóncavo que el medial (Fig. 22). Esta asimetría también es patente en la cara anterior de la polea. La epífisis distal está apenas ensanchada sobre la tróclea.



Figura 21. Mc IV, MCNAM PV 4118, en vista medial. Escala=1 cm.



Figura 22. Mc IV, MCNAM PV 3869, en vista medial (izquierda) y en vista anterior (derecha). Escala=1 cm.

Metacarpal V. Es el metacarpo más robusto. La epífisis proximal presenta un contorno triangular que se genera por la continuidad de la cara lateral y anterior como una única superficie regularmente convexa. En la cara proximal de dicha epífisis, la faceta articular para el unciforme ocupa toda la superficie, es convexa en sentido anteroposterior y ligeramente cóncava en sentido transversal; es triangular, con el DT posterior mucho mayor que el anterior (Tabla 4). En la cara medial, presenta dos facetas para el Mc IV unidas en la región más proximal y separadas por un surco que se expande distalmente. La faceta medial anterior posee un contorno subrectangular, mientras que la posterior es subtriangular (Fig. 23 y 24).

La diáfisis adquiere un contorno más redondeado en su mitad distal.

Al igual que en el Mc IV, la epífisis distal presenta las dos áreas diferenciadas de la articulación con la falange: la región anterior cóncava y la polea distal fuertemente convexa, con una quilla corta posterior separando dos surcos suaves asimétricos (Fig. 25).

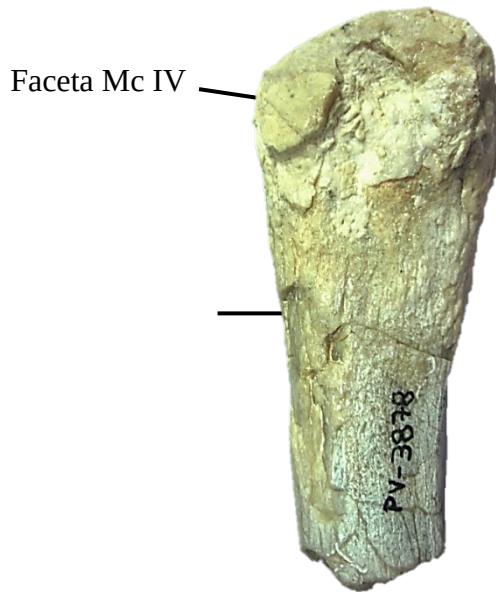


Figura 23. Mc V, MCNAM PV 3878, en vista medial. Escala=1 cm



Figura 24. Mc V, MCNAM PV 3870, en vista anterior (izquierda) y medial (derecha).
Escala=1 cm.

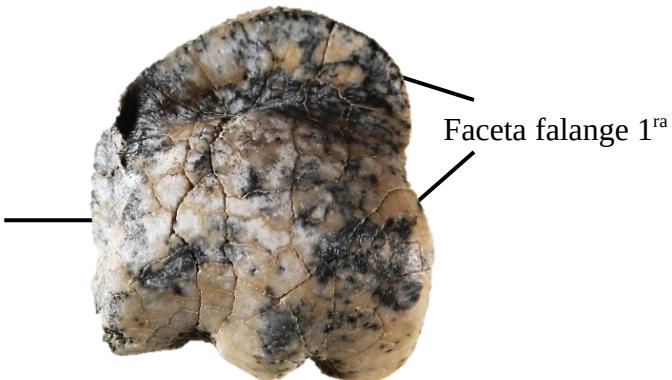


Figura 25. Epífisis distal del Mc V, MCNAM PV 4212, en vista distal.
Escala=1 cm.

Entre los ejemplares de Mc V estudiados, destaca MCNAM-PV 3870, ya que presenta la epífisis distal sin estar totalmente osificada, correspondiente a un individuo aún joven (Fig. 24). Al mismo tiempo, este ejemplar es de gran tamaño, próximo al fragmento MCNAM-PV 4212 (Fig. 25), y especialmente si se compara con el Mc IV completo MCNAM-PV 3869 (Fig. 22), reflejando la existencia de una gran variación de talla, aun considerando el mayor desarrollo relativo de los Mc V.

Tabla 4. Dimensiones de los metacarpos de *Asmodeus* nov. sp. de Quebrada Fiera. Medidas expresadas en milímetros.

Medida Hueso \	MCNAM-PV	DPD	DAP epíf. prox.	DT epíf. prox.	DAP epíf. distal	DT epíf. distal	DAP diáfisis	DT diáfisis
Mc ?	4316					35		
Mc III	4091		34	28	20	19		
	3923		35	27	21	20		
Mc IV	3869	122	33	29	33	30	21	19
	4118		36	30				
Mc V	4102	>157	28	>23			19	21
	3878		40	34			22	25
	3870		37	34	42	36	25	22
	4212				43,5	39,4	24,8*	25,9*

*Medido a nivel de rotura del hueso, más distal que en PV 3870

4.2.3. Falanges

Falange primera o proximal. Es un hueso corto y robusto (Tabla 5). La cara proximal presenta una superficie articular cóncava que se expande sobre la cara anterior y se vuelve fuertemente convexa (Fig. 26). Esta convexidad responde a la concavidad descrita para la epífisis distal de los metacarpos y permite reconocer las falanges de la extremidad anterior. La cara proximal también presenta dos tuberosidades posteriores, una más desarrollada que la otra, con un entrante en medio, en el cual encaja la quilla distal de los metacarpos (Fig. 27). La cara distal tiene ambos diámetros (DT y DAP) menores que la proximal; posee dos facetas articulares en una superficie continua, convexas, de contorno subrectangular e inclinadas hacia el plano sagital del hueso, formándose un surco entre ambas (Fig. 27). Una faceta está más expandida que la otra, siendo la opuesta a la tuberosidad más desarrollada. Esta asimetría varía según a qué dígito corresponda (mayor en los laterales) y brinda información de cómo se transmite el peso por los dedos.

