

Tesis Doctoral

Sistemática de la familia Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia) de América del Sur y la Antártida

Chornogubsky Clerici, Laura

2010-03-26

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Chornogubsky Clerici, Laura. (2010-03-26). Sistemática de la familia Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia) de América del Sur y la Antártida. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Chornogubsky Clerici, Laura. "Sistemática de la familia Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia) de América del Sur y la Antártida". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010-03-26.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Sistemática de la familia Polydolopidae
(Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia)
de América del Sur y la Antártida**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Biológicas

Laura Chornogubsky Clerici

Director de Tesis: Francisco J. Goin
Consejero de Estudios: Edgardo J. Romero

Lugar de trabajo: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

Buenos Aires, 2010

CONTENIDOS

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
AGRADECIMIENTOS	3
DEDICATORIA	5
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	6-13
1.1 Introducción.....	7
1.2 Objetivo general	12
1.3 Objetivos específicos	12
1.4 Hipótesis de trabajo.....	13
CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES	14-35
2.1 Antecedentes sistemáticos.....	15
2.1.1 Cronología del conocimiento y relaciones internas de los Polydolopidae	15
2.1.2 Clasificación y afinidades de los Polydolopidae	25
CAPÍTULO 3. MATERIALES Y MÉTODOS	36-59
3.1 Materiales.....	37
3.2. Abreviaturas	37
3.2.1 Acrónimos	37
3.2.2 Nomenclatura y abreviaturas dentarias	38
3.2.3 Medidas.....	39
3.3. Métodos.....	41
3.3.1 Homologías dentarias.....	41
3.3.1.1 Fórmula dentaria	41
3.3.1.2 Dentición antemolar.....	41
<i>Incisivos y fórmula dentaria</i>	41
<i>Premolares</i>	42
3.3.1.3 Serie Molar	44
<i>Homología de cúspides</i>	44
<i>Descripción general de los molares</i>	48

3.3.2 Asignaciones de los distintos <i>loci</i> dentarios a una misma especie.....	49
<i>Antagonistas oclusales</i>	51
<i>Molares superiores</i>	52
<i>Molares inferiores</i>	52
3.3.3 Análisis Filogenético.....	53
<i>Datos ausentes y caracteres inaplicables</i>	53
<i>Pesos implicados</i>	54
<i>Medición del soporte de las ramas</i>	55
<i>Pruning</i>	55
<i>Índice de Consistencia (Ci)</i>	55
<i>Índice de Retención (Ri)</i>	56
<i>Taxones incluidos en el análisis</i>	56
3.3.4 Análisis de la masa corporal.....	56
CAPÍTULO 4. CONTEXTOS GEOLÓGICO Y BIOCRONOLOGICO	60-80
4.1 Paleoceno tardío	65
4.1.1 Zona de Carodnia.....	65
<i>Cerro Redondo</i>	66
4.2 Paleoceno tardío-Eoceno temprano.....	66
4.2.1 Edad Itaboraiense (Paleoceno tardío-Eoceno temprano).....	66
<i>Cañadón Hondo</i>	67
<i>Yacimiento las Flores</i>	68
4.2.2 Edad Riochiquense (Eoceno Temprano).....	68
<i>Bajo de la Palangana</i>	69
<i>Cerro Pan de Azúcar</i>	69
4.3 Eoceno temprano a medio	70
4.3.1 Asociación de Paso del Sapo (Eoceno temprano a medio).....	70
<i>Laguna Fría</i>	71
<i>La Barda</i>	71
4.3.2 Asociación La Meseta (Eoceno temprano a medio)	71
<i>DPV 2/84</i>	73
<i>IAA 1/90</i>	73
<i>IAA 2/95</i>	73
<i>DPV 6/84</i>	73

4.4 Eoceno medio a tardío	73
4.4.1 Edad Casamayorensis (Eoceno medio tardío).....	73
<i>Bahía Solano</i>	74
<i>Lomas Blancas</i>	75
<i>Cabeza Blanca (alrededores)</i>	75
<i>Cañadón Vaca</i>	75
<i>Barranca Sur del Lago Colhue-Huapi (Gran Barranca)</i>	75
<i>Barranca Sur del Valle Hermoso</i>	76
<i>Cañadón Blanco</i>	76
<i>Laguna de la Bombilla</i>	76
<i>Rinconada de los López</i>	76
4.4.2 Edad Mustersensis (Eoceno tardío).....	77
<i>La Gran Hondonada</i>	77
<i>Cerro Conhué</i>	77
4.5 Oligoceno temprano	78
4.5.1 Edad Tinguiririquense (Eoceno más tardío-Oligoceno temprano).....	78
<i>Localidad C-89-39, Termas del Flaco</i>	78
<i>Valle Cachapoal</i>	79
<i>La Cancha</i>	79
4.5.2 Asociación de La Cantera (Oligoceno temprano).....	79
<i>La Cantera GBV- 19</i>	80
CAPÍTULO 5. ANÁLISIS FILOGENÉTICO	81-117
5.1 Consideraciones sobre los taxones incluidos en el análisis	82
5.2 Descripción de los caracteres seleccionados.....	84
5.3 Resultados	102
5.3.1 Análisis sin pesos implicados	102
5.3.2 Análisis con pesos implicados.....	107
5.4 Discusión.....	111
5.4.1 Consideraciones sobre el suborden Polydolopiformes y la familia Polydolopidae.....	111
5.4.2 Consideraciones sobre los géneros de Polydolopidae	112
<i>El género Polydolops</i>	112
<i>Eudolops tetragonus</i> y el género <i>Kramadolops</i>	114

<i>El género Antarctodolops</i>	115
5.4.3 Géneros y especies reconocidos a partir del análisis filogenético.....	116

CAPÍTULO 6. TAXONOMÍA FORMAL..... 118-248

Familia POLYDOLOPIDAE	119
Género <i>EUDOLOPS</i>	120
<i>Eudolops tetragonus</i>	121
<i>Eudolops caroliameghinoi</i>	122
<i>Eudolops</i> sp.	129
Género <i>ARCHAEODOLOPS</i>	129
<i>Archaeodolops clavulus</i>	130
Género <i>POLYDOLOPS</i>	134
<i>Polydolops thomasi</i>	134
<i>Polydolops</i> cf. <i>P. thomasi</i>	144
Género <i>KRAMADOLOPS</i>	145
<i>Kramadolops mayoi</i>	147
<i>Kramadolops abanicoi</i>	150
<i>Kramadolops fissuratus</i>	153
<i>Kramadolops hernandezii</i>	157
<i>Kramadolops maximus</i>	159
<i>Kramadolops mckennai</i>	163
Género A nov.....	166
Gen A sp. nov. 1.....	167
Gen A sp. nov. 2	171
Gen A sp. nov. 3	176
Gen A sp. nov. 4	182
Gen A sp. nov. 5	187
Género <i>PSEUDOLOPS</i>	191
<i>Pseudolops princeps</i>	191
Género <i>ANTARCTODOLOPS</i>	194
<i>Antarctodolops dailyi</i>	195
<i>Antarctodolops mesetaense</i>	201
<i>Antarctodolops</i> sp.	205
Género <i>AMPHIDOLOPS</i>	206

<i>Amphidolops serrula</i>	207
<i>Amphidolops yapa</i>	212
<i>Amphidolops</i> sp. nov.1.....	214
<i>Amphidolops</i> sp. nov. 2	216
Género <i>PLIODOLOPS</i>	219
<i>Pliodolops serra</i>	220
<i>Pliodolops kamektsen</i>	226
<i>Pliodolops rothi</i>	231
<i>Pliodolops unicus</i>	237
<i>Pliodolops winecage</i>	244
Gen. et sp. indet.	247
CAPÍTULO 7. DISCUSIÓN	249-278
7.1 Sistemática de los polidolópodos	250
7.2 Cronología de los polidolópodos	255
7.3 Paleobiología de los polidolópodos	257
7.3.1 Masa corporal de los polidolópodos	257
7.3.2 Dieta y hábitat de los polidolópodos	259
7.3.3 Los polidolópodos de La Meseta: ajuste a la “Regla de Bergmann” y dieta inferida.....	266
7.4 La radiación antártica de los polidolópodos.....	271
7.5 La extinción de los polidolópodos.....	273
CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES	279-284
8.1 Homologías dentarias	280
8.2 Sistemática.....	281
8.3 Paleobiología.....	283
8.4 Extinción.....	284
BIBLIOGRAFÍA	285-303
ANEXOS	304- 352
ANEXO 1. Matriz de caracteres	305
ANEXO 2. Sinapomorfías por nodo (filogenia extendida)	306
ANEXO 3. Sinapomorfías por nodo (filogenia sin <i>E. tetragonus</i>)	309

ANEXO 4. Sinapomorfías por nodo (f.extendida/pesos implicados)	313
ANEXO 5. Sinapomorfías por nodo (f. sin <i>E.tetragonus</i> /pesos implicados) ...	317
ANEXO 6. Estimación de masa corporal.....	321
ANEXO 7.....	331

Sistemática de la familia Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia) de América del Sur y la Antártida

RESUMEN

Los representantes de la familia Polydolopidae son marsupiales paleógenos hallados en la Provincia del Chubut (Argentina), Chile Central y la Península Antártica. Están representados en el registro fósil principalmente por restos dentarios. Sus premolares son plagiaulacoideos y sus molares, multicuspidados.

Se realizó un estudio detallado de las homologías de las cúspides molares así como también se llevó a cabo un estudio sistemático a través del análisis filogenético (con y sin pesos implicados y utilizando el método de *pruning* para mejorar la resolución). En dicho análisis se incluyó a las especies de Polydolopidae más cinco especies de marsupiales tradicionalmente relacionados con la misma (*Prepidolops didelphoides*, *Bonapartherium hinakusijum*, *Epidolops ameghinoi*, *Microbiotherium tehuelchum* y *Roberthoffstetteria nationalgeographica*). El análisis filogenético dio como resultado lo que *R. nationalgeographica* es la especie hermana de los Polydolopidae y juntos conforman los Polydolopiformes. A su vez, se reconocieron los siguientes géneros: *Polydolops*, *Eudolops*, *Archaeodolops*, *Kramadolops*, Género A nov., *Pseudolops*, *Antarctodolops*, *Amphidolops*, *Pliodolops*.

En cuanto a las características paleobiológicas, la masa corporal de los polidolópidos oscilaría entre los 60g y los 3,5kg y debieron tener una dieta variada, principalmente frugívora, aunque pudiendo alimentarse también de frutos duros y semillas, o incluso de insectos.

Por último, la extinción de los polidolópidos debió estar relacionada a los cambios climáticos acaecidos para fines del Eoceno y comienzo del Oligoceno, período durante el cual el sur de América del Sur y la Antártida sufrieron una fuerte disminución en la temperatura así como también una progresiva desertificación.

Palabras clave: Polydolopidae, marsupiales fósiles, Patagonia, Paleógeno, Península Antártica, Chile Central.

Systematics of the family Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia) from South America and Antarctica.

ABSTRACT

Polydolopids are Palaeogene marsupials from Chubut Province (Argentina), Central Chile, and the Antarctic Peninsula. They are mainly represented by dentary remains in the fossil record. Polydolopid premolars are palgiaulacoid and their molars are multicusped.

It has been carried out a detailed study on the molar cusp homologies, as well as a phylogenetic analysis (with and without implied weighting and using pruning). The analysis included all the polydolopid species and five marsupials usually related to them by scientists (*Prepidolops didelphoides*, *Bonapartherium hinakusijum*, *Epidolops ameghinoi*, *Microbiotherium tehuelchum* y *Roberthoffstetteria nationalgeographica*). The results indicate that *R. nationalgeographica* is the sister-group of Polydolopidae and together they constitute the Polydolopiformes. It has been recognized the following genera: *Polydolops*, *Eudolops*, *Archaeodolops*, *Kramadolops*, Género A nov., *Pseudolops*, *Antarctodolops*, *Amphidolops*, *Pliodolops*.

Paleobiologically, polydolopids were very diverse in body mass (60g-3.5kg) and they must have had a very diverse diet as well, mainly frugivorous but including hard items as seeds, or even insects.

Finally, the extinction of polydolopids might be related with the drastic climatic changes occurred by the Eocene-Oligocene boundary, period in which Patagonia and Antarctica witnessed a rapid coolness and desertification.

Key words: Polydolopidae, fossil marsupials, Patagonia, Paleogene, Antarctic Peninsula, Central Chile.

AGRADECIMIENTOS

Deseo en primer lugar expresar mi agradecimiento a Francisco J. Goin, quien dirigió esta tesis, por su guía en la confección de la misma y por su generosidad al proponerme este tema de Tesis; a Alejandro G. Kramarz, mi co-Director de beca, quien me facilitó el lugar de trabajo y el acceso a las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales; a Marcelo Reguero y Lucas Pomi, quienes me brindaron el acceso a las colecciones del Museo de La Plata; a María Teresa Dozo, quien me ofreció para su estudio a los materiales de polidolópodos de los alrededores de Cabeza Blanca (Provincia del Chubut), hallados en el transcurso de sus campañas a dicha localidad; a Eduardo Ruigomez, por facilitarme los materiales de las colecciones del Museo Paleontológico Egidio Feruglio y a Marcelo Tejedor, por brindarme la posibilidad de estudiar los materiales de Paso del Sapo, alojados en la colección de la Universidad San Juan Bosco, con sede Esquel. También quisiera agradecer a John Flynn por facilitarme los calcos de los materiales del American Museum of Natural History (Nueva York), así como también fotografías del cráneo de *Kramadolops mckennai*; a Peter Makovicky por facilitarme el calco del polidolópido alojado en el Field Museum of Natural History (Chicago); a Maria Gabriella Fornasiero por enviar el calco y fotografías del material holotipo de *Pliodolops winecage*, alojado en el Museo de Geología y Paleontología de la Universidad de Padua.

Agradezco a Fabian Tricárico, encargado del MEB del MACN, así como también a Patricia Sarmiento y Rafael Urrejola, quienes son responsables del MEB en el Museo de La Plata; a Fernando Chávez, técnico de la Sección Paleontología de Vertebrados (MACN), por su ayuda en la confección de calcos; a Juan José Moly, técnico del MLP y Sergio Marensi, Director del Instituto Antártico Argentino, quienes lideraron la mayor parte del trabajo de campo en la Isla Marambio (Península Antártica); a Marcela Tomeo, diseñadora gráfica del MLP por su ayuda en la confección de las figuras.

Quiero agradecer también a las autoridades del Museo Argentino de Ciencias Naturales por las facilidades brindadas para la realización de esta Tesis,

en especial a su director, el Dr. Edgardo J. Romero, quien fue mi Consejero de Estudios.

A los jurados de esta Tesis, Ana M. Báez, Claudia Marssicano y Mariano Bond, quienes aportaron generosamente sus críticas e ideas para su versión definitiva.

Quiero agradecer muy especialmente a Javier N. Gelfo, Mariano Bond y Michael O. Woodburne, quienes aportaron datos y amablemente criticaron distintas partes de mi trabajo relacionado con esta Tesis. También a Viviana Barreda, Luis Palazzesi y Carolina Panti por su asesoramiento y por facilitar bibliografía referente a la evolución de la flora Paleógena.

A Laura E. Cruz y Michelle Arnal, por la ayuda que me brindaron en el desarrollo de esta Tesis, así como también por su apoyo incondicional y alegría que facilitó enormemente mi labor diaria; a Julia Desojo, Juan Carlos Fernicola, Rodrigo Paz, Maximiliano Iberlucea, Stella Maris Alvarez y Martín Ezcurra por compartir sus conocimientos, experiencias y el día a día en la Sección de Paleontología de Vertebrados del MACN.

A Natalia Zimicz por su ayuda en el estudio de las masas corporales y por permitirme utilizar la fórmula de regresión estudiada por ella misma en su Tesis de Licenciatura. A Alejandra Abello y Gabriel Martin por sus aportes sobre el estudio de los marsupiales, fósiles y vivientes.

A los becarios, técnicos e investigadores de las Divisiones de Paleontología de Vertebrados y Mastozoología del Museo de La Plata, quienes colaboraron de muchas formas en mi tesis.

A Pati Pérez y Amalia Villafañe por su apoyo y por los viajes al campo.

Por último quisiera agradecer a mi familia por el apoyo constante e incondicional en el transcurso de la confección de esta Tesis y a mis amigos y compañeros, con los que pude contar siempre.

Esta tesis ha podido ser completada gracias al CONICET, a través del otorgamiento de una Beca de Postgrado. También ha sido parcialmente subsidiada por los proyectos de la ANPCyT PICT 2006-1860 (a Alfredo A. Carlini) y PICT 2007-00417 (a Javier N. Gelfo)

A mis padres
A Eli

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

1.1 Introducción

Con menos del 15% del total de especies, los marsupiales vivientes constituyen una pequeña porción de la fauna mamíferiana de América del Sur. Se clasifican en tres órdenes y cuatro familias, todas ellas representadas en la Argentina por unas 25 especies (Parera, 2002). Esta proporción fue muy distinta durante el Paleógeno (65-23Ma); en algunos períodos, como el correspondiente a la Edad Itaboraiense (Paleoceno tardío-Eoceno temprano) los marsupiales constituían más del 50% de las especies de mamíferos terrestres (Goin et al., en prensa). Durante el Eoceno (55-33 Ma) los marsupiales alcanzaron el clímax de su diversidad y disparidad morfológica, desarrollando varios linajes con morfologías convergentes con las de los de los mamíferos placentarios (Simpson, 1948). Tal es el caso de los boriénidos, marsupiales carnívoros de talla mediana a grande (Forasiepi, 2009), o de los groebéridos, pequeños frugívoros posiblemente arborícolas y de hábitos similares a los de los primates lemuriformes (Patterson, 1952; Pascual et al., 1994). Entre estas y otras muchas formas de marsupiales evolucionaron los Polydolopidae Ameghino, 1897, un grupo sumamente diverso, singular y completamente extinto, perteneciente al Suborden Polydolopiformes del Orden Polydolopimorphia (Goin y Candela, 2004).

Los polidolópidos son sólo conocidos por restos fragmentarios de maxilares, mandíbulas y dientes; su morfología revela características únicas, imposibles de analogar con las de los mamíferos vivientes, metaterios o euterios. Sus restos fósiles han sido exhumados exclusivamente en estratos del Paleoceno tardío al Oligoceno temprano de la Patagonia Argentina, el centro de Chile y la Península Antártica (Ameghino, 1897; Woodburne y Zinsmeister, 1982, 1984; Chornogubsky, 2008; Goin et al., en prensa) (Fig. 1.1). Esta distribución ha dado lugar a interesantes especulaciones de índole biogeográfica. Se ha señalado, por ejemplo, que la radiación de este grupo consituye un evento exclusivo del Reino biogeográfico Austral (sensu Morrone, 2002), independiente de aquellas radiaciones de metaterios ocurridas en la Región Neotropical del Reino Holotropical (Chornogubsky et al., 2009).

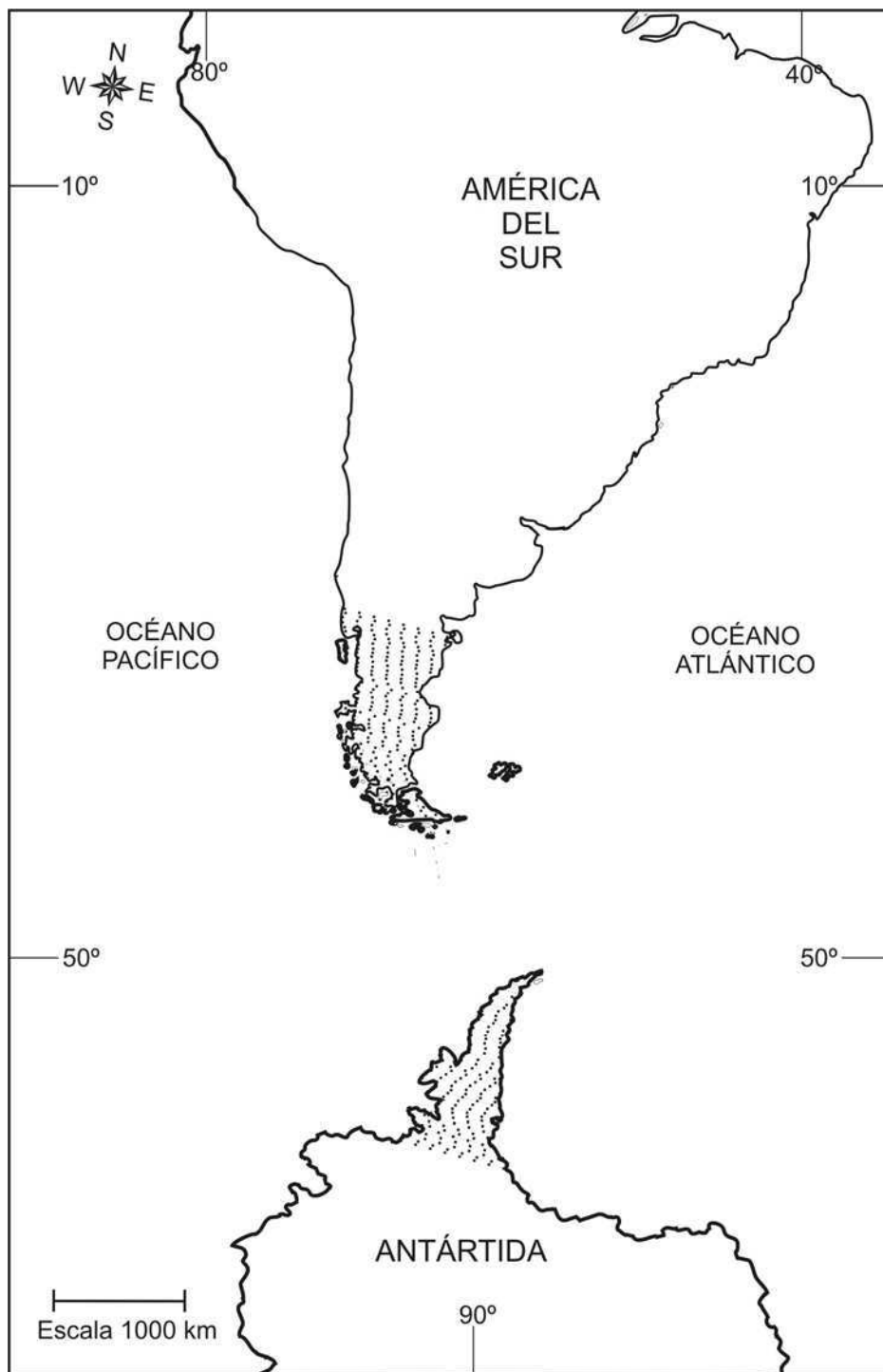


Figura 1.1. Distribución inferida de las especies de Polydolopidae.

Entre las asociaciones de marsupiales paleógenos, particularmente de edad eocena, los polidolópidos alcanzan una abundancia relativa muy alta, llegando a constituir en algunos casos el 50% de todos los marsupiales registrados para

dicha localidad (e.g., Paso del Sapo, Provincia del Chubut; Tejedor et al., 2009). Por ese motivo resultan de sumo interés en la identificación bioestratigráfica y biocronológica del Paleógeno continental patagónico. Por ejemplo, la ocurrencia de *Polydolops unicus*, una especie recientemente descrita para la localidad de Paso del Sapo (Tejedor et al., 2009) ha sido utilizada para definir una nueva unidad biocronológica, ya que dicha especie aparece por primera (y, hasta ahora, única) vez y es representada por abundantes ejemplares en esta localidad.

Los rasgos más distintivos de los polidolópidos son el aspecto rodentiforme de su cuerpo mandibular (Fig. 1.2), la hipertrofia del primer incisivo inferior, la existencia de un marcado diastema entre este diente y los últimos premolares, la braquiodoncia y bunodoncia de los molares (los que cuentan además con varias cúspides accesorias) y el aspecto plagiaulacoideo de los premolares (esto es, son hipertrofiados y muy comprimidos lateralmente, con el borde oclusal en forma de hoja cortante). Los polidolópidos desarrollaron una amplia variedad de tamaños, desde muy pequeños (menos de 100 g) a medianos (más de 1,5 kg; Ortiz-Jaureguizar, 2003; Zimicz, 2004), y se ha inferido para ellos una dieta de tipo frugívora con componentes duros, como semillas o insectos (Vizcaíno et al., 1998).

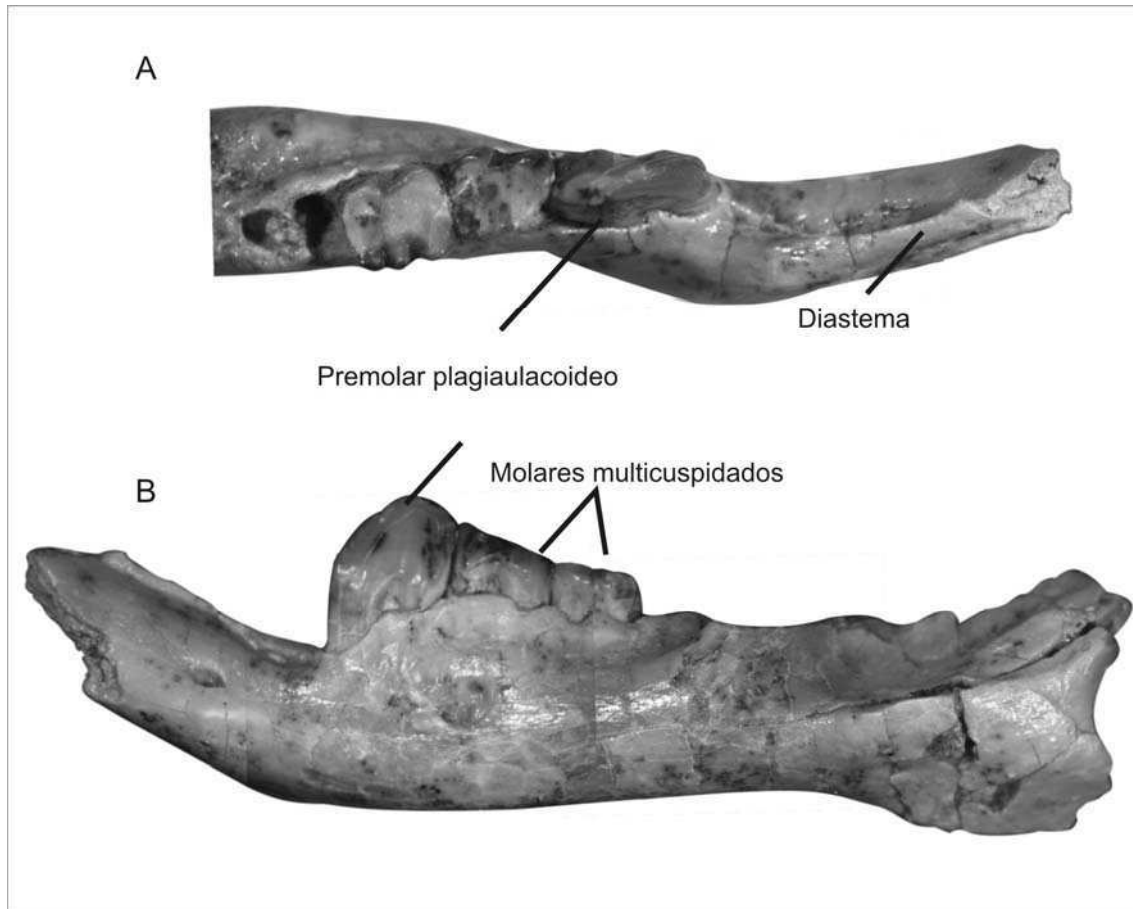


Figura 1.2. Fragmento de dentario izquierdo con los p3-m2 correspondiente al holotipo de *Kramadolops maximus* (MPEF-PV 4500) en vista oclusal (A) y lateral (B).

Las afinidades de los polidolópidos han dado lugar a fuertes controversias. Fueron comparados originalmente por Ameghino (1897, 1902, 1903) con los Paucituberculata (Metatheria), con los roedores (Eutheria) e incluso con los multituberculados (Allotheria). En efecto, la mandíbula muestra un diastema entre el incisivo y los últimos premolares y el incisivo es hipertrofiado y procumbente, tal como se observa en los roedores y los marsupiales Paucituberculata. Por su parte, los molares presentan varias hileras de cúspides, como ocurre en los extintos mamíferos multituberculados. Las discusiones sobre las afinidades de los polidolópidos continuaron durante todo el Siglo XX. Gregory (1910) fue el primero en sostener que los polidolópidos no estarían relacionados con los multituberculados como hipotetizó Ameghino (1897, 1902, 1903), aunque sí con los marsupiales cenoléstidos. Esta visión fue aceptada por autores subsiguientes

(e.g., Simpson, 1928; 1945; Marshall, 1982). Sin embargo, otros autores (e.g., Pascual y Bond, 1981; Marshall, 1987) creyeron más probable la relación entre los polidolópidos y otros grupos de marsupiales paleógenos, como los prepidolópidos y bonapartéridos (Bonaparteriiformes *sensu* Goin y Candela, 2004). Esta hipótesis fue reforzada por un análisis filogenético reciente (Goin et al., 2009).

Los Polydolopidae han llamado la atención de los especialistas desde su descubrimiento, habiéndose realizado hasta la fecha dos revisiones taxonómicas mayores de este grupo: las de Simpson (1948) y Marshall (1982). No obstante, una serie de consideraciones vuelve necesario un nuevo acercamiento al grupo. En primer lugar, merece ser revisada la diversidad específica de los polidolópidos, en especial teniendo en cuenta los nuevos y notables hallazgos de materiales referibles a esta familia en los últimos años (véase más abajo). En segundo lugar, las relaciones intergenéricas de los polidolópidos nunca fueron claramente establecidas (cf. Simpson, 1948 con Marshall, 1982). Ocurre que, si bien los representantes de esta familia muestran una serie de rasgos derivados que los vuelven fácilmente distinguibles del resto de los mamíferos sudamericanos, su notable variabilidad intra e interespecífica vuelve sumamente difícil reconocer los caracteres diagnósticos de sus distintos taxones.

En los últimos años han sido descubiertos varios centenares de restos de polidolópidos procedentes de nuevas localidades del Paleógeno patagónico y antártico: (1) la localidad Yacimiento Las Flores (Provincia del Chubut, barranca sur del Lago Colhue Huapi), referible al Paleoceno tardío-Eoceno temprano (edad Itaboraiense; Chornogubsky, 2008); (2) nuevos y muy completos restos de polidolópidos exhumados en niveles procedentes de dos localidades cercanas a Paso del Sapo (noroeste de la Provincia del Chubut), de edad Eoceno medio-tardío (Tejedor et al., 2009); (3) varias decenas de materiales adicionales procedentes de niveles estratigráficos referibles a la transición Eoceno-Oligoceno de la Gran Barranca del lago Colhue Huapi (Provincia del Chubut; edades Casamayorensis, Mustersensis, Tinguiririquense y niveles referidos a una edad "pre-Deseadense"; Goin et al., en prensa); (4) finalmente, nuevos materiales de polidolópidos exhumados en localidades referibles al Eoceno medio de la

Península Antártica (Chornogubsky et al., 2009). El hallazgo de todos estos nuevos materiales aumentó significativamente el conocimiento de la diversidad de los Polydolopidae, permitió extender el rango temporal conocido de la familia, a la vez que reveló que los polidolópidos eran mucho más abundantes y diversos de lo que se pensaba anteriormente. Por otro lado, si bien se han llevado a cabo análisis filogenéticos que incluyen a *Polydolops* (e.g., Goin et al., 2009), en ningún caso se analizaron las relaciones entre las distintas especies de Polydolopidae para dilucidar sus relaciones internas. Por todos estos motivos una nueva revisión del grupo es justificada y necesaria. Precisamente este es el objetivo fundamental del presente trabajo de tesis.

1.2 Objetivo general

Revisar la sistemática y las relaciones filogenéticas de los marsupiales pertenecientes a la extinta Familia Polydolopidae (Polydolopimorphia).

1.3 Objetivos específicos

(1) brindar un conocimiento taxonómico detallado de las especies y géneros de la familia Polydolopidae (*sensu* Goin et al., 2003);

(2) describir y comparar los taxones nuevos reconocidos en este trabajo, y redescubrir las especies y géneros ya conocidos;

(3) analizar las relaciones filogenéticas de los Polydolopidae;

(4) precisar la distribución estratigráfica de los Polydolopidae y las conclusiones bioestratigráficas y biocronológicas que de ella se desprendan;

(5) continuar con aportes previos sobre la paleobiología del grupo, mediante (a) la determinación del tamaño corporal de las distintas especies; (b) la realización de inferencias sobre la dieta de los Polydolopidae a través del análisis de sus

caracteres dentarios y mandibulares, y (c) el análisis de posibles relaciones entre estas características y las probables causas que motivaron la extinción de los integrantes de la familia;

(6) realizar un análisis de distribución de los Polydolopidae con el fin de reconocer sus relaciones biogeográficas, analizando desde esta óptica el patrón de extinciones de los integrantes de este grupo.

1.4 Hipótesis de trabajo

Cinco hipótesis fueron puestas a prueba durante el transcurso del presente estudio:

(1) las especies de Polydolopidae de América del Sur y la Antártida integran un grupo monofilético;

(2) *Roberthoffstetteria nationalgeographica* constituye el grupo hermano de los Polydolopidae;

(3) los géneros propuestos por otros autores no corresponden en todos los casos a grupos naturales, tal es el caso de *Polydolops*, que es polifilético.

(4) la declinación y posterior extinción de los Polydolopidae está asociada con un cambio en las condiciones climático-ambientales acaecidas hacia la transición Eoceno/Oligoceno.

(5) los Polydolopidae poseen un importante valor estratigráfico.

CAPÍTULO 2

ANTECEDENTES

2.1 Antecedentes sistemáticos

2.1.1 Cronología del conocimiento y relaciones internas de los Polydolopidae

La morfología molar de los polydolopidae es tan distintiva que sus representantes son fácilmente reconocibles. Sin embargo, la taxonomía genérica y específica de este grupo es notablemente difícil de resolver, debido a dos factores principales: 1) el aún muy incompleto conocimiento de varios taxones clave; y 2) el marcado polimorfismo que manifiestan varias especies, de difícil interpretación debido a la ausencia de representantes vivientes de este grupo. Probablemente por estos motivos, las relaciones internas de los Polydolopidae (*sensu* Goin et al., 2003) no han sido discutidas del mismo modo ni con la misma intensidad que sus relaciones con otros grupos de marsupiales. A continuación se detalla la diversidad genérica y específica de los Polydolopidae según un criterio cronológico en el paulatino reconocimiento de la diversidad taxonómica del grupo. Se ha puesto especial énfasis en las asignaciones originales de Ameghino (1897, 1902, 1903), quien nominó a esta familia y quien planteó más hipótesis sobre su diversidad y relaciones filogenéticas.

Ameghino (1897) reconoció la familia Polydolopidae para incluir originalmente a dos especies: *Polydolops thomasi* y *Eudolops tetragonus*, ambas basadas en materiales de la dentición superior descritos por primera vez en dicho trabajo. Según el autor, las características más salientes de los polidolópidos son la presencia de premolares superiores 2 y 3 (“molares 3 y 4” para Ameghino, 1897) con forma de lámina cortante, estriada y de borde dentado, como así también la presencia de molares multituberculados y con dos hileras longitudinales de cúspides. Debido a estas características, Ameghino (1897) incluyó a dicha familia en el Suborden Multituberculata del Orden Plagiaulacoidea Ameghino 1889, este último caracterizado por especies que poseen el p3 (molar cuarto según Ameghino) de gran tamaño y a menudo cortante. Algunos años después Ameghino (1902) describió nuevas especies del género *Polydolops*, así como también de tres géneros nuevos: *Pliodolops*, *Amphidolops* y *Pseudolops*, todos ellos incluidos por él en la familia Polydolopidae. En dicho trabajo consideró a los polidolópidos como marsupiales plagiaulacoideos, tal como lo había hecho

originalmente; esta vez, sin embargo, los consideró entre los Allotheria. Ameghino (1902) describió por primera vez las siguientes especies de *Polydolops*: *P. thomasi*, *P. fur*, *P. crassus*, *P. serra* y *P. clavulus*. *P. fur* y *P. crassus* fueron considerados como muy similares a *P. thomasi*, distinguiéndose entre sí y de esta última principalmente por su tamaño, siendo *P. fur* más grande que *P. thomasi* y más pequeña que *P. crassus*. A su vez, *P. serra* es menor que las anteriores pero considerablemente mayor que *P. clavulus*, la especie más pequeña de todos los Polydolopidae. Comparada con *P. thomasi*, *P. serra* posee molares más complicados, con una mayor cantidad de cúspides pero de menor tamaño individual, mientras que *P. clavulus* posee molares más simples y un p3 de reborde cortante menos cuspidado. Entre las especies incluidas en otros géneros se encuentra la monotípica *Pseudolops princeps*, basada en molares y premolares superiores e inferiores. Según el propio Ameghino (1902), algunos de estos dientes eran comparables con los de *Abderites*, mientras que otros lo eran con los de *Polydolops*. Por otro lado, *Pliodolops primulus* fue basada en un fragmento de maxilar con los M1-2 (interpretados como “M6 y M7” por Ameghino, 1902). Si bien esta especie fue también incluida entre los Polydolopidae, fue comparada especialmente con *Meniscoessus*, un multituberculado del Cretácico de América del Norte. Ameghino (1902) sostenía que el molar que él interpretaba como último molar de la serie (su “M7”) era el pequeño molar posterior implantado en el maxilar de *Pliodolops*, y que dicho molar tendería a desaparecer en un estadio evolutivo subsiguiente, dando como resultado el morfotipo de *Meniscoessus*. Por último, Ameghino (1902) reconoció el género *Amphidolops* con dos especies: *A. serrula* y *A. serrifer*. Si bien este género no fue diagnosticado formalmente, de las descripciones de Ameghino se desprende que las características comunes a ambas especies son la presencia de una cresta transversal que divide en dos a la cuenca del segundo molar y la división de la corona en dos lóbulos. Debe notarse, sin embargo, que *A. serrula* posee una mayor cantidad de cúspides y una superficie oclusal surcada por un sinnúmero de crenulaciones (arrugas) en el esmalte.

Ameghino (1902) reconoció una nueva familia de roedores a la que consideró distinta de Polydolopidae aunque relacionada con ella: Promysopidae. Dicha familia incluía originalmente dos especies, *Promysops acuminatus*, basada en un fragmento anterior edéntulo de mandíbula con los alvéolos para tres incisivos y dos dientes yugales, y *Promysops primarius*, especie basada en un incisivo aislado. Los Promysopidae eran, para Ameghino (1902) intermedios entre los más primitivos Polydolopidae y los roedores actuales. De este modo fueron definidos como roedores primitivos con dos o tres incisivos inferiores y un diastema entre los incisivos y los premolares (Ameghino, 1902; p. 35). En 1903, Ameghino le sumó al material incluido en *Promysops acuminatus* un molar aislado (según él, un m3) con tres raíces. Esta característica le resultó coincidente con la relación que interpretaba él tenían los Promysopidae con los roedores, ya que estos últimos suelen poseer molares inferiores posteriores con cuatro raíces y no dos, como ocurre en otros grupos. Sin embargo, incluyó a Promysopidae en los Allotheria, grupo que también incluía a los Polydolopidae, Plagiaulacidae y Neoplagiaulacidae (las dos últimas familias pertenecientes al suborden Multituberculata). La razón para el cambio de relaciones de los Promysopidae, antes contenidos en los Rodentia, se debió a la inclusión dentro de la familia del nuevo género *Propolymastodon* con dos especies: *P. caroliameghinoi* y *P. cardatus*. Estas especies están basadas en piezas de la dentición inferior y, si bien Ameghino (1903) las relacionó con *Promysops*, comentó que alejaban a este último de los roedores para relacionarlo más cercanamente con los plagiaulacoideos. Siempre según este autor, *Propolymastodon* era en realidad el ancestro de *Polymastodon*, un multituberculado del Eoceno de América del Norte (véase la Fig. 2.1 sobre las relaciones filogenéticas de los polidolópidos según Ameghino, 1903).

Con el objetivo de comparar los distintos grupos de diprotodontes plagiaulacoideos con los roedores y los polimastodontes, Ameghino (1903) nominó y figuró varios géneros y especies de polidolópidos: 1) *Orthodolops sciurus*, una especie representada por la dentición inferior. Si bien la reconoció como aliada de

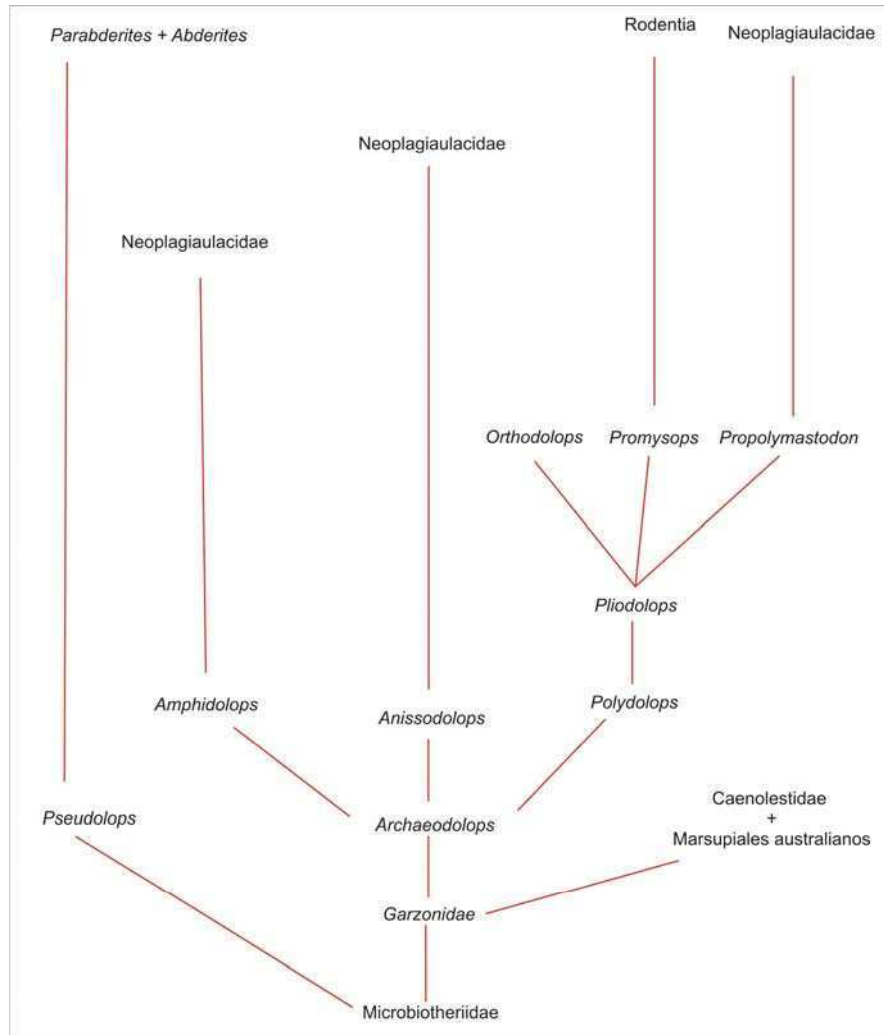


Figura 2.1. Esquema integrado de las relaciones filogenéticas según Ameghino (1903; p. 144 y 188).

Polydolops, la comparó con los roedores sciuriformes, en particular con *Sciurus hudsonicus*, con el cual compartiría el tamaño relativo, la disposición general de las cúspides, la gran cúspide anterolingual de los molares y la cresta transversal anterior de los mismos. Por la suma de estos rasgos Ameghino la consideró ancestral a los sciuriformes. 2) *Polydolops simplex*, considerada como un polidolópido avanzado debido a que el p2 es vestigial y, según el mismo autor (Ameghino, 1902), no existiría en los adultos. En consecuencia, la consideró un posible ancestro de los neoplagiulácidos. 3) Por último, *Anadolops thylacoleoides*, una especie basada en un fragmento de mandíbula con los m1-3 (interpretados como “m4-6” por Ameghino). Debido a la ausencia del m3,

considerado por él un rasgo derivado, también la consideró cercana a los multituberculados. A su vez (Ameghino, 1903), reevaluó la relación de *Polydolops clavulus* con los otros polidolópidos y consideró que la presencia de un p3 sin crenulaciones, menor cantidad de tubérculos en los molares y (lo que él consideró como) un p1 vestigial (pero véase Marshall, 1982), convertía a esta especie en un posible ancestro de las otras especies de polidolópidos. Para resaltar esta última hipótesis la denominó *Archaeodolops clavulus*. Finalmente reconoció el género *Anissodolops* para incluir a *A. serrifer*, especie anteriormente relacionada con *Amphidolops* (Ameghino, 1902). Si bien no justificó esta nueva asignación, en 1904 aclaró que esta especie “[s]e distingue por las muelas inferiores 5 y 6 [m1-2] con dos filas paralelas de tubérculos cónicos; cada fila es de cuatro tubérculos.” (Ameghino, 1904; p. 188). En ese mismo año Ameghino presentó formalmente a las especies que ya había figurado y nominado en 1903, por lo que debe considerarse válida su asignación original.¹

Con posterioridad a los hallazgos de Ameghino (1897, 1902, 1903) no fueron descriptos nuevos polidolópidos hasta las contribuciones de Simpson (1935a). Este autor (e.g., Simpson, 1928) consideraba a los polidolópidos como marsupiales relacionados con los cenoléstidos. Simpson (1935a, b) estudió los materiales más antiguos de polidolópidos, provenientes de la Formación Río Chico, los que fueron coleccionados en diversas campañas realizadas por él. A partir de estos materiales describió tres especies de polidolópidos: *Polydolops winecage*, *?Polydolops kamektsen* y *Seumadia yapa*. De la primera especie destacó que, si bien posee una estructura similar a la de *P. thomasi*, el p3 (m1 para Simpson) es mucho más ancho que largo y el m1 (m2) es mucho más pequeño que el p3. Comentó de *?P. kamektsen* que su tamaño es intermedio entre el de *P. clavulus* y *P. serra* y que es suficientemente distinta de estas dos especies como para ser sinónima de alguna de ellas. Por último distinguió a

¹ Según el Código de Nomenclatura Zoológica (Artículo 12: Nombres publicados antes de 1931), para estar disponible, todo nombre nuevo debe “ir acompañado de una descripción o una definición del taxón que denota, o de una indicación”. Según el punto 12.2.7, “la proposición de un nuevo nombre de nivel género o de nivel especie asociados a una ilustración del taxón que se nombra, o a una referencia bibliográfica de tal ilustración”. Es por esto que tienen validez las especies nominadas por Ameghino en el año 1903. En dicho año el autor no sólo nombra sino también figura y compara las especies que luego presenta como nuevas en 1904.

Seumadia yapa, sólo representada por un M3 aislado (M4 según Simpson, 1935a), por carecer de cúspides y por poseer una cuenca del trígono muy poco profunda y surcada por una gran cantidad de arrugas de esmalte. Un año más tarde (Simpson, 1936) describió a *Polydolops rothi*, similar en tamaño a *P. serra*, pero con molares de corona más simple, como los de *P. clavulus*, y con un p3 con crenulaciones débiles y ápice menos redondeado en vista lateral. Finalmente, en su extensa revisión de los mamíferos sudamericanos paleógenos, Simpson (1948) unificó las familias reconocidas por Ameghino (1897, 1902) en una sola: Polydolopidae. Simpson sinonimizó muchos de los géneros originalmente nominados por Ameghino, reconociendo únicamente tres: *Polydolops* Ameghino 1897, *Eudolops* Ameghino 1897 y *Amphidolops* Ameghino 1902. Por otro lado, reconoció al género que él mismo había descrito años antes (*Seumadia* Simpson 1935a). Según este autor (Simpson, 1948), el género *Eudolops* incluye a *Promysops* y *Propolymastodon*, *Amphidolops* incluye a *Anadolops*; mientras que *Polydolops* incluye a los restantes géneros de Ameghino (1897, 1902, 1903). Para *Polydolops* Simpson (1948) definió tres grupos:

1. “*Polydolops thomasi* group” (incluyendo a *Polydolops thomasi*, *P. fur*, *P. simplex*, *P. crassus* y “*Orthodolops*” *sciurinus*)
2. “*Polydolops serra* group” (*P. Serra* y “*Anissodolops*” *serrifer*)
3. “*Polydolops clavulus* group” (*P. clavulus*)

El autor sugirió que las diferencias entre las distintas especies del grupo de *P. thomasi* debían tratarse en realidad de diferencias temporales, ya que dichas especies no habían sido encontradas en los mismos estratos (Barranca sur del Lago Colhue-Huapi, Cañadón Vaca y estratos casamayorenses sin mayores datos de Ameghino, aunque más probablemente referibles a la Subedad Barranquense de la Edad Casamayorensis). Debido a esta concepción, finalmente determinó cuatro subespecies para contener estos grupos: 1) *P. thomasi thomasi* (= *P. thomasi*, *P. fur*, *P. simplex*), 2) *P. thomasi crassus* (= *P. crassus*, *Orthodolops sciurinus*), 3) *P. thomasi paahi* y 4) *P. thomasi mara*. Las dos últimas son subespecies nominadas por él mismo (Simpson, 1948).

Por último Simpson (1948) describió a “*Polydolops bocurhor*”, de estratos Casamayorenses de la Provincia del Chubut (especie luego sinonimizada a “*P. serra*” por Marshall (1982).