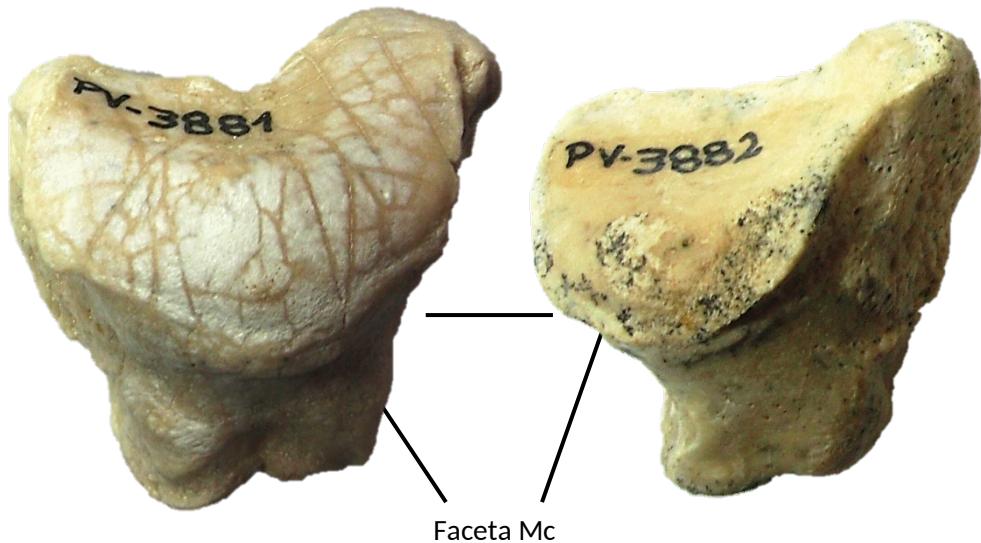


Figura 26. Falange 1^a, MCNAM PV 3881 (izquierda) y MCNAM PV 3882 (derecha), en vista anterior. Escala=1 cm.

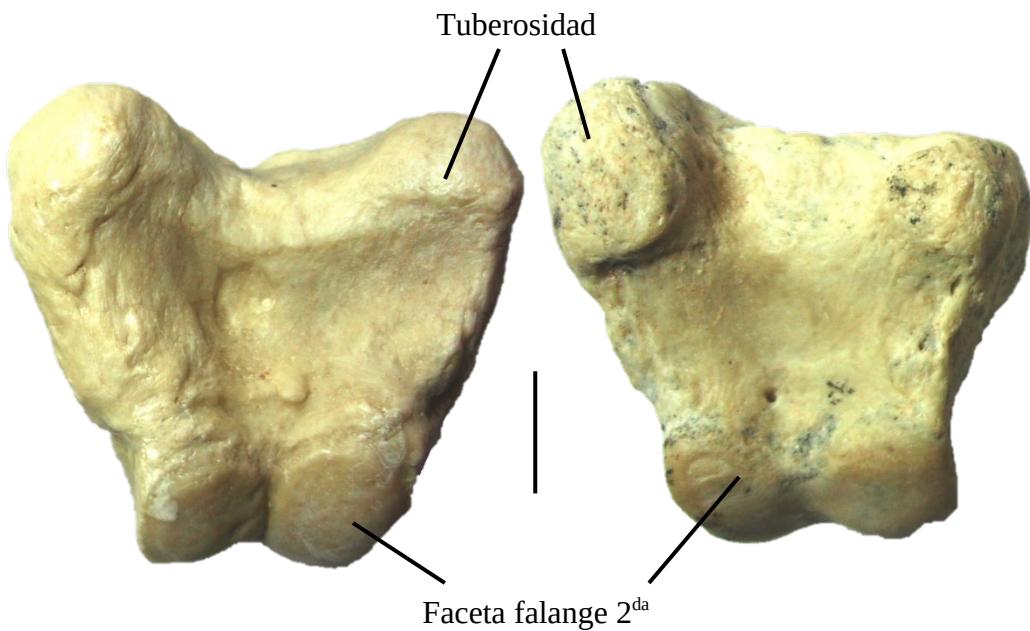


Figura 27. Falange 1^a, MCNAM PV 3881 (izquierda) y MCNAM PV 3882 (derecha), en vista posterior. Escala=1 cm.

Falange segunda o media. Es más corta y pequeña que las falanges primeras y terceras, con el DT proximal mayor que el distal (Tabla 5). En la cara proximal presenta dos facetas articulares que ocupan toda la superficie (Fig. 28). De contorno subcircular, con la superficie cóncava, se unen en el punto medio con una leve cresta que las limita. Una faceta es mayor que la otra, respondiendo al patrón de desarrollo de las falanges primeras. La cara distal posee dos facetas articulares en una superficie continua y convexa, inclinadas hacia el eje medio del hueso formándose un surco más suave que en la falange primera.