En 1952 Paula Couto describió el primer “polidolópido” extrapatagónico (*Epidolops*; pero véase más abajo), procedente de niveles de San José de Itaboraí, Brasil. El autor reconoció dos especies: *E. ameghinoi*, basada en un cráneo y centenares de especímenes mandibulares y maxilares con la dentición parcialmente conservada, y *E. gracilis*, descrita a partir de unos pocos restos mandibulares. Ambas especies fueron luego sinonimizadas por Marshall (1982; véase también Goin y Candela, 1995). Siguiendo los criterios generales de Simpson (1928), Paula Couto (1952) consideró a los polidolópidos como marsupiales cenolestoideos. Más tarde, concordando con Paula Couto en la asignación familiar de *Epidolops*, Pascual y Bond (1981) consideraron que este género es referible a la subfamilia Epidolopinae, distinta de Polydolopinae; esta última incluye a *Polydolops* y taxones aliados (pero véase más abajo).

Así como Simpson (1935a, 1936) describió los polidolópidos más antiguos, Odreman Rivas (1978) describió al más moderno para el momento: “*Polydolops mayoi*”, polidolópido de tamaño considerable (mayor que *P. thomasi* aunque menor que *E. tetragonus*) proveniente de estratos de edad Mustersense de Chubut.

Con posterioridad a las contribuciones de Simpson, Marshall (1982) realizó una profunda revisión de los Polydolopidae, probablemente la más exhaustiva realizada previamente al presente trabajo. Marshall aceptó la división subfamiliar reconocida por Pascual y Bond (1981): Epidolopinae y Polydolopinae (Fig. 2.2). Entre los Polydolopinae reconoció cuatro géneros: *Polydolops*, *Eudolops*, *Amphidolops* y *Pseudolops*. Para este autor, el único material referible a la especie *Pseudolops princeps* es un P3 superior. Marshall no reconoció las subespecies de Simpson (1948) y sinonimizó las especies reconocidas por dicho autor en la especie que daba nombre al grupo. Así, *Polydolops thomasi*, *P. fur*, *P. simplex*, *P. crassus* y “*Orthodolops sciurinus*” fueron sinonimizadas con *P. thomasi*, y las otras dos especies, *P. serra* y *P. clavulus*, correspondientes a los restantes grupos (el grupo *P. serra* y el grupo *P. clavulus*), fueron reconocidas como tales (Fig. 2.3).

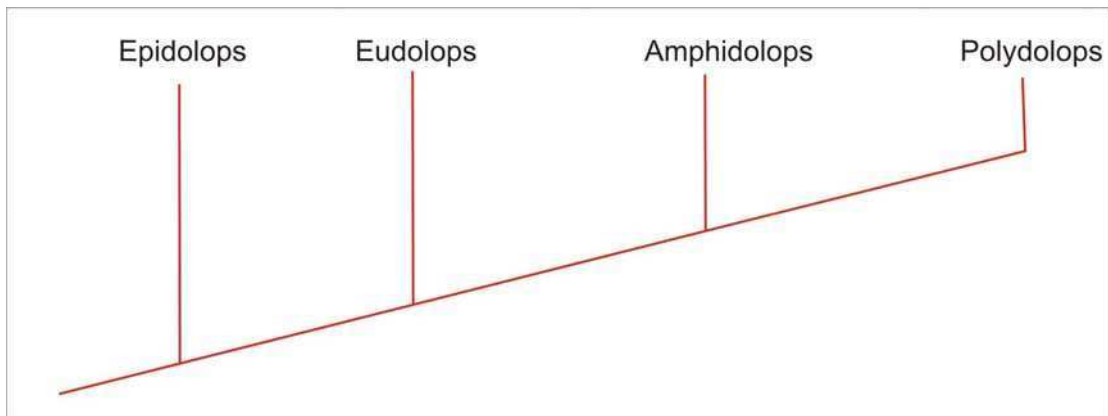


Figura 2.2. Relaciones sugeridas para los géneros de la familia Polydolopidae. Modificado de Marshall (1982; p. 88).

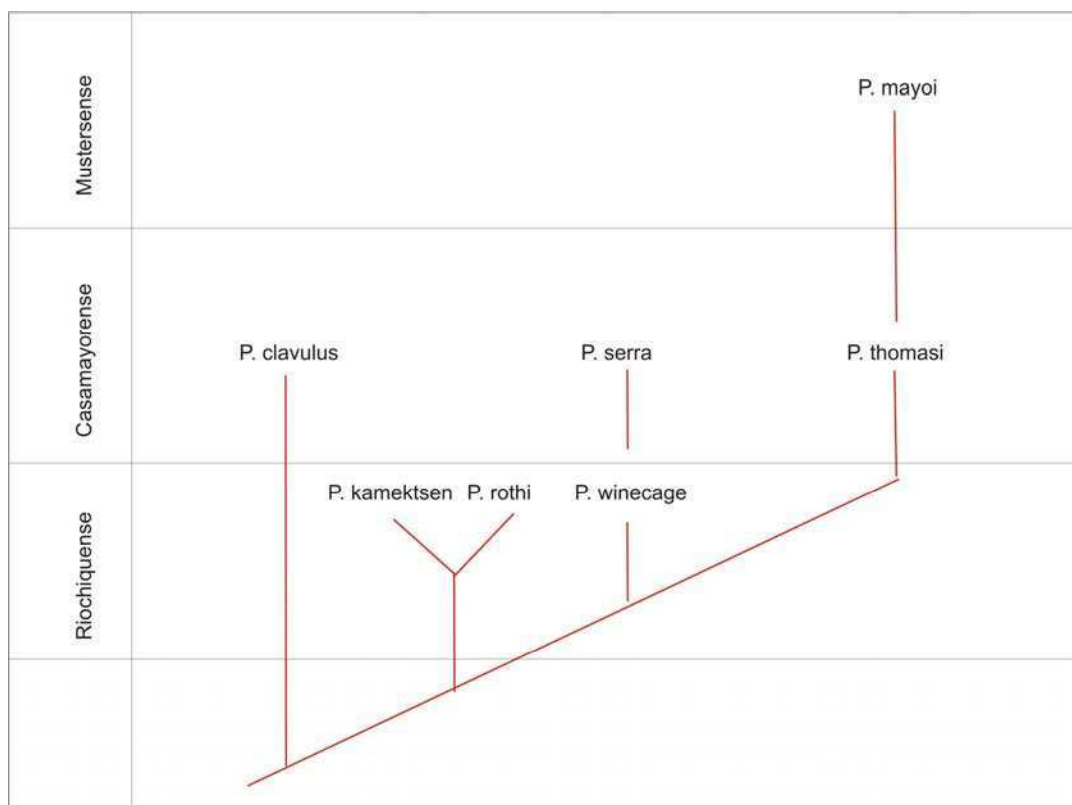


Figura 2.3. Cladograma hipotético mostrando las relaciones entre las especies de *Polydolops*. Modificado de Marshall (1982; p. 50).

Por último, el género *Seumadia* fue sinonimizado por Marshall (1982) con *Amphidolops*, conservando la especie *Amphidolops yapa*. En cuanto al género *Eudolops*, Marshall (1982) describió una única especie: *E. hernandezii*, definido como el polidolópido más grande del Casamayorensis, diferenciable de *E. tetragonus* (especie a la que fue asignado con dudas por Simpson, 1948) por las proporciones de sus molares superiores, más largos que los de *E. tetragonus*. Marshall (1982) propuso una filogenia para las distintas especies de *Polydolops* (Fig. 2.3). En la misma distingue a *P. clavulus* de las otras especies por el suave aserramiento del p3. Las otras especies se distinguen por su mayor tamaño, con un p3 con una pequeña cúspide anterobasal, el m1 con tres cúspides linguales y el m2 con cuatro cúspides linguales. Según el autor, *Polydolops kamektsen* y *P. rothi* se encuentran emparentadas por poseer estados generalizados de los caracteres ya señalados. Marshall (1982) concluye que en la evolución del género *Polydolops* puede observarse un aumento de tamaño, el desarrollo de una costilla más marcada en el p3, así como también las crenulaciones de su reborde cortante; finalmente, la presencia en algunos casos de más de cuatro cúspides linguales en el m2. *P. winecage* se relaciona con *P. serra* y estas dos especies son cercanas a *P. thomasi*, la cual daría origen a *P. mayoi*.

Marshall (1982) hipotetizó sobre las relaciones de los géneros más representativos de Polydolopidae, incluyendo a *Epidolops* y postulando que este último es basal a los demás (véase la Fig. 2.2). Por otro lado, *Polydolops* y *Amphidolops* están más relacionados entre sí que con *Eudolops* debido al desarrollo de una hilera estilar prominente (Marshall, 1982; el autor denominó hilera estilar a la aquí llamada hilera de cúspides accesorias labiales o hilera labial a la estilar en el M1).

Hallazgos posteriores a los ya mencionados incluyen los de Woodburne y Zinsmeister (1982, 1984) en niveles del Eoceno medio-tardío de la Península Antártica, y los de Flynn y Wyss (1999, 2004) en niveles del Oligoceno temprano de Chile Central. Woodburne y Zinsmeister consideraron a *Epidolops* como un marsupial no Polydolopidae (*sensu* Goin et al., 2003). Los polidolopinos antárticos son los únicos polidolópidos extrasudamericanos hallados hasta el presente.

Dichos ejemplares dieron origen al reconocimiento de dos especies nuevas correspondientes a géneros también novedosos: *Antarctodolops dailyi* Woodburne y Zinsmeister 1984 y *Eurydolops seymourensis* Case, Woodburne y Chaney 1988. Ambas especies fueron reconocidas por Goin y Candela (1995), quienes las asignaron sin embargo al género *Polydolops*. Más recientemente Chornogubsky et al. (2009) revalidaron el género *Antarctodolops* pero sinonimizaron ambas especies, a la vez que describieron una nueva: *A. mesetaense*. Los polidolópidos antárticos se caracterizan por ser de gran tamaño, similar al de *P. thomasi*; a diferencia de éste, sin embargo, poseen una gran cantidad de cúspides en sus molares y crenulaciones en el esmalte (Chornogubsky et al., 2009).

Los polidolópidos hallados en Chile fueron descritos por Flynn y Wyss (1999, 2004), quienes reconocieron dos especies a las que asignaron al género *Polydolops* ("*P. abanicoi*" y "*P. mckennai*", actualmente referibles al género *Kramadolops*; véase Goin et al., en prensa y el Capítulo 6 de esta Tesis). De *P. mckennai* se describió el único cráneo conocido para un Polydolopidae en el sentido de Goin et al. (2003; Polydolopinae sensu Pascual y Bond, 1981). Lamentablemente, su precaria preservación vuelve difícil el reconocimiento de sus estructuras con un mínimo de detalle (Flynn y Wyss, 2004). Ambos especímenes se caracterizan por su gran tamaño y por el importante desarrollo de sus escasas cúspides. *P. abanicoi* está representada por un fragmento de mandíbula muy completo; el mismo muestra que esta especie carecía de p2 pero poseía en cambio un pequeño diente ubicado muy anteriormente en la mandíbula, interpretado por Flynn y Wyss (1999) como un p1 (aunque más probablemente se trata de un canino; Goin et al., en prensa). Finalmente, Goin et al. (en prensa) describieron varias especies nuevas relacionadas con las de Chile del Oligoceno de Chubut. Una de ellas, de estratos algo más modernos que los del Tinguiririquense, corresponde a un polidolópido de gran tamaño (el más grande conocido hasta el momento) y con una considerable reducción en su fórmula dentaria, ya que en la serie dentaria inferior están ausentes el p2 y el canino.

La importante cantidad de especies reconocidas para la familia Polydolopidae, detallada más arriba, no agota la diversidad del grupo. En los

últimos años han sido descubiertos varios centenares de restos de nuevos taxones referibles a esta familia, los cuales fueron recolectados en localidades nuevas del Paleógeno patagónico. Entre ellos, se destaca una asociación de Polydolopidae muy antigua, sólo más moderna que aquella que incluye a *Amphidolops yapa*, representada por cuatro especies. Las mismas fueron exhumadas en niveles del Paleoceno tardío- Eoceno temprano de la Provincia del Chubut (localidad Yacimiento Las Flores). En segundo lugar, una muy rica fauna de marsupiales hallada en niveles del Eoceno medio-tardío de Paso del Sapo (Chubut) incluye varias especies de polidolópidos, de la cual *Pliodolops unicus* (única especie nominada hasta el momento; Tejedor et al., 2009) sobresale por características extraordinarias; entre ellas, el gran desarrollo del M2, todavía mayor que el M1 y con una cúspide posterolabial proporcionalmente enorme, y el aspecto globoso de los molares inferiores. Muchos de estos nuevos hallazgos han sido posibles gracias a la aplicación de técnicas de tamizado sedimentario y posterior análisis, bajo lupa binocular, de los concentrados resultantes, las que permiten la recuperación de materiales muy pequeños. Esto sugiere que, en los próximos años el número de polidolópidos (así como también el de otros mamíferos de pequeña talla) recolectados en niveles paleógenos aumentará sensiblemente.

2.1.2 Clasificación y afinidades de los Polydolopidae

La familia Polydolopidae fue asignada por Ameghino (1897) al Suborden Multituberculata Cope, 1884 y al entonces nuevo Orden Plagiaulacoidea Ameghino, 1889. Esta asignación se justificaba, según este autor, porque los polidolópidos comparten rasgos característicos de los multituberculados, como la presencia en los molares segundo y tercero (quinto y sexto según Ameghino, 1897) de un gran número de pequeñas cúspulas dispuestas en dos o tres hileras. El mismo autor definió a los Polydolopidae de la siguiente manera: “Los molares superiores tercero y cuarto [tercer premolar y primer molar de la nomenclatura dentaria aquí seguida] son comprimidos, con corona en forma de lámina cortante, estriada y de borde dentellado. Los molares quinto y sexto [segundo y tercero] son

triangulares, con corona multituberculada; los tubérculos están dispuestos en dos hileras longitudinales, siendo más numerosos en la hilera externa que en la interna. Los molares quinto y sexto tienen dos o tres raíces externas y dos internas, todas ellas bien separadas.”

Algunos años más tarde Ameghino (1903) consideró que los polidolópidos derivaban de un grupo de marsupiales cenoléstidos, los “Garzoniidae” (Caenolestinae según Marshall, 1980) y que, a su vez, daban origen a los “Abderitidae” (Abderitinae según Marshall, 1980). Ambas familias se incluyen actualmente en el Orden Paucituberculata (Marshall, 1980; 1987; Abello, 2008) (Fig. 2.1).

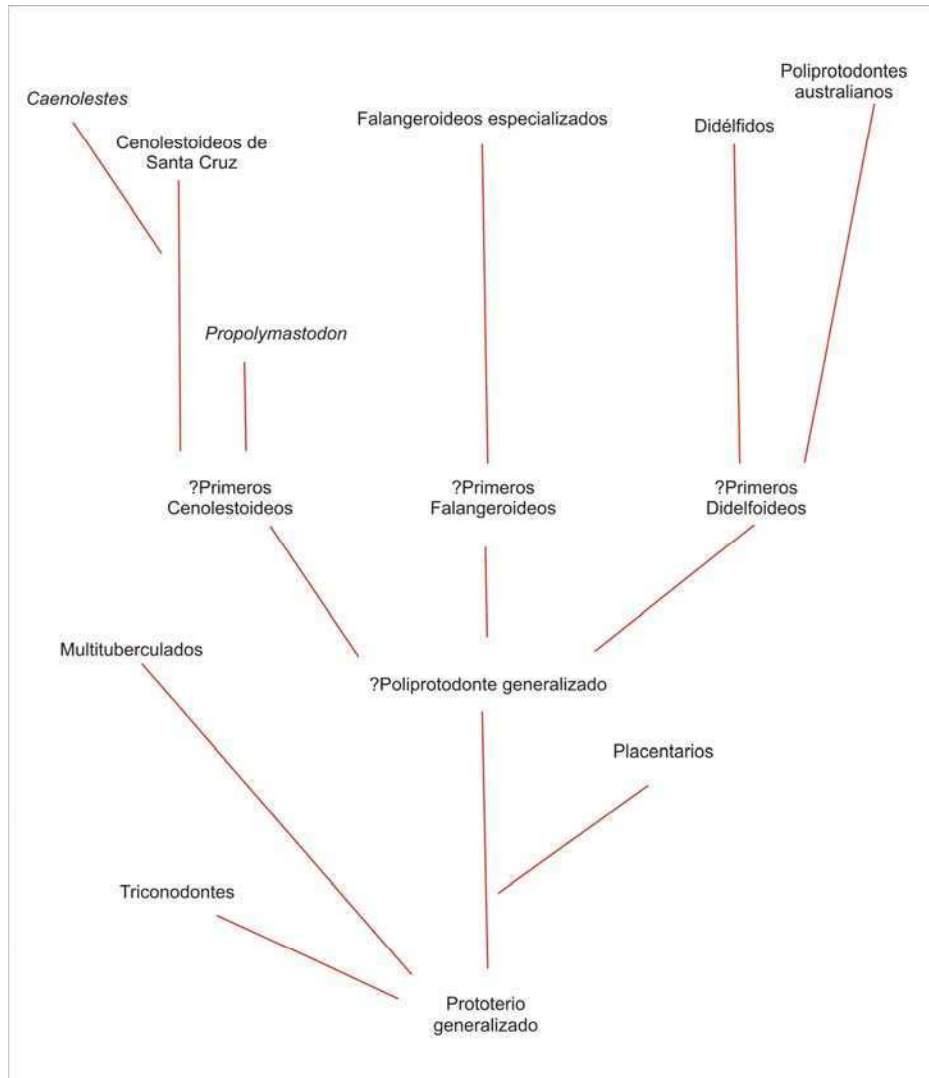


Figura 2.4. Sucesión hipotética de marsupiales y placentarios. Modificado de Gregory (1910; p. 229).

Analizando las relaciones entre los polidolópodos y los multituberculados, Gregory (1910) interpretó que las similitudes entre los integrantes de ambos

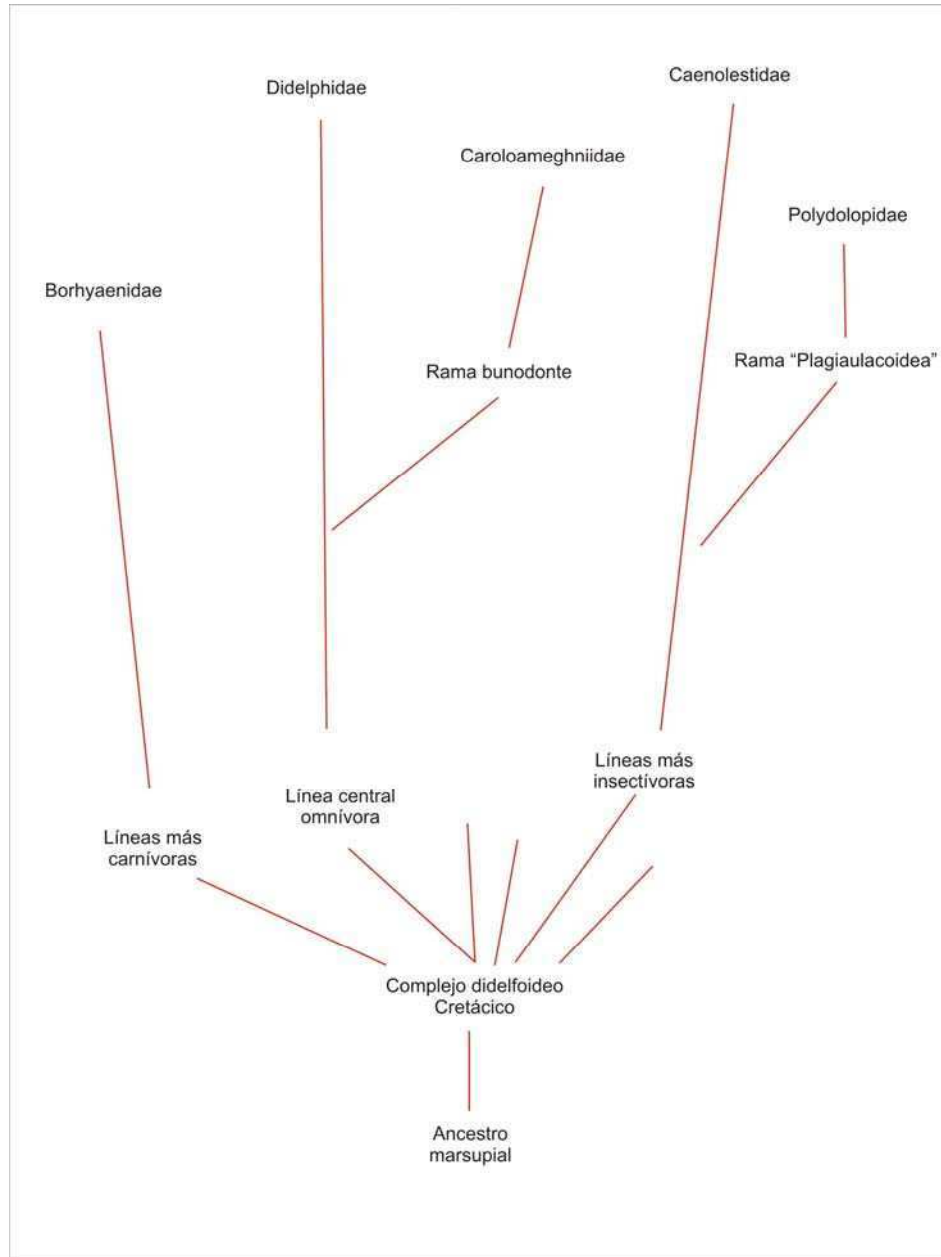


Figura 2.5. Relaciones sugeridas para las familias de marsupiales de América del Sur. Modificado de Simpson (1948; p. 33)

grupos más probablemente se deben a la evolución de rasgos convergentes y no necesariamente a afinidades filogenéticas. El autor sugirió que los polidolópodos representan una rama especializada de marsupiales cenolestoideos. Su hipótesis sobre las afinidades del grupo se esquematiza en la Fig. 2.4. Varios autores aceptaron esta hipótesis (Ride, 1962; Simpson, 1928; 1948). Más aun, Simpson (1928) agregó que los polidolópodos debían estar íntimamente relacionados con los Caenolestidae. Esta afinidad se justificaba por varias características compartidas por ambas familias, como la presencia de un diente de reborde cortante, el proceso angular inflexionado y la presencia de dos incisivos, además de la morfología general del incisivo hipertrofiado. Por otro lado, los polidolópodos son claramente distinguibles de los multituberculados por poseer dos forámenes mentonianos y no uno, a la vez que poseen dos incisivos mientras que los multituberculados sólo poseen uno. La fórmula dentaria es distinta, con dos molares en los multituberculados y cuatro en los polidolópodos (según Simpson, 1928, quien interpretaba al p3 plagiulacoideo como m1 por su comparación con los abderítidos). Luego, en su revisión de los mamíferos fósiles del Paleógeno de América del Sur, Simpson (1948) esquematizó las relaciones de los marsupiales de esta región, comentando que los polidolópodos corresponden a una rama “plagiulacoidea” descendiente de los cenolestoideos primitivos (Fig. 2.5; Tabla 2.1). Esta concepción de los polidolópodos fue mantenida por autores subsiguientes como Paula Couto (1952), quien en su descripción de *Epidolops* (considerado entonces un polidolópido) discutió también las relaciones de los polidolópodos con los cenolestidos, incluyendo a ambos en la Superfamilia Caenolestoidea. Para Paula Couto (1952) era más evidente aún la pertenencia de Polydolopidae al grupo de los marsupiales debido a las características craneanas de *E. ameghinoi*, como la presencia de vacuidades palatinas. A su vez, los polidolópodos no están relacionados a los multituberculados, ya que *Epidolops* posee molares superiores más simples que los de los polidolópodos y no más complejos o similares a los de los multituberculados, como debiera ser, según él, ya que *Epidolops* es más antiguo que *Polydolops* y aliados. Teniendo en cuenta

los hallazgos de Paula Couto (1952), Pascual y Bond (1981) reconocieron dos subfamilias entre los Polydolopidae: Epidolopinae, sólo representada por *Epidolops*, y Polydolopinae, del Paleógeno de Patagonia (luego también registrada en la Península Antártica y Chile Central; Woodburne y Zinsmeister, 1982; Flynn y Wyss, 1999, 2004). La asignación de ambas subfamilias a la misma familia fue generalmente aceptada hasta fines del Siglo XX (e.g., Woodburne y Zinsmeister, 1984; Flynn y Wyss, 1999).