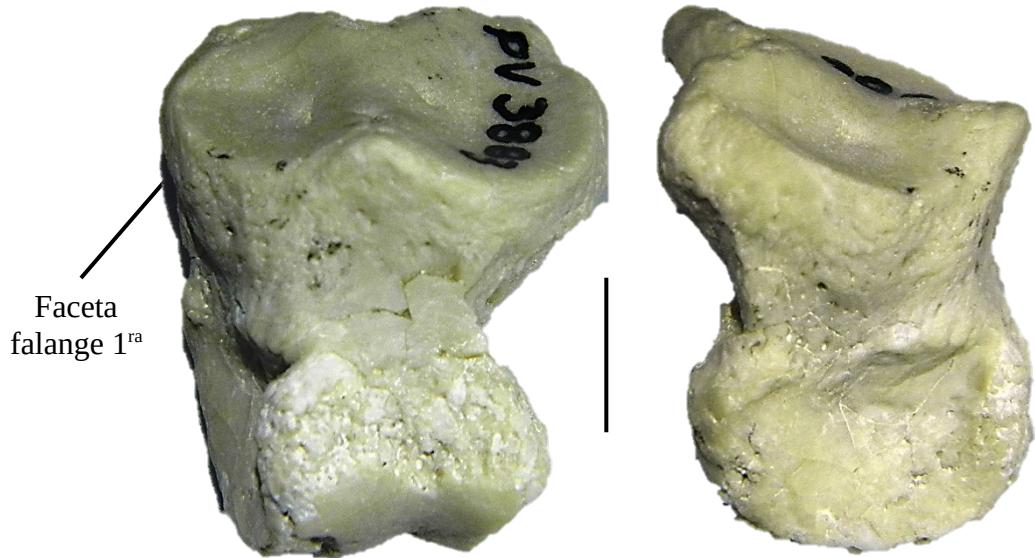


Figura 28. Falange 2^a, MCNAM PV 3883, en vista proximoanterior (izquierda) y lateral (derecha). Escala=1 cm.

Falange tercera o ungueal. Es un hueso robusto y relativamente más largo que las otras falanges, aunque ninguno de los ejemplares conserva la parte distal (Tabla 5). En la cara proximal presenta dos facetas articulares para la falange segunda, en una superficie continua, delimitada por una leve cresta entre ellas y de superficie fuertemente cóncava; son estrechas y alargadas anteroposteriormente (Fig. 29). Posteriormente a ellas y limitada por suaves crestas, se observa una pequeña faceta subtriangular que probablemente articularía con un hueso sesamoideo. En la parte anterior de la cara proximal, se proyecta una tuberosidad pequeña. Los ejemplares estudiados están incompletos, pero se puede observar que el DAP disminuye distalmente. La cara anterior está fuertemente curvada hacia distal y posee un surco longitudinal en su zona media (Fig. 30).

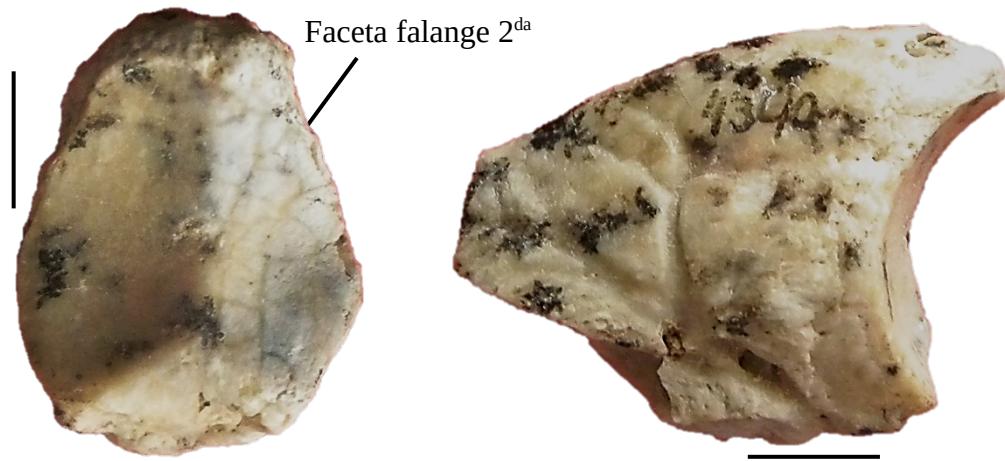


Figura 29. Falange ungueal, MCNAM PV 4340, en vista proximal (izquierda) y en vista lateral (derecha). Escala=1 cm.



Figura 30. Falange ungueal, MCNAM PV 4340, en vista anterior. Se observa el surco a lo largo del hueso. Escala=1 cm.

Tabla 5. Dimensiones de las falanges de *Asmodeus* nov. sp de Quebrada Fiera. Medidas expresadas en milímetros.