En su trabajo sobre las relaciones de los marsupiales, Szalay (1982), presentó una hipótesis filogenética (Fig. 2.6; Tabla 2.1) basada en el estudio de restos dentarios, craneanos y postcraneanos. En la misma incluyó a los

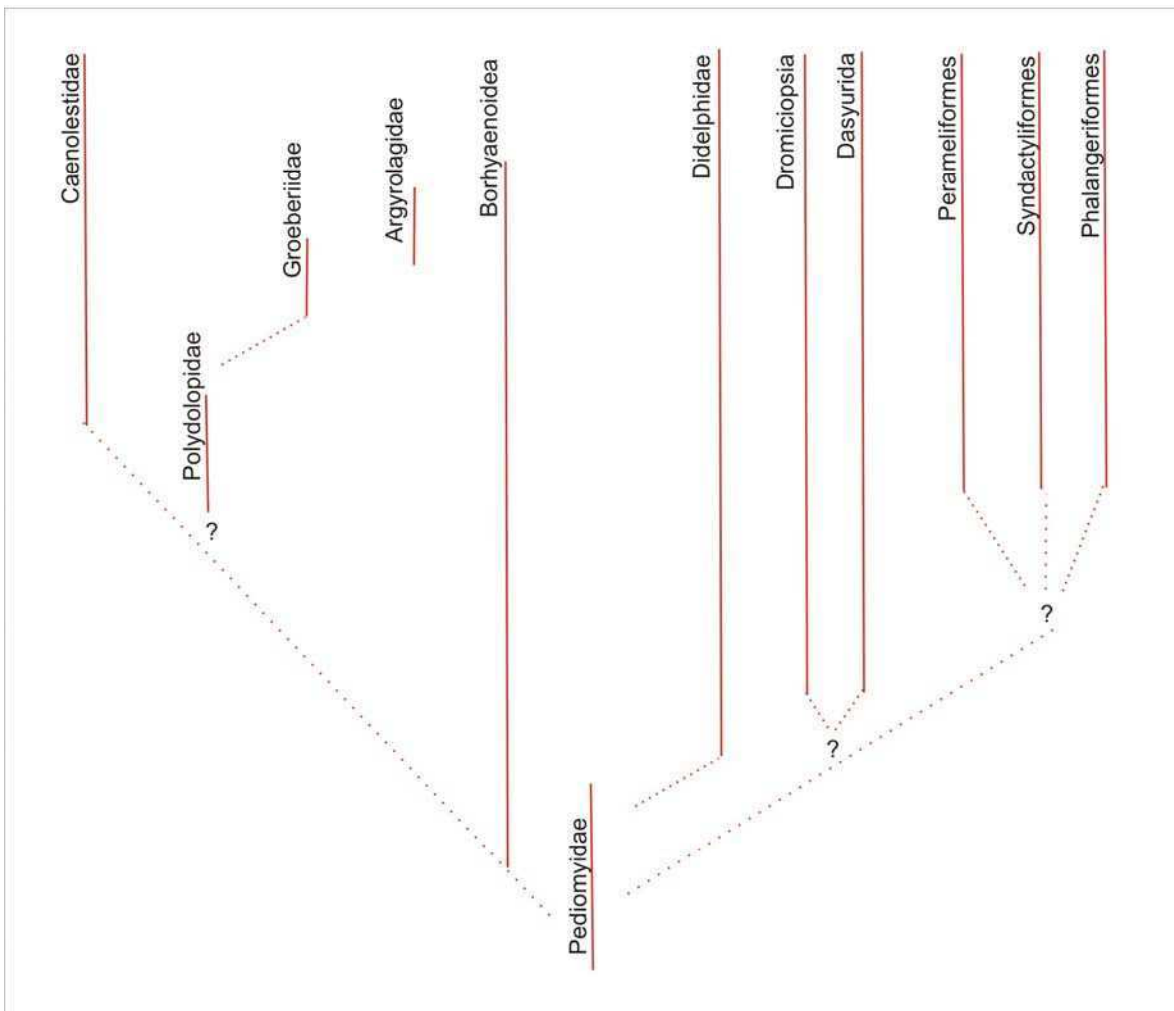


Figura 2.6. Relaciones sugeridas para las familias de marsupiales. Modificado de Szalay (1982; p. 183).

polidolópidos y comentó de ellos que su relación con los cenoléstidos es dudosa, e incluyó a la Superfamilia Polydolopoidea en el suborden Borhyaeniformes del orden Didelphimorphia. Para Szalay (1982) dicho suborden incluye también a las superfamilias Borhyaenoidea, Caenolestoidea y Argyrolagoidea.

Marshall (1987) reconoció el Orden Polydolorpimorphia incluyendo cuatro superfamilias: Caroloameghinoidea, Caenolestoidea, Argyrolagoidea y Polydolopoidea. A esta última refirió las familias Polydolopidae, Prepidolopidae y Bonapartheriidae. En su concepto, los Polydolopoidea (Fig. 2.7; Tabla 2.1) se caracterizan por poseer un canino grande, el P1 muy reducido, el P2 bien desarrollado y en forma de hoja cortante, el P3 con tres raíces, los p1-2 muy reducidos, el p3 grande y cortante y los molares trituberculares y braquiodontes. A su vez, el trigónido del m1 se encuentra elevado sobre el talónido y participa en la

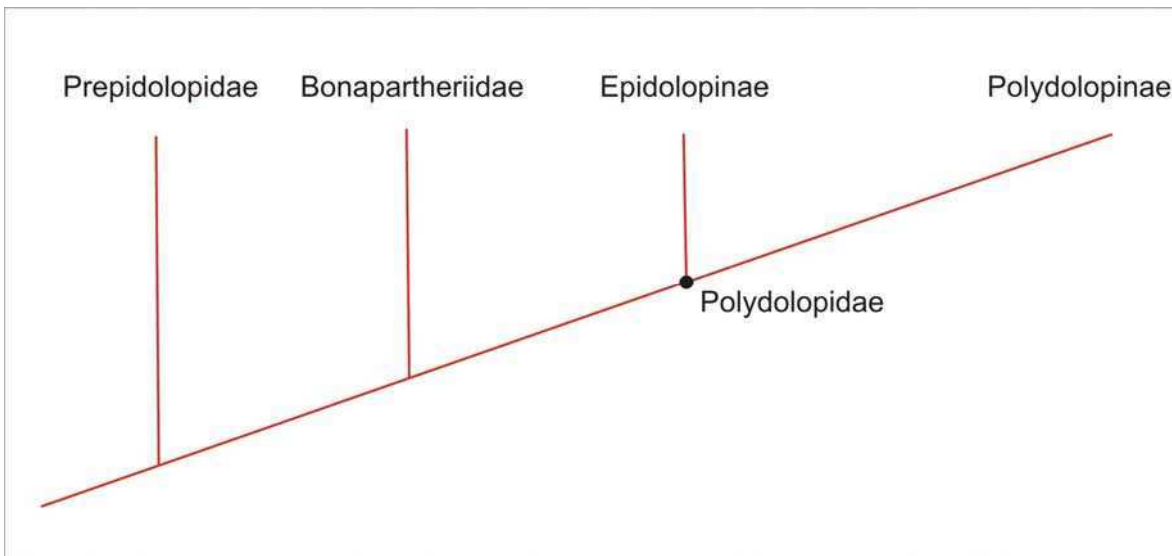


Figura 2.7. Relaciones sugeridas para la superfamilia Polydolopoidea. Modificado de Marshall (1987; p. 147).

función de corte con el p3, los talónidos y trigónidos de los m3-4 son subiguales en altura y el paracónido está reducido. Por último, las cúspides StB y StD en los molares superiores son grandes, unidas basalmente al paracono y al metacono por crestas, dando al lado labial una apariencia selenodonte. Ya se mencionó que

para este autor los Polydolopidae incluyen a los Epidolopinae y Polydolopinae, estos últimos caracterizados por la pérdida total del p1 y del m4 y por la presencia de un borde o cresta anterior en el trigónido del m1, elevado por sobre el resto de la serie molar y modificado en forma de hoja cortante. Los molares de los Polydolopinae son multituberculados, con cúspides supernumerarias desarrolladas a lo largo de los lados labial y lingual del talónido del m1 y en el margen labial de los molares superiores (Marshall, 1987). Argumentos y conclusiones similares fueron mantenidas por Marshall et al. (1990). Un tiempo después Szalay (1994) reconoció al Infraorden Polydolopimorphia de Marshall (1987), incluyendo las familias Polydolopidae, Prepidolopidae y Bonapartheriidae (Tabla 2.1).

Sobre la base del reconocimiento ordinal realizado previamente por Marshall et al. (1990), Flynn y Wyss (1999) redefinieron al Orden Polydolopimorphia como el grupo comprendido por todos los marsupiales más cercanamente emparentados con los polidolopoideos que con cualquier otro marsupial, viviente o extinto. El objetivo de los autores fue el de definir los grupos a partir de las relaciones filogenéticas entre los ancestros y sus descendientes (“stem-based”; de Queiroz y Gauthier, 1990 *vide* Flynn y Wyss, 1999), para de esta forma conseguir una mayor estabilidad taxonómica. Así, definieron a los Polydolopoidea como el clado que incluye al ancestro común más reciente de *Prepidolops* y Polydolopiformes y todos sus descendientes. Los Polydolopiformes, por otro lado, son el clado que incluye al ancestro común más reciente de *Bonapartherium* y Polydolopidae y todos sus descendientes. Finalmente, definieron a los Polydolopidae como el clado que incluye al ancestro común más reciente de *Epidolops* y *Polydolops* y a Polydolopinae como el clado que incluye al ancestro común entre *Eudolops* y *Polydolops* y todos sus descendientes (véase la Fig. 2.8 para un resumen de las ideas de Flynn y Wyss, 1999). Si bien estas definiciones le dieron un aspecto cladístico a la taxonomía de los Polydolopimorphia, no fueron respaldadas por ningún análisis filogenético explicitado en aquel trabajo.

En su análisis de las homologías cuspidales de *Polydolops*, Goin et al. (2003) consideraron a los Polydolopinae como un grupo natural distinto de

Epidolopinae y más relacionado con *Roberthoffstetteria*, un polidolopimorfio de edad Tiupampense (Paleoceno temprano) de Bolivia. Un año después, Goin y

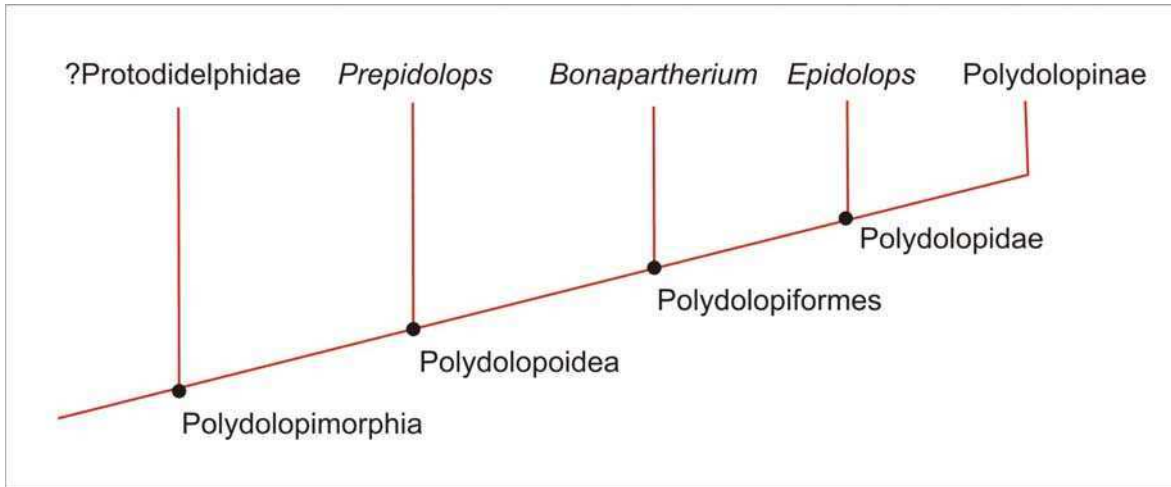


Figura 2.8. Relaciones sugeridas para los Polydolopimorphia según la hipótesis filogenética de Flyn y Wyss (1999).

Candela (2004) coincidieron con Marshall (1987) al desvincular a los polidolópodos de los cenoléstidos y relacionarlos con los bonapartéridos, y fueron más allá, desvinculando a todos los Polydolopimorphia de los Paucituberculata (Tabla 2.1). Ambas hipótesis fueron corroboradas en un análisis filogenético reciente (Goin et al., 2009; Fig. 2.9).

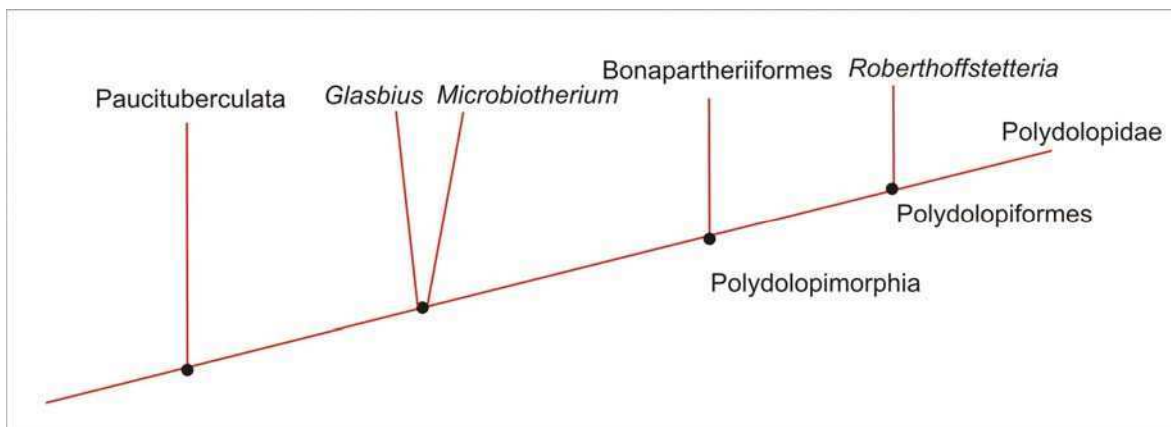


Figura 2.9. Relaciones sugeridas para los Polydolopimorphia. Modificado de Goin et al. (2009; p. 877).

Case et al. (2005) concibieron una hipótesis algo distinta, según la cual se incluyen tres subórdenes en el Orden Polydolopimorphia (Fig. 2.10; Tabla 2.1): Hatcheriformes, Epidolopiformes y Polydolopiformes. Este último incluye a los Polydolopinae, *Roberthoffstetteria* y *Ectocentrocristus* (marsupial del Cretácico Superior de América del Norte). Sin embargo, esta hipótesis no ha sido aun contrastada.

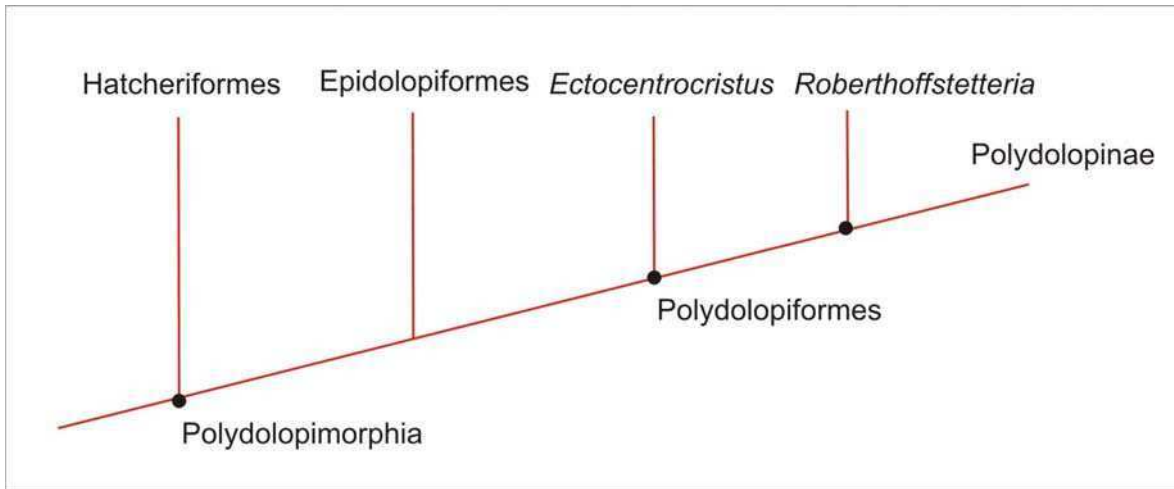


Figura 2.10. Relaciones sugeridas para los Polydolopimorphia. Modificado de Case et al. (2005; p. 249).

Simpson, 1939	Kirsh, 1977	Marshall, 1981	Szalay, 1982
Clase Mammalia	Superorden Marsupialia	Orden Marsupialia	Cohorte Ameridelphia
Subclase Theria	Orden Polyprotodontia	Marsupiales europeos y del nuevo mundo	Orden Didelphida
Infraclasse Metatheria	Suborden Didelphimorphia	Familia Didelphidae	Suborden Didelphiformes
Orden marsupialia	Superfamilia Didelphoidea	Familia Sparassocynidae	Suborden Borhyaeniformes
Superfamilia Didelphoidea	Familia Didelphidae	Familia Pediomyidae	Superfamilia Borhyaenoidea
Familia Didelphidae	Familia Microbiotheriidae	Familia Microbiotheriidae	Superfamilia Caenolestoidea
Familia Caroloameghiniidae	Familia PEDIOMYIDAE	Familia Stagodontidae	Superfamilia Polydolopoidea
Superfamilia Borhyaenoidea	Familia Stagodontidae	Familia Borhyaenidae	Superfamilia Argyrolagoidea
Familia Borhyaenidae	Superfamilia Borhyaenoidea	Familia Thylacosmilidae	Cohorte Australidelphia
Superfamilia Caenolestoidea	Familia Borhyaenidae	Familia Argyrolagidae	Orden Dromiciopsia
Familia Caenolestidae	Familia Thylacosmilidae	Familia Caenolestidae	Orden Syndactyla
Familia Polydolopidae	Familia Necrolestidae	Familia Polydolopidae	Orden Dasyurida
	Familia Thylacinidae	Familia Groeberiidae	
	Suborden Dasyuromorphia	Marsupiales australasicos	
	Superfamilia Dasyuroidea		
	Familia Dasyuridae		
	Familia Myrmecobiidae		
	Suborden Peramelemorphia		
	Superfamilia Perameloidea		
	Familia Peramelidae		
	Familia Thylacomyidae		
	Suborden Notoryctemorphia		
	Superfamilia Notoryctoidea		
	Familia Notoryctidae		
	Orden Paucituberculata		
	Superfamilia Caenolestoidea		
	Familia Caenolestidae		
	Superfamilia Polydolopoidea		
	Familia Polydolopidae		
	?Paucituberculata		
	Superfamilia Groeberioidea		
	Familia Groeberiidae		
	Superfamilia Argyrolagoidea		
	Familia Argyrolagidae		
	Orden Diprotodontia		

Tabla 2.1. Principales clasificaciones de los polidolópodos hasta el nivel de Familia.

Marshall, 1987	Szalay, 1994	Goin y Candela, 2004	Case, Goin y Woodburne, 2005
Suborden Didelphimorphia	Subclase Theria	Taxón innominado	Supercohorte Marsupialia
Superfamilia Microbiotherioidea	Infraclase Metatheria	Orden Microbiotheria	Cohorte Alphadelphia
Familia Peradectidae	Cohorte Ameridelphia	Orden Polydolopimorphia	Cohorte Ameridelphia
Familia Stagodontidae	Orden Didelphida	Plesion Glasbiidae	Orden Didelphimorphia
Familia Microbiotheriidae	Suborden Archimetatheria	Suborden Bonapartheriiformes	Superfamilia Didelphoidea
Superfamilia Borhyaenoidea	Familia Stagodontidae	Superfamilia Bonapartherioidea	Familia Pucadelphidae
Familia Borhyaenidae	Familia Peiomyidae	Familia Prepidolopidae	Familia "Didelphidae"
Familia Thylacosmilidae	Suborden Sudameridelphia	Familia Bonapartheriidae	Familia Pucadelphidae
Superfamilia didelphoidea	Infraorden Sudameridelphia	Familia Gashterniidae	Familia Caluromyidae
Familia Didelphidae	Infraorden Itaboraiformes	Superfamilia Argyrolagoidea	Familia Herpetheriidae
Familia Sparassocynidae	Familia Caroloameghiniidae	Familia Groeberiidae	Familia Derorhynchidae
Suborden Polydolopimorphia	Infraorden Polydolopimorphia	Familia Patagoniidae	Familia Protodidelphidae
Superfamilia Caroloameghinoidea	Familia Polydolopidae	Familia Argyrolagidae	Orden Sparassodonta
Familia Caroloameghiniidae	Familia Prepidolopidae	Suborden Polydolopiformes	Superfamilia Borhyaenoidea
Superfamilia Caenolestoidea	Familia Bonapartheriidae	Plesion Roberthoffstetteria	Familia Mayulestidae
Familia Caenolestidae	Infraorden Sparassodonta	Familia Polydolopidae	Familia Hondadelphidae
Superfamilia Argyrolagoidea	Familia borhyaenidae		Familia Hathiacynidae
Familia Argyrolagidae	Familia Thylacosmilidae		Familia Borhyaenidae
Familia Groeberiidae	Suborden Glirimetatheria		Familia Proborhyaenidae
Familia Gashterniidae	Infraorden Paucituberculata		Familia Thylacosmilidae
Superfamilia Polydoloidea	Familia Caenolestidae		Orden Paucituberculata
Familia Prepidolopidae	Infraorden Simpsonitheria		Cohorte Australidelphia
Familia Bonapartheriidae	Familia Gashterniidae		Marsupialia incertae sedis
Familia Polydolopidae	Familia Groeberiidae		Orden Polydolopimorphia
	Familia Argyrolagidae		Suborden Hatcheriformes
	Familia Patagoniidae		Suborden Bonapartheriiformes
	Suborden Didelphimorphia		Superfamilia Bonapartherioidea
	Familia Didelphidae		Familia Prepidolopidae
	Familia Sparassocynidea		Familia Bonapartheriidae
	Cohorte Australidelphia		Familia Gashterniidae
			Superfamilia Argyrolagoidea
			Familia Groeberiidae
			Familia Patagoniidae
			Familia Argyrolagidae
			Suborden Polydolopiformes
			Familia Polydolopidae

Tabla 2.1. Principales clasificaciones de los polidolópodos hasta el nivel de Familia (cont.).

CAPÍTULO 3

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Materiales

Los ejemplares de polidolópodos estudiados pertenecen a las colecciones paleontológicas de las siguientes Instituciones: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”; Facultad de Ciencia Naturales y Museo de La Plata; Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”; Museo Paleontológico Egidio Feruglio; Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile; Field Museum of Natural History; American Museum of Natural History; University of California at Riversleigh.

Los materiales de las colecciones de FMNH y AMNH fueron estudiados a partir de calcos de resina cedidos por los curadores de dichos repositorios.

Los materiales SGOPV 3476 y SGOPV 2941, con número de colección del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile, se encuentran temporalmente en préstamo en el AMNH. Debido a esto las observaciones se basan en las fotografías y figuras de los trabajos originales así como también en fotografías enviadas amablemente por el Dr. John Flynn, curador de la Colección de Paleontología de Vertebrados del AMNH.

3.2. Abreviaturas

3.2.1. Acrónimos

AMNH, American Museum of Natural History, Nueva York, USA.

FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, USA.

CNP.PV.CB, Colección Paleontología de Vertebrados (Cabeza Blanca). Centro Nacional Patagónico, Provincia del Chubut, Argentina.

LIEB-PV, Colección Paleontología de Vertebrados. Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad, Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”, Sede Esquel, Provincia del Chubut, Argentina.

MACN A, Colección Ameghino. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MACN Pv, Colección Paleontología de Vertebrados. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MLP, División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

MPEF, Colección del Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Provincia del Chubut, Argentina.

SGOPV, Colección Paleontología de Vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile, Chile.

UCR, University of California at Riversleigh, California, USA.

3.2.2 Nomenclatura y abreviaturas dentarias

La nomenclatura y abreviaturas dentarias de las distintas piezas que componen las series dentarias inferiores y superiores de los polidolópodos es la siguiente:

- **i**, incisivo inferior
- **I**, incisivo superior
- **c**, canino inferior
- **C**, canino superior
- **p**, premolar inferior
- **P**, premolar superior
- **m**, molar inferior
- **M**, molar superior
- **StA**, **StB**, **StC**, **StD** y **StE**, cúspides estilares A, B, C, D y E respectivamente.

En el cuerpo del texto, los números junto a cada una de estas abreviaturas dentarias especifican el locus de cada pieza en particular siguiendo la fórmula de los metaterios generalizados (e.g., M3, tercer molar superior; p3, tercer premolar inferior; i1 primer incisivo inferior). Para describir la fórmula dentaria en el punto 3.3.1.1 se utilizó el número de dientes por tipo dentario, y no el locus representado (e.g., i1, un incisivo; p1, un premolar; m3, tres molares).