Medida Hueso	MCNAM- PV	DPD	DAP prox.	DAP distal	DT prox.	DT distal
Falange 1 ^a	4313	41	30,5	28,5	39	23
	3881	38	30,5	18	41	22
	3880	38	>28	18,5	39	24
	3882	35	28	16,5	32	20
	4270	34	22,5	14	34	20
Falange 2 ^a	3883	28	19,2	17,5	23	15
Falange 3 ^a	4340	>41	32	>13	27	20
	4105	>33	28,5	18	23	17

4.3. Comparación

Los elementos postcraneales de homalodotéridos en las colecciones del MLP, MACN, AMHN y FMNH, que pueden compararse con el material estudiado corresponden a *Asmodeus osborni*, procedente del Deseadense de La Flecha, Puerto Deseado (Santa Cruz) y Cabeza Blanca (Chubut), y a varias especies de *Homalodotherium* de la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano), como *H. segoviae*, *H. crassum*, *H. excusum* y *H. cunninghami*.

No se conocen unciformes atribuidos a *Asmodeus*, pero hay tres ejemplares de unciformes cada uno clasificado como una especie distinta de *Homalodotherium*: *H. crassum* (MACN A-5989-5991), *H. segoviae* (MACN A-8618) y *H. cunninghami* (MACN A-3142). Son muy similares entre sí y al de Quebrada Fiera, con pequeñas diferencias. El unciforme de *H. crassum* difiere del resto por presentar las dos articulaciones mediales, para el Mc III y para el magno, unidas por medio de una superficie rectangular, relativamente plana, sobre el margen anterior de la cara medial, asemejándose al unciforme MCNAM-PV 4483. El unciforme de *H. cunninghami* presenta la faceta lateral para el piramidal en contacto con la faceta distal para el Mc V, mientras que en el ejemplar de Quebrada Fiera y los otros dos de *Homalodotherium* existe un surco entre ellas de aproximadamente 1 cm. Por último, en el unciforme de *H. segoviae*, la faceta del Mc III es una única superficie triangular, con el borde anterior más alto, separada por un surco relativamente ancho de la faceta del magno, de superficie subtriangular, pero con el borde distal recto y su extremo posterior agudizado.

El astrágalo de *Asmodeus osborni* es muy semejante al de *Homalodotherium*, exceptuando tres diferencias. Una es el tamaño, ya que los ejemplares de *Asmodeus* son

mayores que los de *Homalodotherium*. Los astrágalos hallados en Quebrada Fiera poseen un tamaño similar a los de *Homalodotherium*, pero al encontrarse solo un fragmento de cada uno, es imposible determinar la talla completa de dichos huesos. La segunda es que los astrágalos de *Asmodeus* poseen la perforación astragalar en su cara anterior hacia el extremo proximal, la cual está ausente en *Homalodotherium*, siendo éste un carácter diagnóstico utilizado por Ameghino (1902). Por último, el canal astragalar que separa las facetas posteriores para el calcáneo está más expandido en *Asmodeus* que en *Homalodotherium*; en el ejemplar MLP 67-VIII-15-1 de *Homalodotherium* sp., las facetas se unen en su región más proximal. El ejemplar MCNAM-PV 4381 de Quebrada Fiera preservó la mitad proximal y se puede comprobar la ausencia de la perforación astragalar (Fig. 10), asemejándose al astrágalo de *Homalodotherium*. Por el contrario, la anchura del canal astragalar, que produce una separación relativamente grande de las facetas del calcáneo, se asemeja más al astrágalo de *Asmodeus*. La morfología y la posición de la cabeza del astrágalo y la suave concavidad de la tróclea son comparables en todos los ejemplares revisados. Comparando MCNAM PV 4348 con los ejemplares de *A. osborni* AMNH 11734 y MACN A 52-325 (Fig. 31) de La Flecha y Cabeza Blanca, respectivamente, se aprecia que la cabeza astragalar de nuestro espécimen está algo más desplazada medialmente y que el cuello que la une a la tróclea es más ancho, con su borde lateral oblicuo.



Figura 31. Astrágilos de *A. osborni*, AMNH 11734 (izquierda), MACN A 52-325 (derecha), en vista anterior.

Para los calcáneos estudiados, se pueden mencionar diferencias y similitudes con los ejemplares comparados tanto de *Asmodeus osborni* como de *Homalodotherium*. Se observa que el borde medial de la faceta ectal en los ejemplares descriptos es ligeramente cóncavo, coincidiendo con *A. osborni*, mientras que en *Homalodotherium* dicho borde tiende a ser recto o levemente convexo (excepto en MLP 67-VIII-14-4). El tamaño de las facetas fibular y ectal en los ejemplares de Quebrada Fiera tiene una variación mínima, con lo que se pueden considerar subiguales, coincidiendo con lo observado en las pocas muestras de *Asmodeus* revisadas (Fig. 14), incluyendo el ejemplar AMNH 11735 (Fig. 32). Por el contrario, en *Homalodotherium* estas facetas presentan mayor variabilidad, ya que en algunos ejemplares la faceta fibular es mayor que la ectal (MLP 67-VIII-14-4 y MACN A-5989/91), en otros son de similar tamaño (MACN A-8611, MACN A-3137, MLP 67-VIII-14-10), y en otros la ectal es mayor que la fibular (MLP 67-VIII-14-11).

14-1, MLP 55-XII-13-229, AMNH 9261) y en otro la faceta ectal es mayor que la fibular (MLP 67-VIII-14-3); esta variabilidad contradice las descripciones de Ameghino (1895, 1891, 1894b), quien describió que en *Homalodotherium* las facetas fibular y ectal son de tamaño similar o la ectal es más ancha, mientras que, en *Asmodeus*, la faceta fibular es más ancha que la ectal.



Figura 32. Calcáneos de *A. osborni*, AMNH 11735 (izquierda) y MACN A 52-326 (derecha), en vista anterior.

La faceta subtriangular (Fig. 14 y 15) observada en MCNAM-PV 4101 entre la sustentacular y la articulación distal para el cuboides, la cual respondería al navicular, se encuentra presente en los ejemplares de *Asmodeus osborni* analizados, estando ausente en todas las muestras de *Homalodotherium*. De todos modos, cabe destacar que no tiene la misma extensión y tamaño, ya que en los calcáneos comparados de *A. osborni* es más grande y se encuentra más proyectada hacia el plano lateroanterior.

Tanto en los calcáneos de *A. osborni* como de *Homalodotherium*, el extremo anterolateral y la faceta distal para el cuboides se proyectan distalmente (menos extendidos en MACN A-3137 de *H. cunninghami*), mientras que en los ejemplares de Quebrada Fiera no se prolongan; de esta forma, en vista anterior, se ve un borde distal bastante horizontal, con una tuberosidad lateral redondeada.

No se conocen cuboides asignados a *Asmodeus* para realizar una comparación directa, pero sí de *Homalodotherium*. En dichos cuboides, la faceta proximal para el calcáneo se curva en sentido anteroposterior dejando una angosta banda articular anteroposterior para el astrágalo (Scott, 1930; Elissamburu, 2010), la cual no está presente en los cuboides de Quebrada Fiera, en los que no hay evidencia de contacto con el astrágalo. Otra diferencia es la proporción del hueso, ya que en *Homalodotherium* son más altos que anchos (Scott, 1930; Elissamburu, 2010), al contrario que los ejemplares estudiados (Tabla 3).

No se conocen metacarplos atribuidos a *Asmodeus*. El registro de Mc III reconocidos pertenece a *H. cunninghami* (MACN A-3151) y *H. segoviae* (MACN A-8625), junto con el descripto por Scott (1930) y Riggs (1937) del esqueleto de *H. segoviae* (FMNH P-13092) montado en el FMNH. Son huesos grandes y robustos, con una talla similar entre los

depositados en las colecciones y los hallados en Quebrada Fiera (Tabla 4). Se distinguen de estos últimos por la faceta del unciforme, cuyo contorno es subtriangular, dado por una expansión anteroposterior en la misma, y por la inclinación, en un ángulo menos agudo, de la faceta del Mc IV con la del unciforme.

El registro de Mc IV es igual al del Mc III, hay un ejemplar de *H. cunninghami* (MACN A-3152) y uno de *H. segoviae* (MACN A-8624), junto con el esqueleto montado en el FMNH (Scott, 1930; Riggs, 1937). En este caso, las diferencias residen en la epífisis proximal. En estos ejemplares de *Homalodotherium*, el surco que separa las facetas de la cara medial no alcanza la cara proximal, por lo que ambas están unidas, conformando dos subfacetos con una superficie continua en su zona más proximal. En el Mc IV de *H. segoviae*, la faceta del Mc V se inclina hacia el eje lateral del hueso, sin formar un ángulo fuertemente agudo como se observa en los ejemplares de Quebrada Fiera.

En lo que respecta a los Mc V, se conoce un fragmento proximal asignado a *H. cunninghami* (ejemplar sin número del lote MACN A-3134-3174) y un Mc V descripto por Scott (1930) de la misma especie. Los ejemplares de *H. segoviae* descriptos por Ameghino (1891) se encuentran perdidos. En vista anterior, en el Mc V de *H. cunninghami* se observa que la faceta de la cara proximal se une a la de la cara medial, pero no se proyecta hacia el margen distal de la cara anterior, como sí ocurre en los hallados en Quebrada Fiera.

Cabe destacar la gran diferencia de talla en los metacarpos registrados en Quebrada Fiera, donde el ejemplar MCNAM-PV 3870 (Mc V) corresponde a un individuo aún joven, ya que aún se observa la sutura del tejido cartilaginoso de la epífisis sobre el tejido óseo de la diáfisis (Fig. 24), y posee unos diámetros distales grandes (Tabla 4), mientras que los ejemplares MCNAM-PV 3869 (Mc IV, Fig. 22), MCNAM-PV 3878 (Mc V) y MCNAM-

PV 4102 (Mc V), que corresponden a adultos (con osificación completa), presentan una talla claramente menor (Tabla 4). Si bien la muestra estudiada es pequeña, esta diferencia de tamaño tan patente se asume que corresponde a variación intraespecífica y permite postular la hipótesis de la existencia de dimorfismo sexual en *Asmodeus*.

Todas las falanges primeras comparadas de Quebrada Fiera, *Asmodeus osborni* y *Homalodotherium* son iguales, tanto en tamaño y forma general como en la disposición de las facetas y el desarrollo de las tuberosidades, sin que haya, por tanto, una diferenciación clara entre los géneros.

Dada la escasez de registro de falanges segundas, el único punto de comparación es la asignada a *H. cunninghami* (MACN A-3168). Tiene una gran similitud morfológica con la estudiada, aunque el tamaño es levemente mayor. Esta diferencia en el tamaño podría responder a la posición relativa de las falanges con respecto a los dígitos, ya que poseen un mayor desarrollo hacia el lado lateral del autopodio. La única diferencia destacable es que, en la falange de Quebrada Fiera, la cresta que delimita las facetas articulares de la cara proximal está más desarrollada que en la falange de *H. cunninghami* (Fig. 28).