3.2.3 Medidas

Todas las medidas están dadas en milímetros, excepto que se especifique lo contrario. Las medidas fueron tomadas mediante la utilización de lupa binocular de 40 aumentos con ocular micrométrico en algunos casos, mientras que otras fueron tomadas con calibre electrónico (Figs. 3.1, 3.2, 3.3 y 3.4).

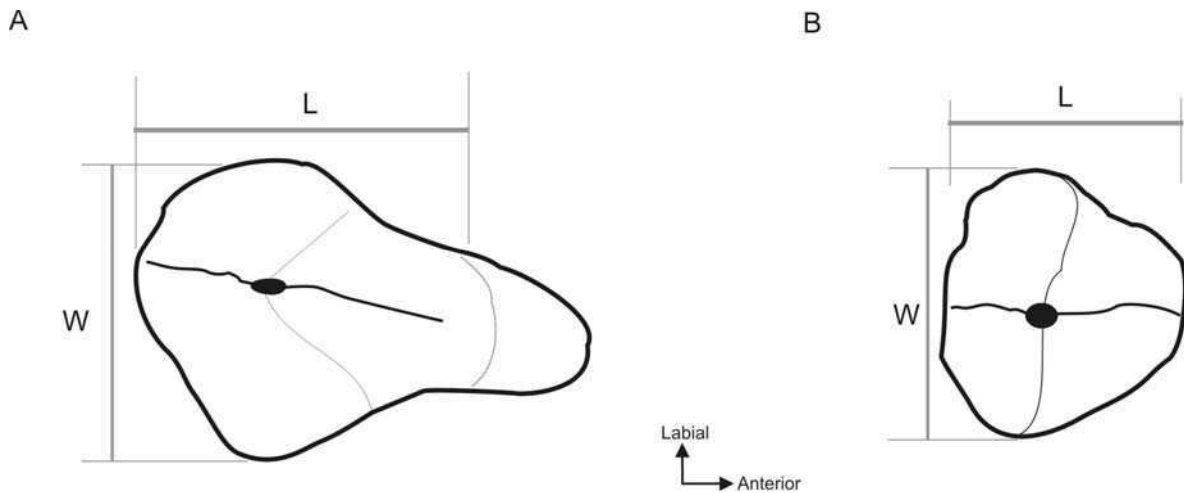


Figura 3.1. Dibujos esquemáticos de los premolares superiores de Polydolopidae mostrando cómo se tomaron las medidas. A, P2. B, P3. Ambos en vista oclusal.

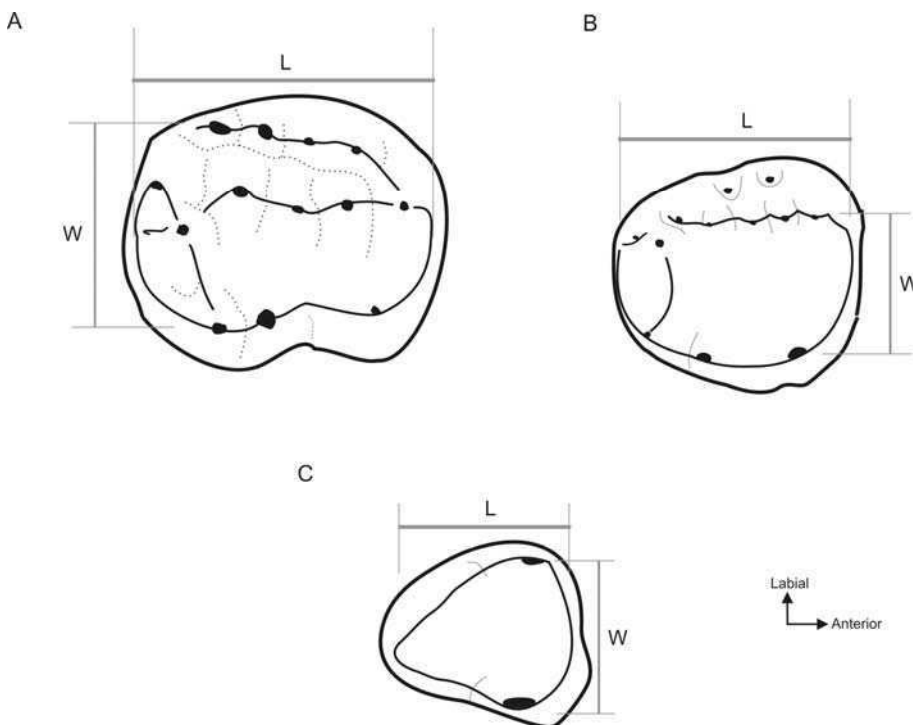


Figura 3.2. Dibujos esquemáticos de los molares superiores de Polydolopidae mostrando cómo se tomaron las medidas. A, M1. B, M2. C, M3. Todos en vista oclusal.

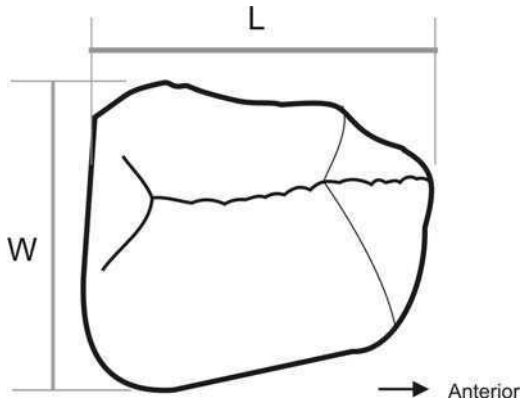


Figura 3.3. Dibujo esquemático del p3 de Polydolopidae en vista oclusal mostrando cómo se tomaron las medidas.

Lx, largo de X.

Wx, ancho de X.

Ax, área de X (calculada como $Lx * Wx$)

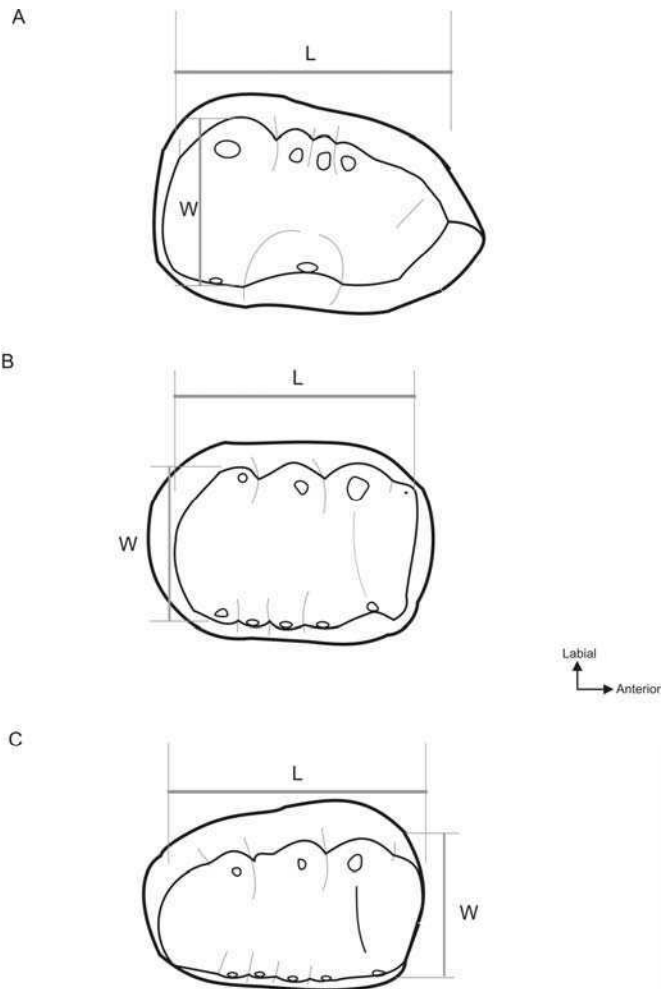


Figura 3.4. Dibujos esquemáticos de los molares inferiores de Polydolopidae mostrando cómo se tomaron las medidas. A, m1. B, m2. C, m3. Todos en vista oclusal.

3.3. Métodos

3.3.1 Homologías dentarias

3.3.1.1 Fórmula dentaria

En este trabajo se asume que la fórmula dentaria generalizada para los Polydolopidae es: I /i 3/1, C/c 1/?1, P/p 2/2, M/m 3/3. Los argumentos que permitieron arribar a esta conclusión se exponen en los párrafos que siguen.

3.3.1.2 Dentición antemolar

Incisivos y fórmula dentaria. En los Polydolopidae no se conoce ningún ejemplar con la región anterior del cráneo o de la mandíbula completas. Sin embargo, en las especies del género *Kramadolops* puede observarse esta región parcialmente (Flynn y Wyss, 1999: fig. 1, A-B; Goin et al., en prensa: fig. 5, Q-R; Flynn y Wiss, 2004: fig. 6.1 y 6.2). Flynn y Wyss (2004) describieron el resto craneano más completo hasta ahora conocido de un polidolópido (*K. mckennai*, del Eoceno tardío-Oligoceno temprano de Chile Central). Según los autores se ha preservado gran parte del extremo anterior del cráneo incluyendo un gran alvéolo anterior donde se encontraba el canino, comprimido lateralmente (esta región parece haberse perdido luego de la descripción original). Por detrás del mismo se preservaron tres alvéolos. Los autores concluyeron que, en consecuencia, su fórmula dentaria es: I2, C1, P3, M3. Más recientemente, sin embargo, Goin et al., (en prensa) reinterpretaron dicha fórmula: I3, C1, P2, M3. Dicha interpretación se basa en la hipótesis de que los dientes procumbentes anteriores, por comparación con los de otros polidolopimorfios, corresponden a incisivos, y no a caninos como fuera interpretado por Marshall (1982). La hipótesis de Goin et al. (en prensa) es seguida en este trabajo y se asume aquella como fórmula dentaria superior generalizada para los representantes de esta familia (Fig. 3.5).

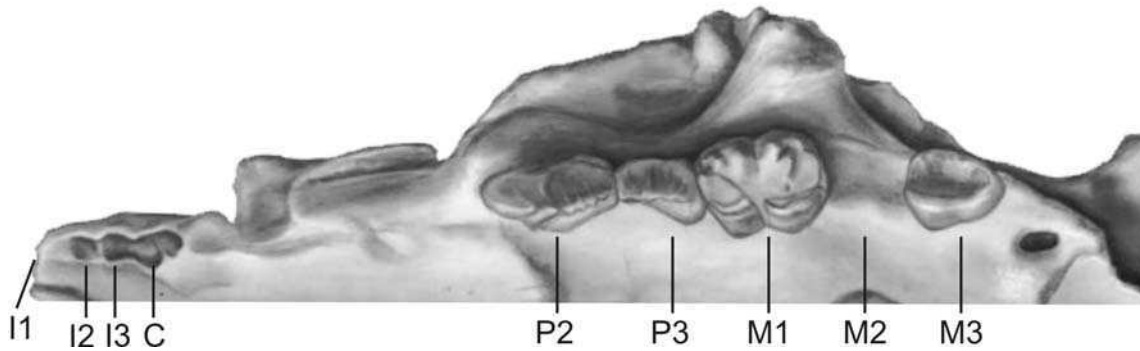


Figura 3.5. Esquema de parte del holotipo de *Kramadolops mckennai* (SGOPV 3476) mostrando los distintos loci dentarios. Modificado de Flynn y Wyss (2004)

Diversos restos mandibulares descritos para la familia Polydolopidae (eg., Ameghino, 1902; Odreman Rivas, 1978; Flynn y Wyss, 1999) permiten suponer que la dentición inferior más anterior de estos restos no es homogénea. *Kramadolops abanicoi*, cuya mandíbula preservada posee gran parte de la región anterior, posee la fórmula: $i1, ?c1, p1, m3$ (Fig. 3.6, A-B). En otras especies (e.g., *Kramadolops mayoi*), por el contrario, se aprecia que aún persiste el $p2$ vestigial (Fig. 3.6, C-D). En consecuencia, se asume aquí que la fórmula generalizada de la dentición inferior de los Polydolopidae es: $i1, ?c1, p2, m3$. Por último, algunas especies muestran una reducción extrema en la fórmula dentaria; tal es el caso de *Eudolops caroliameghinoi* y *Kramadolops maximus*, en los que la misma es $i1, c0, p1, m3$ (véase Marshall, 1982; Goin, et al., en prensa) (Fig. 3.6, E-F).

Premolares. La serie premolar en los polidolópidos está reducida respecto del patrón marsupial generalizado (i.e., P/p 3/3). En la dentición superior los P2-3 están hipertrofiados, levemente comprimidos labio-ligualmente y con una cresta cortante, lo que constituye el diente denominado plagiulacoideo. El P2 es considerablemente más grande que el P3. El P1 está ausente en todos los especímenes conocidos (Fig. 3.5). En algunas especies (e.g, *Polydolops thomasi*), la serie dentaria inferior puede presentar un $p2$ reducido, con la corona achatada y las dos raíces casi totalmente fusionadas. En todas las especies en las que se

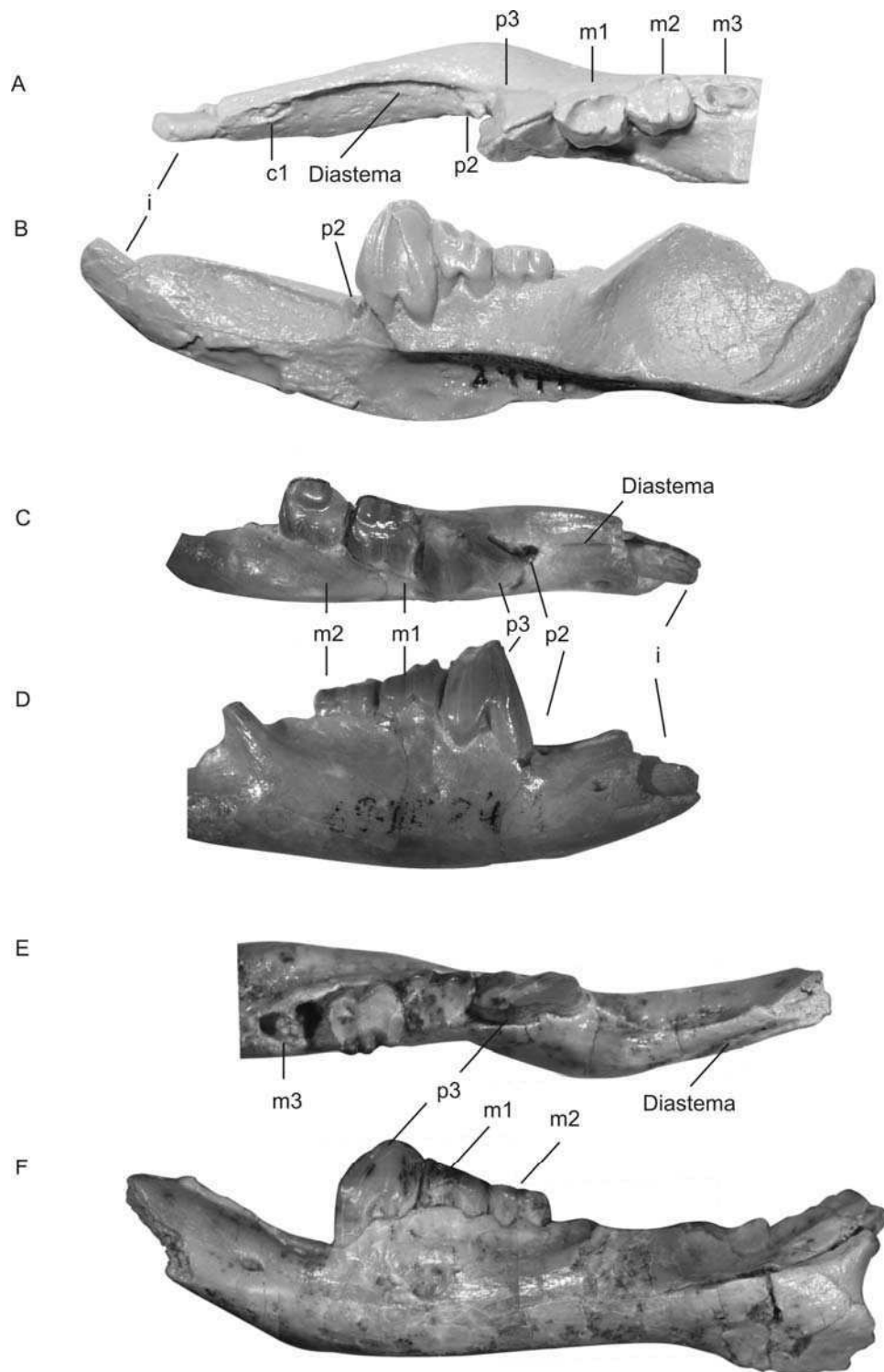


Figura 3.6. A-B; *Kramadolops abanicoi*. Fragmento de dentario izquierdo con parte del incisivo, el p1 y el p2, los p3-m2 y las raíces del m3 (SGOPV 2941). A, vista oclusal. B, vista lingual. C-D; *Kramadolops mayoi*. Fragmento de dentario derecho con el incisivo y los p3-m2 (MLP 69-III-24-14). C, vista labial. D, vista oclusal. E-F; *Kramadolops maximus*. Fragmento de dentario izquierdo con los p3-m2 (MPEF-PV 4500). C, vista oclusal. D, vista labial.

conoce esta región del dentario, el p3 es relativamente grande y de aspecto plagiulacoideo (Fig. 3.6).

Si bien en algunos marsupiales el diente plagiulacoideo corresponde al m1 (como ocurre en los Paucituberculata de la familia Abderitidae; e. g., *Abderites* Ameghino, 1887), la hipótesis de homología más plausible es que el diente plagiulacoideo de los polidolópidos corresponde en realidad al p3. Paula Couto (1952) argumentó a favor de esta interpretación tomando como referencia la fórmula dentaria de *Epidolops ameghinoi*, del Paleoceno tardío-Eoceno temprano de Itaboraí, Brasil, en ese entonces referido también a los Polydolopidae (véase también Pascual y Bond, 1981; Marshall, 1982). *Epidolops* posee los cuatro molares típicos de los marsupiales, junto con el último premolar (p3) agrandado y de morfología plagiulacoidea. Recientemente se ha argumentado que la familia Polydolopidae *sensu* Pascual y Bond (1981) es parafilética (Goin et al., 2009). De esta forma Polydolopinae es sinónima de Polydolopidae (perteneciente a los Polydolopiformes), mientras que *Epidolops* es un Bonapartheriiformes. A su vez, en el análisis llevado a cabo por Goin et al. (2009), los Polydolopiformes y los Bonapartheriiformes constituyen grupos hermanos. Los Bonapartheriiformes basales tienen una fórmula dentaria más generalizada que la de los Polydolopidae. En consecuencia, resulta admisible la hipótesis de autores previos (e.g., Paula Couto, 1952; Marshall, 1982) que homologaron el diente plagiulacoideo inferior de los polidolópidos con el p3 de otros metaterios.

3.3.1.3 Serie Molar

Homología de cúspides. Como fue mencionado precedentemente, la fórmula molar de los polidolópidos se encuentra reducida a tres molares y no cuatro, como es el caso de la mayor parte de los marsupiales. Sin embargo, esta reducción es observable en otros polidolopimorfios, como *Punadolops*, del Eoceno medio de Salta, el cual también posee sólo tres molares (Goin et al., 1998).

Los polidolópidos poseen uno de los patrones molares más singulares entre los marsupiales, siendo sus homólogías cuspidales de difícil dilucidación. Cuando Ameghino (1897, 1902, 1903) describió a los polidolópidos, los comparó

con los multituberculados y los roedores, entre otros mamíferos. Posiblemente por este motivo no planteó ninguna hipótesis de homología para las cúspides de sus molares; por el contrario, describió el número y posición de sus cúspides sin darles nominación alguna. Hasta mediados de la década de 1980 ningún otro autor, incluyendo importantes revisores como Simpson (e.g., 1928, 1935a, b, 1945) y Paula Couto (1952), intentó establecer las homologías cuspidales de los molares de los polidolópodos. Marshall (1982) constituye una excepción parcial, ya que nominó a las cúspides más labiales de los M1-2 como cúspides estilares. Las primeras hipótesis referentes a las homologías de las cúspides presentes en los molares de los polidolópodos fueron postuladas por Woodburne y Zinsmeister (1984) en su análisis de los polidolópodos de la Península Antártica. También en este caso los intentos de homologación de las cúspides fueron parciales. En el M1 refirieron al protocono a la cúspide anterolingual del lóbulo anterior, y al hipocono a la gran cúspide posterolingual de este diente. También nominaron algunas cúspides del m2: la labial anterior fue denominada protostílido, mientras que la cúspide inmediatamente posterior a ella fue referida al protocónido. En el borde lingual del único (y fragmentario) m2 que estos autores pudieron estudiar de *Antarctodolops dailyi* se destacaba una pequeña cúspide anterolingual, la cual fue homologada con el paracónido. Describiendo nuevos materiales referibles a esta especie, más recientemente Chornogubsky et al. (2009) señalaron que el paracónido no está presente, siendo probable que la interpretación de Woodburne y Zinsmeister (1984) responda a un artefacto generado por el tipo de fragmentación presente en el holotipo.

Goin et al. (2003) llevaron a cabo un análisis más exhaustivo de las cúspides molares de los polidolópodos, utilizando como modelo a *Polydolops thomasi* y comparándolo con la dentición molar de *Roberthoffstetteria nationalgeographica* (Fig. 3.7, A-B), del Paleoceno temprano de Bolivia (Formación Santa Lucía). Los autores concluyeron que *Roberthoffstetteria* muestra las sinapomorfías básicas de los Polydolopiformes, por lo que incluyeron al taxón tiupampense entre los representantes de este suborden, estableciendo una relación de grupo hermano con los Polydolopidae. Más recientemente Case et al.

(2005) y Goin et al. (2007) señalaron que otros taxones de metaterios, del Cretácico de América del Norte, podrían representar formas generalizadas para el propio patrón molar de *Roberthoffstetteria* (pero véase Beck et al., 2008 para otra interpretación).

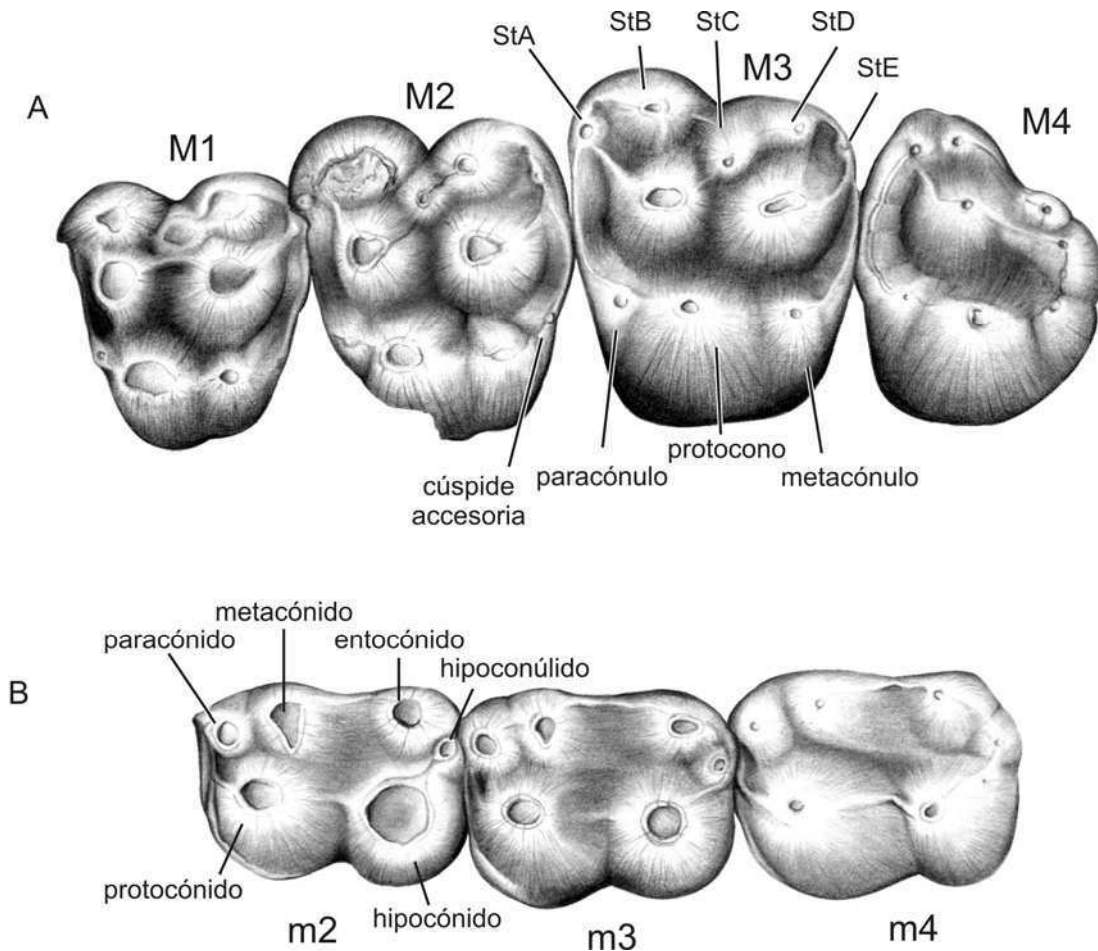


Figura 3.7. *Roberthoffstetteria nationalgeographica*. A, fragmento de maxilar con los M1-4 (MHNC 8351). B, fragmento de dentario con los m2-4 (MHNC 8352). Modificado de Goin et al. (2003).

En lo que respecta a los molares inferiores de *Roberthoffstetteria nationalgeographica* (Fig. 3.7 B), Goin et al. (2003) destacaron los siguientes rasgos: 1) el m2 tiene un gran metacónido lingual y un pequeño paracónido desplazado labialmente; 2) posteriormente al paracónido se encuentra el protocónido, más grande que el metacónido; 3) posteriormente al protocónido y al metacónido se observan cúspides accesorias; y 4) en el margen posterior el m2

posee dos cúspides, el entocónido (lingual) y el hipocónido (labial), este último de mayor tamaño. Sobre los molares superiores comentaron (Fig. 3.7 A): 1) exhiben al menos tres cúspides linguales, el paracónulo (anterior), el protocono (central) y el metacónulo (posterior); 2) el paracono y el metacono están labializados y parcialmente fusionados con las cúspides estilares (especialmente el paracono, que es relictual y está fusionado con la cara lingual de la StB); 3) tienen todas las cúspides estilares (i.e., StA, StB, StC, StD y StE); y 4) las cúspides más labiales son neoformaciones, no homologables con aquellas presentes en los molares tribosfénicos generalizados.

En su análisis de los polidolópodos de la Formación La Meseta (Eoceno de la Península Antártica), Chornogubsky et al. (2009; fig. 2 A-C), realizaron un análisis comparativo similar al de Goin et al., (2003). Si bien sus resultados fueron mayormente coincidentes, se añadieron observaciones adicionales (véanse las Figs. 3.8, 3.9 y 3.10 para un esquema de las homologías de las cúspides en los molares de polidolópodos): en la serie molar inferior, la gran cúspide anterior presente en el m1 de los polidolópodos es homologable con el protocónido (Fig. 3.8A). Por su parte, en los molares superiores puede apreciarse que (1) el entoflexo del M1, como así también la cúspide lingual de mayor tamaño y posterior al protocónido en el m1 se relacionan funcionalmente al ser antagonistas oclusales; ambas son estructuras neomórficas (Fig. 3.8, A; 3.9); (2) la gran cúspide anterior labial presente en el M1 de algunos polidolópodos (como *Antarctodolops dailyi*) es el producto de la fusión entre la StB y el paracono. Ambas cúspides son distinguibles individualmente en otras especies (e.g., *Polydolops thomasi*). Por último, en muchas especies es posible observar más de una cúspide en la posición de la StC (e.g., *Antarctodolops mesetaense*).

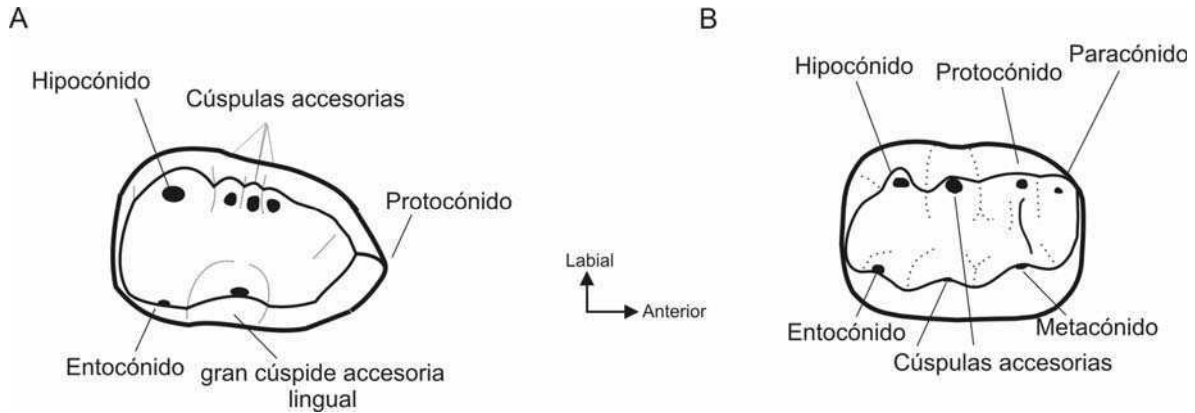


Figura 3.8. Perfiles oclusales mostrando las homólogías cuspidales de los molares inferiores de Polydolopidae. A, m1. B, m2. Modificado de Chornogubsky et al., 2009.

Descripción general de los molares. Tal como se indicó precedentemente, los polidolópidos se caracterizan por la presencia de molares multicuspidados. Los molares inferiores poseen dos hileras de cúspides, una labial y otra lingual. El m1 posee, además, una gran cúspide anterior y central (el protocónido), lo que le da al molar un característico contorno triangular en vista oclusal (Fig. 3.8A). El m2 (Fig. 3.8B) es cuadrangular y posee una gran cúspide anterolingual, el metacónido. Detrás de esta se aprecia un variable número de cúspides, generalmente dos (e.g., *Pliodolops rothi*) o tres (e.g., *Pliodolops serra*). Labialmente posee cuatro cúspides, aunque en algunos taxones se observa otra cúspide accesoria (e.g., *Antarctodolops mesetaense*). Finalmente, el m3 es más triangular que el m2, pero la región más comprimida labiolingualmente es la posterior, a diferencia de lo que ocurre en el m1, en el cual se observa una compresión anterior del diente (Fig. 3.10).

Los molares superiores son todavía más distinguibles entre sí que los inferiores, presentando además una variación interespecífica mayor. El M1 (Fig. 3.9) es usualmente el de mayor tamaño de la hilera molar. Posee dos hileras de cúspides: una lingual, típicamente incluyendo tres cúspides (de adelante hacia atrás, el paracónulo, el protocono y el metacónulo). A veces presenta cúspulas accesorias entre las tres principales. La segunda hilera es labial y posee al menos

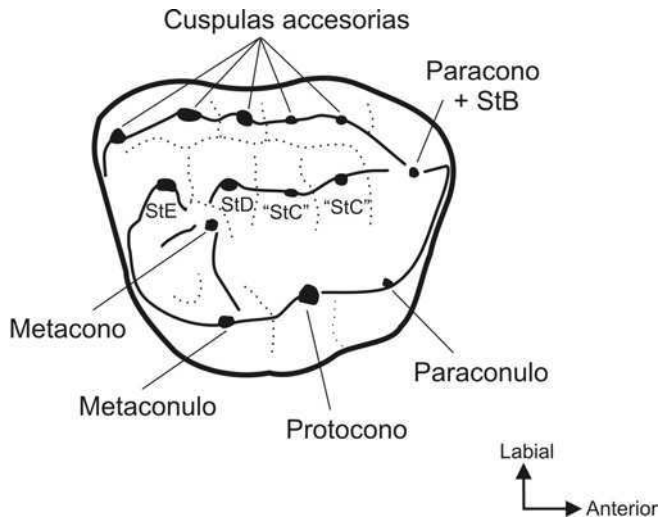


Figura 3.9. Perfil oclusal mostrando las homólogías cuspidales del M1 de Polydolopidae. Modificado de Chornogubsky et al., 2009.

cuatro cúspides estilares: B, C, D y E (StB, StC, StD y StE). Generalmente el paracono está total o parcialmente fusionado con la StB (véase “Homología de cúspides”). Entre las cúspides estilares StD y StE, aunque algo más lingualmente a ellas, se ubica el metacono. En algunas especies pueden observarse cúspides accesorias labiales a la hilera estilar. El número y disposición de estas cúspides es variable: pueden ser pocas y estar esparcidas sobre la pared de las cúspides estilares (como ocurre en *Polydolops thomasi*) o bien formar una hilera (e.g., *Antarctodolops dailyi*). El M2 usualmente es más pequeño que el M1 (excepto en *Eudolops* y *Kramadolops*) y tiene también tres cúspides linguales y una hilera estilar (Fig. 3.10). Este molar es cuadrangular en vista oclusal y, a excepción de lo observado en *P. unicus*, suele ser considerablemente más angosto que el M1. El M3 es muy pequeño y de cúspides poco definidas. Posee un contorno subcircular en vista oclusal, siendo *Eudolops* nuevamente un contraejemplo, al poseer un M3 más alargado y de mayor tamaño.

3.3.2 Asignaciones de los distintos loci dentarios a una misma especie

Los molares de los polidolópidos se caracterizan por poseer estructuras accesorias que no participan directamente en la oclusión (Fig. 3.10A). Es por esto que se infiere una importante variabilidad intraespecífica en este tipo de

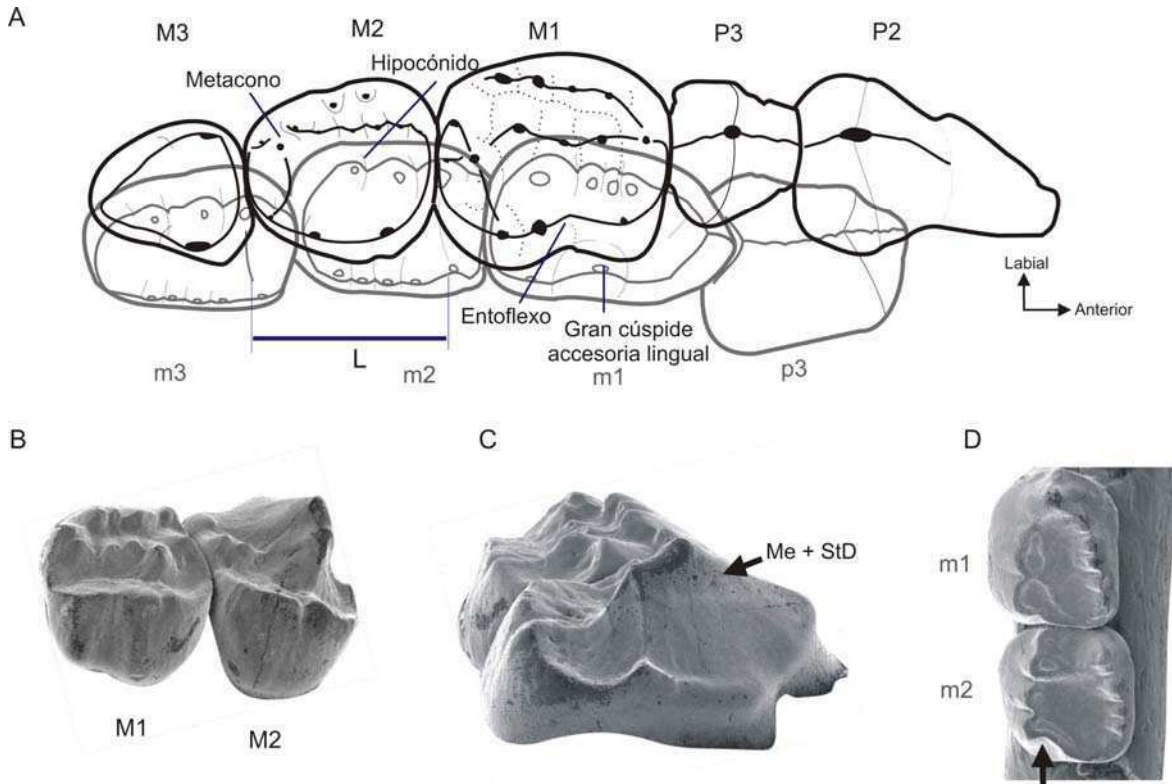


Figura 3.10. Oclusión en los Polydolopidae. A, perfiles oclusales de la serie yugal superior (negro) e inferior (gris) en fase de oclusión. Modificado de Chornogubsky et al., 2009. B-D, *Pliodolops unicus* (= *Polydolops unicus*). B. fragmento de maxilar con los M1-2 en vista oclusolingual. C, fragmento de maxilar con los M1-2 en vista distal (LIEB-PV 1245). D, fragmento de dentario con los m1-2 en vista oclusal (LIEB-PV 1259).

estructuras ya que las mismas no serían directamente susceptibles a factores selectivos vinculados con la masticación. Por otra parte, muchos de los materiales asignables a Polydolopidae no se encuentran asociados, encontrándose habitualmente restos aislados. Debido a esto, se hace difícil la correcta asignación de los mismos a distintos *loci* dentarios a una misma especie. Finalmente, cuando se obtiene material mediante el método de tamizado y ulterior *picking* del concentrado de sedimento, es común que las colecciones incluyan gran cantidad de dientes aislados. Tal es el caso de los polidolópidos colectados de la localidad Yacimiento Las Flores, sólo representados por materiales aislados. Si bien es sencillo reconocer a qué *locus* dentario pertenece cada diente (véase la Fig. 3.10A en la cual queda explicitada la diferencia entre los distintos *loci*), la asociación de

los dientes correspondientes a distintos *loci* a una misma especie es considerablemente más complicada

A continuación se comenta de qué forma se realizaron las asignaciones en el presente trabajo de tesis:

Antagonistas oclusales. En los casos en los que se contó con material dentario asociado (i.e. P2-M3 o p2-m3) fue necesario reconocer aquellos materiales antagonistas asignables a la misma especie. Esto es, ante el hallazgo de un fragmento maxilar o dentario con la hilera molar bien preservada determinar cuál podría ser su antagonista oclusal.

En la Figura 3.10A se observa un esquema de los dientes yugales superiores e inferiores de un polidolópido (*Antarctodolops dailyi*) en fase de oclusión. Los premolares P2 y P3 ejercen su función de corte a través de su oclusión con el p3 y la cresta anterior del protocónido del m1. Es de esperar que a un mayor desarrollo de los premolares superiores le corresponda un mayor desarrollo en el p3. En cuanto a los molares superiores, suelen tener su límite entre las crestas y los bordes de los molares inferiores: el margen anterior del M1 ocluye contra la pared distal del protocónido del m1, mientras que el margen posterior ocluye por delante de la metacrístida del m2; el M2 se encuentra limitado por la metacrístida del m2 mesialmente, y por la metacrístida del m3 en su margen distal; finalmente, el M3 se ubica por detrás de la metacrístida del m3. Existe, por lo tanto, una concordancia entre los largos de los molares superiores y los inferiores.

Otra estructura a tener en cuenta a la hora de asignar los dientes antagonistas es la gran cúspide accesoria lingual en el m1 (Fig. 3.10A). Dicha cúspide provoca desgaste entre el paracónulo y el protocono del M1, observándose un entoflexo marcado en aquellas especies en las cuales la gran cúspide accesoria está bien desarrollada.

Por último, existe una relación estrecha entre la morfología del metacono y la de la pared distal del hipocónido, particularmente entre el M2 y el m2. El hipocónido suele estar alineado con el entocónido, por lo que la pared distal del

m2 es recta o moderadamente recurvada. Cuando el metacono está muy desarrollado, el hipocónido se ubica más mesialmente que el entocónido y la pared distal del m2 se curva fuertemente, formando una especie de “coma” en vista oclusal. Un caso extremo es el de *Pliodolops unicus*, en el cual el M2 está dominado por una cúspide hipertrofiada, producto de la fusión del metacono con la StD (Fig. 3.10B,C). Esta estructura ocluye contra la pared distal del hipocónido, muy adelantado en dicha especie (Fig. 3.10D).

Molares superiores. Como regla general, en una misma hilera dentaria, los molares suelen mostrar coincidencias en el desarrollo de las arrugas de esmalte y de sus cúspides. De esta forma, si el M1 posee una hilera de cúspides accesorias labiales bien desarrollada, es más probable que el M2 también posea cúspides accesorias labiales, aunque siempre en menor cantidad que las presentes en el M1. Lo mismo ocurre con las cúspides de la hilera estilar: cuando se observa más de una cúspide en la posición de la StC, existe al menos una en dicha posición en el M2. Similarmente, si se observa cierta cantidad de cúspides linguales en el M1, la misma cantidad es observada en el M2 y el M3. Por último, el largo transversal de los molares superiores es distinto, pero su desarrollo en proporción suele ser comparable. Esto quiere decir que si el M1 es ancho, el M2 y el M3 también lo serán en proporción, aunque serán más angostos que el M1 (excepto en el caso de *Pliodolops unicus*, en el que el M2 está extremadamente desarrollado, sobrepasando en ancho al M1; Fig. 3.10 B-D). A su vez, las paredes distales de dichos molares pueden ser compatiblemente curvas o más rectas (la pared del M3 siempre es curva ya que dicho molar es triangular en vista oclusal).

Molares inferiores. En la hilera inferior se observan también algunos patrones coincidentes entre el m1, el m2 y el m3. Nuevamente, la presencia de crenulaciones en el esmalte es concordante en todos los molares, lo mismo que la presencia y desarrollo de cúspides. El desarrollo del metacónido en el m2 suele ser comparable al del m3, mientras que esta cúspide se encuentra ausente en el m1. Respecto del desarrollo y posición del hipocónido, si dicha cúspide se encuentra

adelantada respecto del entocónido en el m2, también lo estará en el m1. En el caso del m3, está siempre adelantada, pero es más notable en aquellos casos en los que existe esta característica en los m1 y m2.

3.3.3 Análisis Filogenético

Con el fin de establecer una hipótesis de relaciones entre las distintas especies de Polydoloidea y a su vez poner a prueba la relación de dicha familia con otros Polydoloidea, se utilizó el método de la sistemática filogenética (Hennig, 1968). Dicha metodología utiliza el criterio de parsimonia para establecer las homologías entre los distintos taxones y las eventuales homoplasias en los distintos caracteres. Se apoyan las hipótesis que muestran el menor número de homoplasias y la mayor cantidad de homologías (i.e., aquellas que expliquen las relaciones de parentesco de la forma más sencilla o con el mínimo número de conjeturas *ad hoc*; de Luna et al., 2005).

Para el análisis se confeccionó una matriz de 32 taxones y 49 caracteres (véase el Capítulo 5). Todos los caracteres multiestado incluidos en el análisis fueron tratados como desordenados. Como la cantidad de árboles posibles para este conjunto de datos es muy grande, se utilizaron métodos heurísticos de cálculo, los que permiten la exploración de sectores del espacio (o islas) en los cuales se busca el árbol que contenga el menor número de pasos (óptimo local). Para maximizar la búsqueda se realizaron varias repeticiones de la misma. El programa utilizado para tal fin fue el TNT (Tree Analysis Using New Technology), en su versión 1.1 (Goloboff et al., 2003). Se realizaron análisis de corte y reordenamiento de árboles (o TBR, acrónimo de *Tree Bisection Reconnection*) con 1000 repeticiones salvando 10 árboles por repetición.

Datos ausentes y caracteres inaplicables. Respecto de los caracteres que no pueden ser ingresados en la matriz de datos, Maddison (1993) realizó una distinción entre aquellos que no son ingresados porque no se conocen en los especímenes estudiados (codificados como "?") y aquellos que no son aplicables para dicho taxón (codificados como "-"). Lamentablemente, ambos tipos de

caracteres son analizados por los distintos programas como caracteres ausentes. En el caso particular del análisis presentado en esta tesis, se ha intentado reducir al mínimo el número de caracteres inaplicables (aumentando en muchos casos el número de estado de caracteres). Sin embargo, algunos caracteres resultan incontrastables en las especies que forman parte del grupo externo de los Polydolopidae; esto es así porque muchos de estos caracteres son sólo observables en los notablemente especializados dientes de los representantes de esta familia, pero no en los de otros polidolopimorfios (por ejemplo, la cresta que desciende mesialmente del protocónido en el m1). En cuanto a los caracteres ausentes, estos aparecen asiduamente en el análisis ya que es común que no se hayan preservado materiales correspondientes a todos los *loci* dentarios de las distintas especies, particularmente en aquellos grupos representados únicamente por su dentición superior o inferior.

Pesos implicados. En un análisis filogenético los caracteres más susceptibles a la homoplasia son los menos confiables; se define la homoplasia de un carácter como la discordancia entre la distribución de dicho carácter y el cladograma (Goloboff, 1993). Estos caracteres no pueden ser explicados en términos de su evolución y pueden ser utilizados en términos cladísticos para realizar el “pesado” en el desarrollo del análisis. De esto se desprende que el peso de un carácter está relacionado a su ajuste a un árbol determinado. El ajuste total del árbol (o *total fit*) será entonces la suma de los ajustes de los caracteres que lo componen y será elegido aquel árbol que presente el ajuste total más alto. Dicho de otra forma, teniendo en cuenta el conflicto de caracteres, el árbol más ajustado será aquel que implica un menor número de pasos para aquellos caracteres que se ajustan mejor al árbol resultante.

Goloboff (1993) explicó al ajuste como una función lineal de la homoplasia y la calculó como $f = k / (e + k)$ (donde **e** es el número de pasos extra y **k** es la constante de concavidad). Comentó además, que si se aumentaba el peso de los caracteres homoplásicos (a menores valores de **k**), entonces se observaría una función cóncava, mientras que un menor peso en aquellos caracteres

homoplásicos (con valores mayores de k) redundaría en una función convexa. En el presente trabajo se utilizó el método de pesos implicados en el análisis filogenético, en un intento por testear la posibilidad de disminuir el efecto de los caracteres homoplásicos en el análisis filogenético.

Medición del soporte de las ramas. Para determinar la solidez de los nodos recuperados se calcularon los soportes de Bremer absoluto (1994) y relativo (Goloboff y Farris, 2001). El soporte de Bremer Absoluto determina a partir de qué número de pasos (mayores a aquellos correspondientes a los árboles más parsimoniosos) son necesarios para que un clado no sea recuperado en el consenso estricto. Aquellos clados que se pierdan en el primer consenso estricto tendrán un soporte de Bremer igual a cero. Por otro lado, si en un clado todos los caracteres son perfectamente congruentes, entonces el soporte de Bremer será igual a la longitud de la rama correspondiente. El consenso de Bremer Relativo tiene en cuenta tanto la evidencia favorable como la desfavorable para cada clado estudiado. La cantidad de evidencia favorable y desfavorable puede estimarse comparando los pasos entre distintos árboles, carácter por carácter (Goloboff y Farris, 2001). Ambos tipos de soporte de ramas han sido calculados utilizando la herramienta para tal fin del programa TNT (Goloboff et al., 2003) mencionado más arriba.

Pruning. Esta opción permite hallar taxones responsables por la falta de resolución o responsables por el bajo soporte de los grupos. La evaluación automática de la extracción de taxones alternativa cuenta el número de nodos ganados en el consenso estricto y reporta aquellas extracciones que mejoran los resultados (Goloboff et al., 2008).

Índice de Consistencia (Ci). El índice de consistencia mide la cantidad relativa de homoplasia (Lipscomb, 1998). Se calcula como el número de pasos esperados dado un número determinado de estados de carácter dividido por el número real de pasos. Varía desde 1 (congruencia perfecta de los caracteres al cladograma) a

0 (caracteres incongruentes). Los caracteres autapomórficos tienen un valor igual a 1, por lo que su inclusión en el cálculo total del Ci aumenta su valor.

Índice de Retención (Ri). Este índice mide la cantidad esperada de homoplasia a partir de una serie de datos que es retenida como sinapomorfía en un cladograma. Es decir que permite calcular el nivel de homoplasia reduciendo el sesgo que se produce por los caracteres autapomórficos (Lipscomb, 1998).

Taxones incluidos en el análisis. Para el análisis filogenético fueron incluidas 32 especies de marsupiales extintos. Del total, 27 corresponden a aquellas referidas a Polydolopidae *sensu stricto* (véase Goin et al., 2003) reconocidas en el presente trabajo (véase el Capítulo 5). En análisis previos (Goin et al., 2009) se concluyó que los Bonapartheriiformes representan el grupo hermano de los Polydolopiformes; es por eso que para este análisis, y esperando poner a prueba la monofilia de los Polydolopiformes, se adicionaron tres especies de bonapartheriiformes: *Prepidolops didelphoides*, *Bonapartherium hinakusijum* y *Epidolops ameghinoi*. Por último, como grupo externo se incluyó a *Microbiotherium tehuelchum* (Microbiotheria), quien resultó ser el grupo externo a los Polydolopiformes y Bonapartheriiformes en dicho análisis (Goin et al., 2009).