Las falanges terceras son muy similares a la asignada al género *Asmodeus* (MACN A-52325; FMNH 15401), con la diferencia de que en una de las halladas en Quebrada Fiera (la más grande) posee en su cara anterior un surco que se extiende proximodistalmente. A pesar de que las falanges de *Homalodotherium* tienen una forma prácticamente igual, el contorno de sus facetas es muy suave, siendo difícil distinguirlas, mientras que están más definidas en los ejemplares asignados a *Asmodeus* y en los de Quebrada Fiera (Fig. 29). Las atribuidas a *Homalodotherium* son de menor tamaño, aunque esta diferencia podría responder, como en el caso de la falange segunda, a su pertenencia a dígitos distintos.

5. Discusión y conclusiones

Los caracteres diagnósticos postcraneales de la familia Homalodotheriidae están presentes en la epífisis distal de los metacarpos, la faceta proximal de la falange primera, el calcáneo y el astrágalo, tal como se señaló en los antecedentes del grupo (apartado 2.1).

La comparación realizada entre *A. osborni* y *Homalodotherium* y el material aquí estudiado pone de manifiesto la similitud de éste con el género *Asmodeus*, al cual se asignan los materiales de Mendoza, confirmando así la primera hipótesis propuesta. Esta semejanza reside en: borde medial de la faceta ectal del calcáneo cóncavo, dimensiones de las facetas fibular y ectal del calcáneo subiguales, presencia de faceta para el navicular en el calcáneo y gran expansión del canal astragalar en la región proximal del astrágalo. La mayor diferencia observada respecto a *A. osborni* es la ausencia de perforación astragalar, rasgo en el que el ejemplar de Mendoza coincide con *Homalodotherium*. Sin embargo, difiere claramente de este género por las diferencias observadas en los calcáneos (que le asemejan claramente a *Asmodeus*, tal como se ha expuesto), metacarpales, unciforme y cuboides. Los unciformes de las distintas especies de *Homalodotherium* difieren entre sí y con los de Quebrada Fiera. El unciforme de *H. crassum* difiere del resto por presentar las dos articulaciones mediales, para el Mc III y para el magno, unidas por medio de una superficie rectangular, relativamente plana, sobre el margen anterior de la cara medial, asemejándose al unciforme MCNAM-PV 4483. El unciforme de *H. cunninghami* presenta la faceta lateral para el piramidal en contacto con la faceta distal para el Mc V, mientras que en el ejemplar de Quebrada Fiera y los otros dos de *Homalodotherium* existe un surco entre ellas de aproximadamente 1 cm. Por último, en el unciforme de *H. segoviae*, la faceta del Mc III es una única superficie triangular, con el borde anterior más alto, separada por un

surco relativamente ancho de la faceta del magno, de superficie subtriangular, pero con el borde distal recto y su extremo posterior agudizado. El Mc III presenta la faceta del unciforme con un contorno subtriangular, dado por una expansión anteroposterior en la misma, y por la inclinación, en un ángulo menos agudo, de la faceta del Mc IV con la del unciforme. En el Mc IV, el surco que separa las facetas de la cara medial, en la epífisis proximal, no alcanza la cara proximal, por lo que ambas están unidas, conformando dos subfacetas con una superficie continua en su zona más proximal. En el Mc IV de *H. segoviae*, la faceta del Mc V se inclina hacia el eje lateral del hueso, sin formar un ángulo fuertemente agudo como se observa en los ejemplares de Quebrada Fiera. En el Mc V de *H. cunninghami*, en vista anterior, se observa que la faceta de la cara proximal se une a la de la cara medial, pero no se proyecta hacia el margen distal de la cara anterior, como sí ocurre en los hallados en Quebrada Fiera. Con respecto a los cuboides, en *Homalodotherium*, se observa que la faceta proximal para el calcáneo se curva en sentido anteroposterior dejando una angosta banda articular anteroposterior para el astrágalo (Scott, 1930; Elissamburu, 2010), la cual no está presente en los cuboides de Quebrada Fiera, en los que no hay evidencia de contacto con el astrágalo. Otra diferencia es la proporción del hueso, ya que en *Homalodotherium* son más altos que anchos (Scott, 1930; Elissamburu, 2010), al contrario que los ejemplares estudiados (Tabla 3).

Una vez reconocido el material estudiado como perteneciente al género *Asmodeus*, queda evaluar si las diferencias observadas con los ejemplares de *A. osborni* son suficientes para definir los restos de Quebrada Fiera como una especie distinta. El problema principal para ello es la ausencia de suficientes elementos postcraneales homólogos con *A. osborni*, ya que no se conocen unciformes, metacarpales ni cuboides asignados a esta especie; al

mismo tiempo, la ausencia de elementos craneodentales en Quebrada Fiera limita igualmente la comparación exhaustiva entre los taxones.

Los rasgos comparables que muestran diferencias se refieren a la faceta para el navicular en el calcáneo y a la perforación astragalar. Respecto a la primera, el hecho de que la faceta difiera no solo en tamaño, sino también en su orientación sobre el cuerpo del hueso apoyaría la idea de considerarlo un rasgo diagnóstico. En cuanto a la perforación astragalar, Ameghino (1897, 1902) interpretó su presencia o ausencia como un rasgo diagnóstico a nivel genérico entre *Asmodeus* y *Homalodotherium*. Sin embargo, al reconocer que el material de Quebrada Fiera corresponde a *Asmodeus*, la ausencia de la perforación en el astrágalo de Quebrada Fiera (MCNAM-PV 4381, Fig. 10) está evidenciando una variación de este carácter dentro de *Asmodeus*. La combinación de los dos caracteres considerados apoya la hipótesis de que los restos de Mendoza corresponden a una especie distinta de la patagónica, por lo que se identifican preliminarmente como *Asmodeus* nov. sp.