3.3.4 Análisis de la masa corporal

El tamaño o la masa corporal es una característica de suma importancia para el estudio de la biología de los mamíferos (Schmidt-Nielsen, 1975; McNab, 1990; Janis, 1982; Gingerich y Smith, 1984). El mismo permite no sólo estimar, junto a otras estructuras, como los dientes, los posibles requerimientos fisiológicos, sino también las preferencias dietarias de las distintas especies. Esto es así porque los mamíferos poseen un metabolismo asociado a su masa corporal. Los de pequeño tamaño precisan de alimentos más energéticos que los de gran tamaño (Kay y Hylander, 1978). Kay (1975) hipotetizó que, en los primates, aquellos que presentaban una masa inferior a los 600 gramos no poseían dietas folívoras sino frugívoras, ya que los requerimientos energéticos de aquellos de pequeño tamaño

eran mayores y una dieta folívora no les permitiría obtener la energía necesaria para la subsistencia. En otros mamíferos como los roedores, que en muchos casos poseen dietas folívoras y tamaños considerablemente pequeños, esto se explicaría por una especialización extrema en su dentición molar, permitiéndoles procesar largamente el alimento en la boca antes de ser ingerido (Kay y Hylander, 1978). En el caso de los marsupiales vivientes, Dumont et al. (2000) argumentaron que también existe un patrón de preferencia de dieta respecto de la masa corporal. Aquellos con una masa menor a 450 gramos son más faunívoros, mientras que los que poseen una masa mayor a 600 gramos son típicamente folívoros.

A partir de estas observaciones, que relacionan la dieta de los distintos grupos de mamíferos con sus respectivas masas corporales, se ha intentado establecer distintas ecuaciones que relacionen estructuras específicas de su anatomía que tuvieran una relación alométrica definible y permitieran calcular el tamaño corporal en las especies extintas (Kay, 1975; Dumont et al., 2000; Gordon, 2003; Gingerich et al., 1982; Gingerich y Smith, 1984).

Gingerich et al. (1982) explicaron que existe un modelo que describe cómo el área y el volumen están relacionados si se mantiene la simetría geométrica, el “geometric scaling model”. Este modelo está representado por la siguiente fórmula:

$$Y = b \cdot X^a,$$

donde **Y** es el tamaño (o masa) corporal, **X** es la medida que se tiene como dato inicial, **b** es una constante de proporcionalidad y **a** es el coeficiente de aumento alométrico. De esta forma, puede observarse que existe una relación determinable entre la forma de la estructura a medir y la masa corporal que se quiere averiguar. Se representa esta fórmula como una función de regresión al convertirla en una función logarítmica, quedando:

$$\ln Y = \ln b + a \cdot \ln X,$$

donde **ln b** es la ordenada al origen y **a** es la pendiente de la recta de regresión (Gordon, 2003).

Varios estudios han estimado las masas corporales de animales extintos. Particularmente en los marsupiales se ha determinado que el área del m2 es útil para este fin (véase Dumont et al., 2000, Ortiz-Jaureguizar, 2003). De esta forma, para determinar la constante **b** y el coeficiente alométrico **a** se realiza una regresión lineal a partir de la medición de las masas corporales y las áreas de los m2 en especies conocidas para luego poder estimar las de aquellas especies que no poseen representantes actuales y por lo tanto presentan tamaños corporales desconocidos. En el presente estudio se utilizaron las ecuaciones presentadas por Dumont et al. (2000) y Zimicz (2004). Al calcular la masa corporal de los marsupiales abderítidos (que tienen la particularidad de poseer el m1 plagiulacoideo), Dumont et al. (2000) incluyeron en sus cálculos no sólo a aquellos marsupiales vivientes que poseen dentición plagiulacoidea, sino también a representantes de familias con una dentición más generalizada: Didelphidae, Caenolestidae, Dasyuridae, Peramelidae, Notoryctidae, Petauridae, Burramyidae y Macropodidae. Por su parte, y a los efectos de calcular una ecuación de regresión para el cálculo de la masa de los polidolópodos, Zimicz (2004), utilizó solamente representantes actuales con dentición plagiulacoidea (*Gymnobelideus leadbeateri*, *Petaurus breviceps*, *Petaurus australis*, *Pseudocheirus archeri*, *Potorous tridactylus*, *Dactylopsila trivirgata*, *Burramys parvus*, *Cercartetus nanas*, *Acrobates pygmaeus*, *Hypsiprymnodon moschatus*).

Las dos ecuaciones utilizadas por dichos autores, y seguidas en esta tesis, son las siguientes:

1- Dumont et al. (2000): $\ln Y = 2.419 + 1.727 * \ln X$

2- Zimicz (2004): $\ln Y = 2.852 + 1.619 \ln X$

Para realizar los cálculos de estimación de masa corporal, se tomó el área del m2 en aquellas especies de polidolópodos en las cuales el mismo es conocido. Para aquellas especies en las que se conoce más de un ejemplar con el m2 preservado, se tomaron aquellas medidas que no fueran estimativas, debido al desgaste o rotura del ejemplar (señaladas con un * en la Tabla 3); sólo se

utilizaron estas piezas para estimar la media de las áreas correspondientes. Para aquellas especies de las que sólo se conoce un único ejemplar con el m2 incompleto (debido a roturas o desgaste) se calculó el área en base a medidas estimadas (debidamente marcada con un *). En el caso de las medidas dentarias de *Kramadolops abanicoi* (Flynn y Wyss, 1999) y *K. mckennai* (Flynn y Wyss, 2004) se tomaron los datos de la bibliografía.

CAPÍTULO 4

CONTEXTOS GEOLÓGICO Y BIOCRONOLÓGICO

A diferencia de muchos otros grupos de Metatheria, la distribución de los extintos polidolópodos es estrictamente austral y paleógena (Figs. 4.1, 4.2 y 4.3). Desde el punto de vista geográfico sus registros se restringen a la parte más austral de América del Sur (Patagonia y Chile central) y a la Península Antártica (e.g., Ameghino, 1897; Flynn y Wyss, 1999; Woodburne y Zinsmeister, 1984). En cuanto a su registro temporal, el mismo se extiende desde el Paleoceno tardío al Oligoceno temprano.

La mayoría de los restos de polidolópodos se encuentran en la Patagonia Extraandina. Particularmente en el Centro-Este de la Provincia del Chubut. El Paleógeno de esta región coincide "...con un período de relativa tranquilidad tectónica y procesos transgresivos, donde el interior continental se encontraba libre de barreras topográficas, dando lugar al incremento en el tamaño de las áreas bajo la influencia marina." (Raigemborn, 2007: p. 32).

Hacia el límite Cretácico-Paleógeno se produjo la primera ingresión marina Atlántica dando lugar a la depositación de la Formación Salamanca (Lesta y Ferello, 1972) (Fig. 4.1). Durante el Paleoceno tardío, el mar se había retirado y, en un ambiente de tipo paratropical, se produjo la depositación de las sedimentitas alternativamente fluviales y lacustres del Grupo Río Chico (Legarreta y Uliana, 1994; Raigemborn, 2007). Finalmente, y en concordancia con la actividad magmática producida en la región cordillerana, se depositaron las tobas de la Formación Sarmiento (Spalletti y Mazzoni, 1977).

De los niveles del Grupo Río Chico y de la Formación Sarmiento (Peloceno-Oligoceno) proviene la mayor diversidad de polidolópodos, tanto por el número total de especies como por la extensión en el registro (i.e. Paleoceno tardío-Oligoceno temprano). Una breve reseña sobre los depósitos paleógenos de otras zonas con polidolópodos en las que afloran otras unidades litoestratigráficas (i.e., inmediaciones de Paso del Sapo, Chile Central y Península Antártica) puede leerse más abajo.

El Grupo Río Chico incluye tres formaciones: Fm. Peñas Coloradas, Fm. Las Flores y Fm. Koluel-Kaike (Legarreta y Uliana, 1994) (Fig. 4.1). Las

Unidades Geocronológicas			Ma.	Unidades litoestratigráficas		1	2	“SALMAS”/faunas					
				Patagónicas	Extra patagónicas			América del Sur	Antártida				
OLIGOCENO	TARDÍO	Chattiano	25	Fm. Sarmiento		23	25.9	Deseadense					
		Rupeliano	30										
	Priaboniano	35											
	Bartoniano	40											
EOCENO	TARDÍO	Luteciano	45	MIEMBRO VERA MIEMBRO PUESTO ALMENDRA INFERIOR MIEMBRO ROSADO MIEMBRO GRAN BARRANCA	Fm. ABANICO (CHILE)	33 35 38 39	33.4 36.4 37.8 38.3	Tinguiririquense Mustersense Barranquense Vaquense	Casamayorensis				
		Ypresiano	50										
	MEDIO	Fm. ANDESITAS HUANCACHE + Fm. TUFOLITAS LAGUNA DEL HUNCO	Fm. LA MESETA (ANTÁRTIDA)							43	42	Fauna de Paso Del Sapo	Fauna de La Meseta
		Fm. KOLUEL-KAIKE											
		Fm. LAS FLORES											
		Fm. PEÑAS COLORADAS											
PALEOCENO	TARDÍO	Thamnetiano	55	Fm. SALAMANCA		52		Riachiquense					
		Selandiano	60										
	Daniano	65											
	TEMPRANO			Grupo Río Chico				Itaboraiense					
								Zona de <i>Carodnia</i>					
								Peligrense					
								Tiupampense					

Figura 4.1. Esquema temporal exhibiendo las distintas formaciones, edades mamífero (SALMAS) y faunas paleógenas. El esquema y la edad del Grupo Río Chico fueron tomados de Raigemborn (2007) y Gelfo et al. (2009). Aquellos de la Formación Sarmiento fueron tomados de Kay et al. (2009). 1. Dataciones radiométricas de Ré et al. (2005). 2. Dataciones de Bellosi y Madden (2005). Ambas en Ma. Los límites de la fauna local de Paso del Sapo tomados de Tejedor et al. (2009). Los límites de La Meseta de Chornogubsky et al. (2009). Los límites de la Formación Abanico tomados de Flynn y Swisher (1995). Los límites de la Formación La Meseta tomados de Chornogubsky et al. (2009).

sedimentitas de dichas formaciones se depositaron durante el Paleoceno tardío-Eoceno temprano (Thanetiano-Ypresiano, Gelfo et al., 2009), en ambientes paratropicales correspondientes al óptimo climático acaecido en ese momento (Zachos et al., 2001). El territorio debió ser relativamente llano y las precipitaciones, abundantes. Probablemente debido a que la Cordillera de los Andes aún no actuaba como una barrera contra los vientos húmedos del Pacífico (Pascual y Odreman Rivas, 1971).

Las sedimentitas de la Formación Sarmiento fueron depositadas durante un extenso lapso temporal, comenzando su depositación en el Eoceno medio y culminando en el Mioceno temprano (e.g., Bellosi y Madden, 2005). Esta formación, si bien ocurre a lo largo de la Patagonia Central, está muy bien representada en la Barranca Sur del Lago Colhue-Huapi (Gran Barranca), en donde se la ha estudiado extensamente, incluyéndose incluso dataciones de sus rocas (e.g., Ré et al., 2005; Bellosi y Madden, 2005). Esta formación se divide en varios miembros (Fig. 4.1): Miembro Gran Barranca, Miembro Rosado, Miembro Puesto Almendra (Superior e Inferior), Miembro Vera y Miembro Colhue-Huapi. Se encuentran polidolópidos en todas estas unidades a excepción del Miembro Colhue-Huapi, el más moderno de todos y con depósitos posteriores a la extinción del grupo.

La Formación Sarmiento representa un claro deterioro climático respecto del evidenciado por el Grupo Río Chico. A diferencia de este último, en el cual se encuentra una paleoflora paratropical, el clima hacia fines del Eoceno se torna más frío y seco, hallándose floras del tipo Mixta y finalmente floras antárticas (Troncoso y Romero, 1998). El enfriamiento global llega a un máximo para el límite Eoceno-Oligoceno, como fue señalado por Zachos et al. (2001) en base al estudio de isótopos de Carbono.

Una serie de unidades conocidas como edades mamífero (Land Mammal Ages o LMAs; Savage, 1962) han sido utilizadas como indicadores biocronológicos-bioestratigráficos para los distintos continentes. Así, se conocen las NALMA para América del Norte, ELMA, para Europa y ALMA para Asia (Gradstein et al., 2004). Pascual et al. (1965) propusieron un esquema similar para

América del Sur, y así surgieron las Edades Mamífero de América del Sur o South American Land Mammal Ages (SALMAs). Estas últimas en parte relacionadas con los “Etages” de Ameghino (1906). Debido a que las edades mamífero son consideradas edades representadas por unidades cronoestratigráficas, no están contempladas en el Código de Estratigrafía, y que sus límites son poco precisos y confusos, han sido fuertemente criticadas (e.g., Cione y Tonni, 1995). Sin embargo, su utilización es muy frecuente y ha permitido realizar comparaciones de distintas faunas para las que no existen dataciones radiométricas (e.g., fauna Itaboraiense de Brasil y Argentina; Bond et al., 1995).

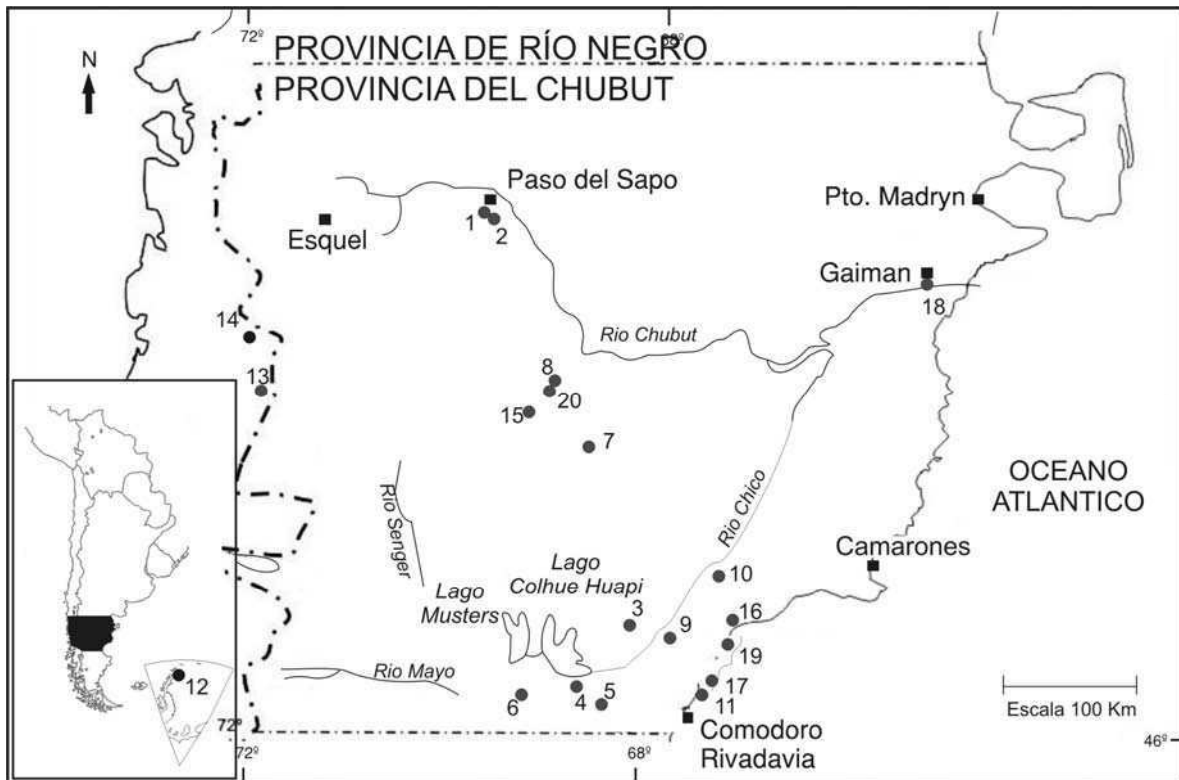


Figura 4.2. Distribución de las especies de Polydolopidae. Modificado de Gelfo (2006). Localidades: 1. Laguna Fria, 2. La Barda, 3. Cañadón Vaca, 4. Gran Barranca (incluye a La Cancha, la Cantera y Yacimiento Las Flores), 5. Barranca sur de Valle Hermoso, 6. Cerro Blanco, 7. Rinconada de los López, 8. Laguna de la Bombilla, 9. Cañadón Hondo, 10. Alrededores de Cabeza Blanca, 11. Bahía Solano, 12. La Meseta, 13. Termas del Flaco, 14. Valle Cachapoal, 15. Gran Hondonada, 16. Cerro Redondo, 17. Bajo de la Palangana, 18. Pan de Azucar, 19. Lomas Blancas, 20. Cerro Conhué.

En la Figura 4.1 se muestra el rango cronológico del que se conocen registros de Polydolopidae. Este incluye las edades mamífero sudamericanas

(SALMAs) descritas más abajo, así como también las asociaciones faunísticas que corresponden a unidades biocronológicas aún no definidas (véase Gelfo et al., 2009 y bibliografía allí citada). A su vez, se muestra la ubicación de las localidades en las cuales se han registrado polidolópodos.

4.1 Paleoceno tardío

4.1.1 Zona de Carodnia

Esta biozona fue definida por Simpson (1935b) en base a la presencia del xenungulata *Carodnia feruglioi* en las areniscas rojizas suprayacentes 20 metros por encima del “Banco Negro Superior”, en la localidad de Bajo de la Palangana en la Provincia del Chubut. Según el autor, la fauna acompañante corresponde a la más antigua exhumada de la Formación Río Chico y de la SALMA Riochiquense (Simpson, 1967; pero véase más abajo). Además, consideró que el nivel fosilífero inferior de la localidad de Cerro Redondo podría ser equivalente a la zona de *Carodnia*, o incluso más antiguo. Bond et al. (1995) consideraron que la zona de *Carodnia* está confinada al lapso temporal representado por la Formación Peñas Coloradas (Paleoceno medio) del esquema estratigráfico de Legarreta y Uliana (1994). En esta propuesta, Peñas Coloradas es sucedida por las formaciones Las Flores y Koluel Kaike, que corresponden a las biozonas de *Kibenikhoria* y *Ernestokokenia* de Simpson (1935b) y a las SALMAs Itaboraiense y Riochiquense de Bond et al. (1995) respectivamente (ver más abajo). El mismo esquema es seguido por Raigemborn (2007) aunque considerando para la base del Grupo Río Chico la Formación Las Violetas, cuyos afloramientos poseen una distribución geográfica más restringida que los precedentes y sin fósiles conocidos. Raigemborn (2007; p. 37) comentó que “para el sector costanero de la Cuenca del Golfo San Jorge, las formaciones Peñas Coloradas, Las Flores y Koluel Kaike quedan caracterizadas por las faunas de *Carodnia*, *Kibenikhoria* y *Ernestokokenia* respectivamente, representando un lapso de tiempo entre los 60 y 55 Ma”. Gelfo et al. (2009), aceptaron estas hipótesis, pero ubicaron temporalmente a la Formación Peñas Coloradas en el Paleoceno tardío y no en el Paleoceno medio a tardío

como Raigemborn (2007), concordantemente con la datación presentada por Iglesias et al. (2007) para el Banco Negro Superior (techo de la Formación Peñas Coloradas *sensu* Raigemborn, 2007) de 57.80 ± 6.00 Ma.

Localidades fosilíferas (Fig. 4.2):

Cerro Redondo. Ubicado al oeste de Puerto Visser, en la provincia del Chubut, Departamento de Escalante. Allí la Formación Peñas Coloradas aflora 37 metros por encima del “Banco Verde” de la Formación Salamanca (Simpson, 1935a,b). Los fósiles provienen de un horizonte de areniscas y arcillas, base del nivel “h” de Simpson (1935b *fide* Marshall et al., 1983), las cuales representan los depósitos de un ambiente fluvial (Legarreta y Uliana, 1994). Estos niveles fueron considerados correlacionables con aquellos de la localidad de Bajo de la Palangana de donde fueron recuperados algunos restos de vertebrados, incluyendo un fragmento de mandíbula de *Carodnia feruglioi*, un ungulado nativo (Xenungulata) que dio nombre a la Zona de *Carodnia* (Simpson, 1935b). De esta localidad proviene el polidolópido más antiguo reconocido hasta el momento: *Amphidolops yapa* (Simpson 1935a).

4.2 Paleoceno tardío-Eoceno temprano

4.2.1 Edad Itaboraiense (Paleoceno tardío-Eoceno temprano)

La edad mamífero Itaboraiense fue definida a partir de la fauna procedente de las fisuras de relleno de las limolitas lacustres de la Formación Itaboraí, São José de Itaboraí, al Nordeste de Niteroi, capital del Estado de Río de Janeiro, Brasil (Paula Couto, 1953). Según Paula Couto (1978) la fauna Itaboraiense era equivalente a la Edad Mamífero Riochiquense de Patagonia. Marshall (1985) propuso la subdivisión del término Riochiquense, reutilizando el término Itaboraiense, para las faunas que aparentaban ser de mediados del Paleoceno (pero véase Soria, 1989 a y b).

En su estudio de las asociaciones riochiquenses de las localidades patagónicas, Simpson (1935b) reconoció una fauna intermedia entre aquella representada por la denominada Zona de *Carodnia* y aquella de la zona de *Ernestokokenia*: la zona de *Kibenikhoría*. Bond et al. (1995) distinguieron dos localidades portadoras de esta fauna, la del Yacimiento Las Flores y la de Cañadón Hondo, ambas en la Provincia del Chubut. Legarreta y Uliana (1990) denominaron Formación Las Flores a aquellas rocas subyacentes a las de la Formación Koluel Kaike en el Yacimiento las Flores, y suprayacente que la Formación Peñas Coloradas. De esta forma, Bond et al. (1995) consideraron a la zona de *Kibenikhoría* de Simpson (1935b) como incluida en la Formación Las Flores. Más aún, compararon dicha fauna con la presente en Itaboraí, particularmente la de marsupiales, y determinaron que también debió pertenecer a la SALMA Itaboraiense, *sensu* Marshall (1985) siendo esta última más antigua que la Edad Mamífero Riochiquense.

Para Paula Couto (1952, 1954) la fauna Itaboraiense era referible al Paleoceno tardío, edad que fue también considerada por Bond et al. (1995). Años más tarde Bellosi y Madden (2005) refirieron a la Formación Las Flores (y por consecuencia a la edad Itaboraiense) en el Eoceno temprano. Gelfo et al. (2009) la consideraron como Paleoceno tardío-Eoceno temprano.

Localidades fosilíferas (Fig. 4.2):

Cañadón Hondo. Ubicado aproximadamente a 20km al este de Cañadón Vaca, Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut. En dicha localidad afloran los niveles correspondientes a la Zona de *Kibenikhoría* (Simpson, 1935b) incluida en la Formación Las Flores de Legarreta y Uliana (1994). Los mismos están compuestos por depósitos fluviales de arcillas intercaladas con areniscas, de tonos rosados, amarillentos y grises (Andreis, 1977). En base a los taxones hallados en las rocas de la Formación Las Flores de dicha localidad y la del Yacimiento Las Flores descrita más abajo, Bond et al. (1995) le atribuyeron una

edad mamífero Itaboraiense. Una única especie de polidolópido proviene de esta localidad: *Pliodolops winecage* (Simpson, 1935a).

Yacimiento Las Flores. Esta localidad se encuentra en la pendiente más oriental de la Gran Barranca (45° 43' 26" S y 68° 37' 14" W), Departamento de Sarmiento, Provincia del Chubut (Bond et al., 1995). Los mamíferos exhumados en la Formación Las Flores aflorante en dicha localidad fueron originalmente considerados como provenientes del “Banco Negro Inferior” (Formación Salamanca) (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1991). En esta localidad aflora la Formación Las Flores (Legarreta y Uliana, 1994) y sus depósitos incluyen arcillas bentoníticas verdosas, asociadas con areniscas verdosas y algunas veces blancas (Simpson, 1935b). En esta localidad se hallaron polidolópidos correspondientes a cuatro especies: *P. kamektsen*, Sp. nov. A, Sp. nov. B y Sp. nov. C (Chornogubsky, 2008).

4.2.2 Edad Riochiquense (Eoceno temprano)

La Formación Río Chico fue definida por Simpson (1940) para distinguir a aquellos estratos de areniscas y arcillas que se encuentran por encima de los de la Formación Salamanca y por debajo de las “tobas de Sarmiento” (Feruglio, 1938) en la localidad de Cañadón Hondo. Estos niveles fueron llamados “dinosaur sandstones” por otros autores (Roth, 1908); más tarde Simpson (1935b) argumentó que en realidad la Formación Río Chico carece de dinosaurios, incluye mamíferos y es de edad terciaria. Comentó que por encima de la Formación Río Chico y por debajo de las tobas Sarmiento podían observarse estratos duros de tobas opalizadas (*argiles fissilaires*; Ameghino, 1906) a los que Feruglio (1938) llamó “tobas de Koluel-Kaike”. Simpson (1935a) reportó la presencia de mamíferos de varias localidades en las que afloraban los niveles de la Formación Río Chico, para los que definió el piso (Simpson, 1940) o edad mamífero (Simpson, 1967) Riochiquense. A su vez, y como se comentó precedentemente, definió tres zonas

faunísticas sucesivas: Zona de *Carodnia*, Zona de *Kibenikhoria*, y Zona de *Ernestokokenia* (Simpson, 1935b).