A pesar de ello, es evidente que se requiere una mayor cantidad de material de Quebrada Fiera, en particular craneodentario, para ampliar la comparación con *A. osborni* y caracterizar adecuadamente el nuevo taxón propuesto para Quebrada Fiera.

El registro de *Asmodeus* nov. sp. en Quebrada Fiera amplía la distribución geográfica tanto del género como de la familia Homalodotheriidae, siendo la primera localidad extrapatagónica con restos de homalodotéridos de la Edad Deseadense. Del mismo modo, al reconocerse como una especie distinta a la patagónica (*A. osborni*), se amplía la diversidad de la familia Homalodotheriidae. La descripción de elementos

postcraneales desconocidos para *A. osborni* incrementa, además, el conocimiento de la anatomía de este género y permite establecer nuevas diferencias con *Homalodotherium*.

Las diferencias en la talla de los elementos recuperados pueden interpretarse como propias de variaciones intraespecíficas. A pesar de contar con pocos ejemplares, la distinta talla observada entre el Mc V de un individuo juvenil (MCNAM-PV 3870, Tabla 4, Fig. 23) y otros metacarpales, principalmente el Mc IV completo de un adulto (MCNAM-PV 3869, Tabla 4, Fig. 22), permite hipotetizar que podrían estar representando un dimorfismo sexual, hecho bastante frecuente tanto en mamíferos actuales como extintos. Sin embargo, contrastar dicha hipótesis requiere una muestra mucho mayor que permita diferenciar claramente dos conjuntos de tamaños (sin mayores diferencias morfológicas) y en más de un elemento esquelético.

6. Referencias bibliográficas.

Ameghino, F., 1888. Rápidas diagnosis de mamíferos fósiles nuevos de la República de Argentina. *Obras completas*, 5, 471-480.

Ameghino, F., 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de Patagonia austral. Especies nuevas: adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1 (5), 289-328.

Ameghino, F., 1894b. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 13, 259-445.

Ameghino, F., 1895. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 15, 603-660.

Ameghino, F., 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine (Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 18, 406-521.

Ameghino, F., 1901. Notices préliminaires sur les ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 16, 348-426.

Ameghino, F., 1902. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 17, 5-70.

Ameghino, F., 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Annales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 15 (3^a Ser.), 1-568.

Benedetto, J., 2010. *El continente de Gondwana a través del tiempo. Una introducción a la Geología Histórica*, 345-348. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.

Billet, G., Patterson, B. y de Muizon, C., 2009. Craniodental anatomy of late Oligocene archaeohyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypotheses. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 458-509.

Billet, G., 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9 (4), 481-497.

Cabrera, A. y Kraglievich, L., 1931. Diagnosis previas de los ungulados fósiles del Arroyo Chasicó. *Notas Preliminares del Museo de La Plata*, 1, 107-113.

Cassini, G., Mendoza, M., Vizcaíno, S. y Bargo, S., 2011. Inferring habitat and feeding behaviour of early Miocene notoungulates from Patagonia. *Lethaia*, 44, 153-165.

Cassini, G., Vizcaíno, S. y Bargo, S., 2012. Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology*, 287, 53-64.

Cerdeño, E., 2011. Quebrada Fiera (Mendoza), an important paleobiogeographic center in the South American late Oligocene. *Estudios Geológicos*, 67(2), 375-384.

Cerdeño, E. y Reguero, M., 2013. La diversidad de Hegetotheriidae (Notoungulata) del Oligoceno Tardío de Mendoza, Argentina. VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología. Guanajuato, México, 2013.

Cerdeño, E. y Vera, B., 2010. *Mendozahippus fierensis*, gen. et sp. nov., new Notohippidae (Notoungulata) from the late Oligocene of Mendoza (Argentina). Journal of Vertebrate Paleontology, 30 (6), 1805-1817.

Cerdeño, E., Reguero, M. y Vera, B., 2010. Deseadan Archaeohyracidae (Notoungulata) from Quebarda Fiera (Mendoza, Argentina) in the paleobiogeographic context of the South American Late Oligocene. Journal of Paleontology, 84 (6), 1177-1187.

Cerdeño, E., Vera, B., Schmidt, G., Pujos, F. y Mamaní Quispe, B., 2012. An almost complete skeleton of a new Mesotheriidae (Notoungulata) from the Late Miocene of Casira, Bolivia, Journal of Systematic Palaeontology, 10 (2), 341-360.

Cifelli, R. L., 1993. The Phylogeny of the Native South American Ungulates. En: *Mammal Phylogeny: Placentals*, 195-216. F. Szalay, M. Novaceck y M. McKenna (Eds.). Springer-Verlag, New York.

Combina, A. M., y Nullo, F., 2008. El “diacronismo” de la Formación Agua de la Piedra (Terciario, Mendoza). *Actas del XVII Congreso Geológico Argentino*, 1, 85-86.

Combina, A. M., y Nullo, F., 2011. Ciclos tectónicos, volcánicos y sedimentarios del Cenozoico del sur de Mendoza- Argentina (35°-37° S y 69°30' W). *Andean Geology*, 38, 198-218.

Croft, D. A., Flynn, J. J. y Wyss, A. R., 2008. The Tinguiririca fauna of Chile and the early stages of “modernization” of South American Mammal Faunas. Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, 66 (1), 191-211.

de Muizon, C. y Cifelli, R. L., 2000. The “condylarths” (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Paleocene of Tiupampa (Bolivia): implications in the origin of South American ungulates. *Geodiversitas* 22(1), 47-150.

Elissamburu, A., 2010. Estudio biomecánico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Homalodotherium* Flower 1873 (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana*, 47 (1), 25-43.

Elissamburu, A., 2012. Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata. *Estudios Geológicos*, 68 (1), 91-111.

Flower, W. H., 1873-1874. *On a Newly Discovered Extinct Ungulate Mammal from Patagonia, Homalodontotherium Cunninghami.* *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 164, 173-182.

Forasiepi, A. M., Goin, F. J., Abello, M. A. y Cerdeño, E., 2013. A unique, late Oligocene shrew-like marsupial from Western Argentina and the scenery of the South American biogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*. <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2013.799611>

Gaudry, A., 1904. Fossiles de la Patagonie. Dentition de quelques Mammifères. *Mémoires Paléontologiques de la Société Géologique de France*, 12(1). Paléontologie mémoire 31.

Gorroño, R., Pascual, R. y Pombo, R., 1979. Hallazgo de mamíferos eógenos en el sur de Mendoza. Su implicancia en las dataciones de los "rodados lustrosos" y del primer episodio orogénico del Terciario en esa región. VII Congreso Geológico Argentino, Actas, 475-487.

Huxley, T. H., 1870. Anniversary Address, Quarterly Journal Geological Society of London, Vol. XXVI. En **Scott, W. B., 1930.** A partial skeleton of *Homalodotherium* from the Santa Cruz beds of Patagonia. Field Museum of Natural History, Geology Memoirs, 1(1), 1-34.

Miño Boilini, A., R., Cerdeño, E. y Bond, M., 2006. Revisión del género *Toxodon* Owen, 1837 (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Sante Fe, Argentina. Revista Española de Paleontología, 21 (2), 93-103.

Mones, A., 1986. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. Paleovertebrata sudamericana.

Osborn, H. F., 1910. The age of mammals in Europe, Asia and North America. New York. Macmillan Co., xx 635.

Pascual, R., 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: un sumario de los principales hitos. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, Actas 2, 209-218.

Pascual, R. y Ortíz Jaureguizar, E., 1990. Evolving climates y mammal faunas in Cenozoic South America. Journal of Human Evolution 19: 23-60.

Pascual, R, Ortíz Jaureguizar, E. y Prado, J., L., 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, 30, 265-319.

Pascual, R., Bond, M., Carlini, A. y Goin, F., 2002. Mamíferos cenozoicos. Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. XV Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires, Relatorio II-11, 533-544.

Patterson, B., 1932. The auditory region of the Toxodontia. Field Mus. Nat. Hist., geol. ser., vol. 6, no. 1, pp. 1-27.

Patterson, B., 1934. Cranial characters of *Homalodotherium*. Geological Series of Field Museum of Natural History, 6 (7), 113-117.

Patterson, B., 1936. The internal structure of the ear in some notoungulates. Ibid. geol. ser. vol. 6, no. 15, 199-227.

Patterson, B., 1977. A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the Early Tertiary of Northwest Venezuela. Fieldiana. Geology, 33, 397-422.

Pujos, F., Carlini, A. A., Cerdeño, E. y Prámparo, M., 2008. Preliminary report of Deseadan sloths from Quebrada Fiera (Mendoza Province, Argentina). III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén (Argentina). Libro de Resúmenes: 206.

Reig, O. A., 1981. *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Monografie Naturae*. Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, 162 pp.

Riggs, E., 1937. Mounted skeleton of *Homalodotherium*. Geological Series of Field Museum of Natural History, 6 (17), 233-243.

Ringuelet, A., 1957. Estudio del género *Chasicotherium* Cabrera y Kraglievich 1931 (Notoungulata-Homalodotheriidae). *Ameghiniana* 1, 7-14.

Roth, S., 1903. Noticias preliminares sobre nuevosmamíferos fósiles del Cretáceo Superior y Terciario Inferior de la Patagonia. *Revista del Museo de La Plata*, 11: 135-158.

Scott, W. B., 1930. A partial skeleton of *Homalodotherium* from the Santa Cruz beds of Patagonia. *Field Museum of Natural History, Geology Memoirs*, 1(1), 1-34.

Shockley, B. J. y Anaya, F., 2008. Postcranial Osteology of Mammals from Salla, Bolivia (Late Oligocene): Form, Function, and Phylogenetic Implications. *Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay*, 135–157.

Simpson, G. G., 1933. Braincast of two typotheres and a litoptern. *American Museum Novitatis*, 629, 1-18.

Simpson, G. G., 1945. The principles of classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85, 1-350.

Simpson, G. G., 1948. The Beginning of the Age of Mammals in South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91, 1-270.

Simpson, G. G., 1980. *Splendid Isolation. The curious history of South American mammals*. Yale University Press, New Haven y Londres, 266 pp.