La Formación Río Chico fue elevada a la categoría de Grupo por Legarreta y Uliana (1994). Según ellos, dicha unidad incluye tres formaciones distintas, las cuales a su vez incluyen a las tres asociaciones faunísticas de Simpson (1935b). Estas son: 1) Formación Peñas Coloradas (Zona de *Carodnia*); 2) Formación Las Flores (Zona de *Kibenikhoria*); 3) Formación Koluel-Kaike (Zona de *Ernestokokenia*) (véase más arriba para una descripción de las dos primeras faunas). De estas tres asociaciones faunísticas, sólo la zona de *Ernestokokenia* (exhumada de la Formación Koluel-Kaike) corresponde a la SALMA Riochiquense.

La edad de la SALMA Riochiquense fue considerada Paleoceno tardío por algunos autores (e.g. Simpson, 1940; Marshall et al., 1983), aunque más recientemente Gelfo et al. (2009) la reinterpretaron como Eoceno temprano.

Localidades fosilíferas (Fig. 4.2):

Bajo de la Palangana. Esta localidad se encuentra al sudeste de la Provincia del Chubut, en el Departamento Escalante. Allí los niveles fosilíferos de la Formación Koluel Kaike afloran aproximadamente a 6 metros bajo la capa de ceniza del horizonte Casamayorensis (Simpson, 1935b). Se caracteriza por la presencia de areniscas rosadas, y predominantemente arcillas amarillentas verdosas o rojizas, las cuales representan depósitos aluviales a lacustres efímeros. La asociación mamíferiana comprendida por los restos exhumados en dichos niveles corresponden a la Zona de *Ernestokokenia* de Simpson (1935b), correspondiente a la edad mamífero Riochiquense s.s. (Bond et al., 1995). Un único material ha sido exhumado de los niveles de la Formación Koluel Kaike, referible a la especie *Pliodolops winecage* (Simpson 1935a).

Cerro Pan de Azúcar. Ubicado en el noreste de la Provincia del Chubut, Departamento Gaiman (43° 16' 56" S y 65° 30' 49" W). Allí afloran unas areniscas rosáceas cerca de la base del cerro de las cuales han sido colectados unos pocos

fósiles de mamíferos por S. Roth. Más tarde Simpson (1936) publicó dichos materiales comentando que la arenisca portadora podría ser de edad Riochiquense o Casamayoreense. Marshall (1982) mencionó dicha localidad como de edad Riochiquense. Tejedor et al. (2009) comentaron que los pocos taxones conocidos para el Cerro Pan de Azúcar eran comparables con aquellos hallados en las cercanías de la localidad de Paso del Sapo, de edad más antigua que el Casamayoreense, pero más moderna que el Riochiquense. Una única especie de polidolópido ha sido reconocida para el Cerro Pan de Azúcar: *Pliodolops rothi* (Simpson 1936).

4.3 Eoceno temprano a medio

4.3.1 Asociación de Paso del Sapo (Eoceno temprano a medio)

Recientemente fue descrita esta nueva asociación faunística para la cual no se definió formalmente una SALMA; sin embargo, debido a las dataciones absolutas y al grado evolutivo de su fauna podría tratarse de una Edad intermedia entre la (más antigua) Edad Riochiquense y la (más moderna) Edad Casamayoreense (Tejedor et al., 2009). La asociación faunística se halló en dos localidades cercanas a Paso del Sapo, en la Provincia del Chubut: La Barda y Laguna Fría. En La Barda afloran los niveles más modernos de la Formación Andesitas Huancache, mientras que en Laguna Fría aflora la Formación Tufolitas Laguna del Hunco (Aragón y Mazzoni, 1997). Tejedor et al. (2009) explicaron que la fauna registrada en ambas localidades está compuesta por una gran diversidad y abundancia de mamíferos, varios de ellos previamente desconocidos o con novedades morfológicas. Tal es el caso de *Pliodolops unicus*, polidolópido cuya primera aparición define la fauna mamiferiana de Paso del Sapo y posee características distintivas como la presencia de un segundo molar superior hipertrofiado.

Dataciones radiométricas realizadas en ambas localidades enmarcan a la asociación mamiferiana de Paso del Sapo en el Eoceno temprano a medio, entre los 49-50 Ma y los 43 Ma (Tejedor et al., 2009).

Localidades fosilíferas (Fig. 4.2):

Laguna Fría. Ubicada 28 Km al Oeste de la localidad de Paso del Sapo (Estancia San Ramón; 42° 43' 31.5"S, 69° 51' 36.1"W), Departamento de Languiño, Provincia del Chubut. Los niveles ignimbríticos que incluyen los fósiles mamíferianos de la Formación Tufolitas Laguna del Hunco suprayacen a los niveles de la Formación Ignimbritas Barda Colorada (Tejedor et al., 2009). Allí fueron encontrados *Pliodolops rothi*, *Pliodolops unicus*, Gén. A sp. nov. 1, Gén. A sp. nov. 2, Gén. A sp. nov. 3, *Amphidolops* sp. nov. 1 y *Amphidolops* sp. nov. 2 (Tejedor et al., 2009). En base a una lista faunística preliminar y a dataciones radiométricas (véase más arriba), Tejedor et al. (2009) argumentaron que dicha asociación mamíferiana sería más antigua que aquellas de edad Casamayorensis.

La Barda. Ubicada a 28 Km al Sudoeste de la localidad de Paso del Sapo, (Estancia 26 de Mayo; 42° 46' 48.5" S, 69° 51' 43.3" W), Departamento de Languiño, Provincia del Chubut. Allí afloran los niveles tobáceos de la Formación Andesitas Huancache en los cuales se han hallado cientos de restos de mamíferos. Más joven que la Formación Tufolitas Laguna del Hunco mencionada más arriba, la Formación Andesitas Huancache constituiría con la anterior una unidad biocronológica nueva, distinta de la Casamayorensis (Tejedor et al., 2009). Los polidolópodos allí exhumados son *Pliodolops rothi*, *Pliodolops unicus*, Gén. A sp. nov. 1, Gén. A sp. nov. 2, Gén. A sp. nov. 3 y *Amphidolops* sp. nov. 2 (Tejedor et al., 2009).

4.3.2 Asociación La Meseta (Eoceno temprano a medio)

Ubicada al Noreste de la Península Antártica en la Isla Marambio (o Seymour). Allí la Aloformación La Meseta aflora en varias localidades y fue subdividida en seis alomiembros, de los cuales el Alomiembro *Cucullaea* I es el que incluye los restos de polidolópodos (Marensi et al., 1998). Los niveles portadores de mamíferos se

caracterizan por estar compuestos de conglomerados con conchillas, areniscas y rellenos de canales arenoarcillosos inter laminados, con intervalos de conchillas conglomerádicas. A partir de la fauna de moluscos se le atribuyó una edad Eoceno tardío para dicha unidad (Stilwell y Zinsmeister, 1992). Dataciones isotópicas posteriores permitieron atribuirla al Eoceno medio (Dutton et al., 2002). Woodburne y Zinsmeister (1984) refirieron dicha fauna a la SALMA Casamayorensis. Sin embargo a partir de la comparación de las asociaciones faunísticas de La Meseta con aquellas de Paso del Sapo permitió inferir una edad similar para ambas (Tejedor et al., 2009). Las siguientes especies de polidolópodos fueron registradas en la Península Antártica: *Antarctodolops dailyi* Woodburne y Zinsmeister 1984 y *A. mesetaense* Chornogubsky et al. 2009.

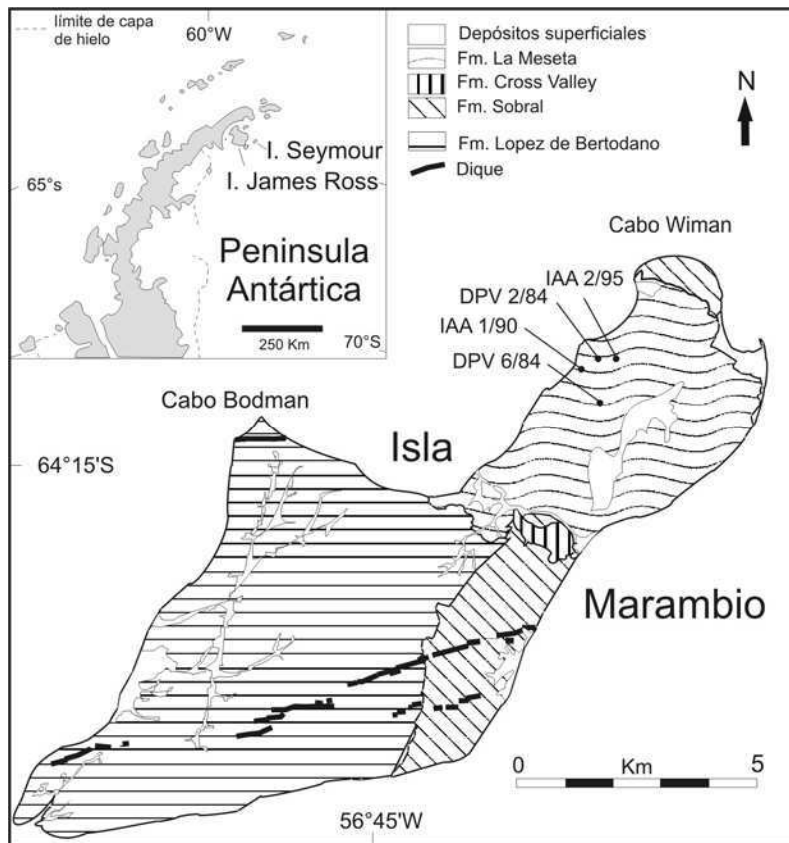


Figura 4.2. Mapa de la Isla Marambio exhibiendo las localidades de donde provienen los polidolópodos. Modificado de Chornogubsky et al. (2009).

Localidades fosilíferas (Fig. 4.3):

DPV 2/84. En dicha localidad se hallaron los niveles más antiguos portadores de polidolópodos. Los mismos corresponden a facies de areniscas de estructura entrecruzada planar y se encuentran por encima de los estratos datados en 52.4 Ma – 54.3 Ma del Alomiembro Campamento (Dutton et al., 2002; Reguero et al., 2002). En dichos niveles fue hallado *Antarctodolops dailyi* Woodburne y Zinsmeister, 1984.

IAA 1/90. Allí afloran los niveles medios correspondientes a areniscas finas del Alomiembro *Cucullaea I.* Dichos niveles fueron datados en 45Ma – 49 Ma (Dutton et al., 2002). De esta localidad fueron reportados *A. dailyi* y *A. mesetaense* (Chornogubsky et al., 2009).

IAA 2/95. En esta localidad, al igual que en la anterior, afloran los niveles medios del Alomiembro *Cucullaea I.* Allí fueron exhumados restos asignables a *A. dailyi* y *A. mesetaense* (Chornogubsky et al., 2009).

DPV 6/84. Esta localidad es equivalente a la RV- 8200 de Woodburne y Zinsmeister (1984). En esta localidad afloran los niveles más modernos del Alomiembro *Cucullaea I.* Fueron exhumados especímenes asignables a *Antarctodolops dailyi* Woodburne y Zinsmeister, 1984, *A. mesetaense* y *Antarctodolops* sp. Chornogubsky et al., 2009.

4.4 Eoceno medio a tardío

4.4.1 Edad Casamayorensis (Eoceno medio tardío)

La SALMA Casamayorensis fue formalizada por Simpson en el año 1967 para incluir a los mamíferos de la llamada fauna de *Notostylops* de Ameghino (1899). Dicha fauna fue hallada por primera vez por Carlos Ameghino en su campaña de 1895-1896 a la Gran Barranca, Provincia del Chubut (Simpson, 1967), aunque fue considerada más moderna por él y Florentino Ameghino, quien la asignó a las “couches à *Pyrotherium*” (Ameghino, 1897). Fue en años subsiguientes que

Ameghino reconoció que dicha fauna era en realidad más primitiva y la llamó fauna de *Notostylops* o “couches à *Notostylops*”. Años más tarde Tournouër (1903) halló fósiles referibles a la misma fauna en las cercanías de la Punta Casamayor, Provincia de Santa Cruz. Gaudry (1906) le dio a esos niveles el nombre de “Étage du Casamayor” y fue a partir de este nombre que comenzó a utilizarse informalmente el nombre de Casamayorenses (e.g., Simpson, 1940) y luego se constituyó la SALMA homónima (Simpson, 1967).

Ameghino (1902) dividió a su “couches à *Notostylops*” en dos secciones, y luego agregó una parte basal (1903). Si bien no mantuvo estas subdivisiones en trabajos posteriores (Ameghino, 1906), consideró que la fauna de *Notostylops* debía estar representada por un largo período de tiempo. Cifelli (1985) retomó la idea original de Ameghino y dividió al Casamayorenses en dos subedades: una más antigua (Vaquense) y otra más moderna (Barranquense). El Vaquense tiene como localidad tipo al Cañadón Vaca (Provincia del Chubut), mientras que el Barranquense tiene a la Gran Barranca como localidad tipo.

En la Gran Barranca, los niveles Casamayorenses (Barranquenses) se exponen en el Miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento (Spalletti y Mazzoni, 1979; Kay et al., 1999). Estos niveles fueron considerados Eoceno temprano (e.g., Simpson, 1940; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall et al., 1983). Sin embargo, distintas dataciones realizadas en los últimos años, dieron una edad Eoceno medio-tardío para la misma (entre 39 Ma y 43 Ma según Re et al., 2005; entre 38.3 y 42 según Bellosi y Madden, 2005).

Localidades fosilíferas (Fig. 4.2):

Bahía Solano. Ubicada en el Departamento Escalante de la Provincia del Chubut, Argentina. Allí afloran estratos casamayorenses de la Formación Sarmiento Simpson (1948). Un único espécimen (Simpson, 1948), asignado a *Eudolops hernandesi* Marshall 1982, proviene de esta localidad.

Lomas Blancas. Localidad próxima a Cerro Redondo, Departamento Escalante, Provincia del Chubut, Argentina. Allí afloran niveles casamayorenses de la Formación Sarmiento (Chebli et al., 1978 *vide* Reguero, 1999). De esta localidad fue reconocido un único material de polidolópido, asignado a *Pliodolops serra* (Marshall, 1982).

Cabeza Blanca (alrededores). Ubicada al sudeste de la Provincia del Chubut, Departamento Escalante (Ca. 45° 13' S y 67° 28' W; Reguero y Escribano, 1996). Las sedimentitas continentales aflorantes en Cabeza Blanca corresponden a la Formación Sarmiento (Lema et al., 2001), de edad Eoceno medio-Mioceno temprano. En Cabeza Blanca, los niveles inferiores corresponden a una edad Casamayorenses *s.l.* (Reguero y Escribano, 1996). En dicha localidad fueron hallados restos asignables a *Pliodolops serra* (Ameghino, 1902).

Cañadón Vaca. Ubicada al Oeste del Río Chico y aproximadamente a 60 km al Noreste de la Gran Barranca, Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut. Allí afloran las tobas y arcillas amarillentas de los niveles inferiores del Miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento (Kay et al., 1999). Cañadón Vaca constituye la localidad tipo de la subedad Vaquense, correspondiente a un Casamayorenses temprano (Cifelli, 1985). De esta localidad provienen *Polydolops thomasi* Ameghino, 1897 y *Pliodolops serra* (Ameghino, 1902).

Barranca Sur del Lago Colhue-Huapi (Gran Barranca). Ubicada en el Sur de la Provincia del Chubut, Departamento Sarmiento (localidad tipo de la Subedad Barranquense). Las tobas correspondientes a los niveles superiores del Miembro Gran Barranca (Formación Sarmiento) incluyen gran cantidad de restos de mamíferos. En esta localidad fueron exhumados *Polydolops thomasi*, *Pliodolops serra*, *Pseudolops princeps*, *Amphidolops serrula* y *Eudolops caroliameghinoi* (Ameghino, 1897; 1902; 1903; Simpson, 1948). Sin embargo, es posible que los tipos de *Eudolops tetragonus* y *Archaeodolops clavulus* (Ameghino, 1897; 1903) provengan también de estos niveles (Simpson, 1940).

Barranca Sur del Valle Hermoso (Cerro o Cerrito Fructuoso). Ubicada en las proximidades de la Gran Barranca, Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut. Los niveles de la Formación Sarmiento afloran en las proximidades del almacén “Alma Gaucha” (Goin y Candela, 1998) y se le han atribuido una Subedad Barranquense (Simpson, 1948). Dos especies de polidolópidos fueron exhumadas de estos niveles: *Polydolops thomasi* y *Eudolops caroliameghinoi* (datos no publicados).

Cerro Blanco. Esta localidad se encuentra al Oeste de la Gran Barranca, en el Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut. Allí afloran niveles casamayorenses de la Formación Sarmiento. Según Simpson (1948), estos niveles son esencialmente una continuación de los niveles casamayorenses de la Gran Barranca, por lo que corresponderían a la subedad Barranquense. En esta localidad fueron exhumados materiales pertenecientes a *Eudolops caroliameghinoi* (Simpson, 1948).

Laguna de la Bombilla. Ubicada en el centro de la Provincia del Chubut, Departamento de Paso de Indios. En esta localidad aflora la Formación Sarmiento. Los niveles con polidolópidos corresponden a “tobas y bentonitas, con frecuentes concreciones silíceas, que componen los niveles del yacimiento mamalífero de los alrededores de la casa de Juan Calfú” (Pascual, 1965: 64). Originalmente los niveles portadores fueron considerados de edad Casamayorense tardío (Barranquense). Sólo *Polydolops thomasi* fue registrado en esta localidad (Marshall, 1982).

Rinconada de los López. Esta localidad se encuentra en el Departamento de Paso de Indios, Provincia del Chubut, Argentina. Allí afloran niveles de brechas volcánicas mal seleccionadas con bloques basálticos y escoria interlaminada con tobas macizas, bentoníticas y algunos lentes de arenisca volcánica de la Formación Sarmiento en la pendiente occidental de la Meseta de Canquel

(Marshall et al., 1986). Según Cifelli (1985) dichos niveles corresponden a la subedad Barranquense del Casamayorensis. Fueron hallados restos asignables a *Polydolops thomasi* y a *Amphidolops serrula* (Simpson, 1948).

4.4.2 Edad Mustersense (Eoceno tardío)

La SALMA Mustersense se corresponde con la “fauna de *Astraponotus*” de Florentino Ameghino (1899) y fue hallada por Carlos Ameghino en niveles de la Gran Barranca. Esta constituye la localidad tipo de la Edad Mustersense.

Kay et al. (1999) describieron el Miembro Puesto Almendra de la Formación Sarmiento e incluyeron en ella a la SALMA Mustersense. Los niveles portadores de la formación fueron datados por Re et al. (2005) y Bellosi y Madden (2005) dando, en consecuencia, una edad de entre 38 Ma y 36 Ma para esta SALMA. Esta datación corresponde a un Eoceno medio tardío. Algo más moderna que asignaciones previas al Eoceno medio (e.g., Marshall et al., 1983).

Localidades fosilíferas (Fig. 4.2):

Gran Hondonada. Ubicada en el centro-oeste de la provincia de Chubut, Departamento de Tehuelches (S 44 20 29; O 69 46 57). Allí la Formación Sarmiento aflora en los laterales de una gran depresión, originalmente conocida como el Pozón (Odreman Rivas, 1978). El nivel fosilífero se ubica cerca de la base de la sección; consiste en un depósito tufo-psamítico de origen fluvial y geometría lenticular, de 1,30 m de espesor y 8 m de largo (Cladera et al., 2004). En base a una lista faunística preliminar, Odreman Rivas (1978) asignó esta localidad a la edad Mustersense.

Cerro Conhué. Esta localidad fue descrita por Marshall (1982) como la correspondiente a las tobas entre Laguna de la Bombilla y El Toro Hosco, Camino Aguada de Batintín, Paso de Indios.

4.5 Oligoceno temprano

4.5.1 Edad Tinguiririquense (Eoceno más tardío-Oligoceno temprano)

La Edad Mamífero Tinguiririquense fue definida por Flynn et al. (2003; informalmente “Tinguiririquense” según Flynn y Swisher, 1995) en base a los mamíferos hallados en la localidad de Termas del Flaco, en Chile Central. Allí afloran los niveles Eoceno-Oligoceno de la Formación Abanico (Novacek et al., 1989). Dicha fauna incluía, según estos autores, los últimos registros de varios linajes de mamíferos, incluyendo a los polidolópidos (pero véase más abajo), así como la aparición de los primeros roedores caviomorfos en América del Sur. Flynn y Wyss (2003) también comentaron que existen otras faunas pertenecientes a la misma SALMA en la Patagonia (e.g., “Astraponotéen plus supérieur” de Ameghino, 1889 en la Gran Barranca, Provincia del Chubut). Bellosi y Madden (2005) reconocieron como Miembro Vera a la unidad de la Formación Sarmiento que contiene a los estratos de edad Tinguiririquense, aflorantes en la localidad de La Cancha en la localidad de Gran Barranca.

Sobre la edad del Tinguiririquense Flynn y Swisher (1995) comentaron que en Chile los niveles portadores deberían estar comprendidos entre los 31 Ma y los 37 Ma. Particularmente los niveles de La Cancha podrían tener una edad de 33.4 Ma (Vucetich et al., 2005). Carlini et al. (2005) aceptaron esto último y agregaron que dichos niveles deberían corresponder a un Tinguiririquense basal (véase también Goin et al., en prensa).

Localidades fosilíferas (Fig. 4.2):

Localidad C-89-39, Termas del Flaco. Niveles Oligoceno temprano (SALMA Tinguiririquense) aproximadamente a 2 km al NW de Termas del Flaco, de la Formación Abanico, Chile Central; 34° 59'S, 70° 26'W. De esta localidad se describió *Kramadolops abanicoi* (Flynn y Wyss, 1999).

Valle Cachapoal. Niveles Oligoceno temprano (SALMA Tinguiririquense) de la Formación Abanico, Chile Central. Posiblemente contemporáneos a los de Termas del Flaco. *Kramadolops mckennai* fue hallada en esta localidad (Flynn and Wyss, 2004).

La Cancha. Niveles tinguiririquenses aflorantes en los perfiles “K” y “M” de la Gran Barranca (45° 42' S y 68° 44' W), Formación Sarmiento (Miembro Vera), Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut. De esta localidad proviene *Kramadolops fissuratus* (Goin et al., en prensa).

4.5.2 Asociación de La Cantera (Oligoceno temprano)

La asociación mamalífera de la localidad de La Cantera o “GBV-19” (Madden et al., 2005) se encuentra en los niveles correspondientes a la Unidad tres del Miembro Puesto Almendra superior de la Formación Sarmiento, que aflora en la Gran Barranca, Provincia del Chubut (Bellosi y Madden, 2005). Dicha asociación se caracteriza por poseer una fauna más moderna que la de la SALMA Tinguiririquense, pero más antigua que la Deseadense (Carlini et al., 2005; Goin et al., en prensa).

La edad de los niveles portadores de la fauna de La Cantera fueron considerados como Oligoceno temprano (Re et al., 2005). El Miembro Puesto Almendra, dividido en Inferior y Superior ha sido datado, abarcando un lapso temporal desde los 23 Ma hasta los 38 Ma. Según Re et al. (2005), la porción superior tendría una edad absoluta de entre 30,4 Ma y 25,9 Ma. Debido a que la edad absoluta de la SALMA Tinguiririquense abarcaría el lapso 31 Ma- 33,4 Ma, según Vucetich et al. (2005) y ya que la base de la SALMA Deseadense ha sido estimada en 29 Ma a 31 Ma por Flynn y Swisher (1995), Goin et al. (en prensa) sugirieron una edad de entre 31,1 Ma y 29,5 Ma para los niveles portadores de la fauna de La Cantera.

Localidades fosilíferas (Fig. 4.2):

La Cantera (GBV- 19). Esta localidad se encuentra en la Gran Barranca (45° 42' S y 68° 44' W), Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut. Los niveles con polidolópidos son observables en el perfil "A" de la Formación Sarmiento (Miembro Puesto Almendra). De esta localidad proviene el polidolópido más moderno exhumado hasta el momento: *Kramadolops maximus* (Goin et al., en prensa).



Los capítulos 5, 6 y 7 fueron retirados a pedido del autor

At author's request chapters 5, 6 and 7 have been withdrawn

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES

Los representantes de la familia Polydolopidae intrigaron a varios investigadores desde su aparición en los estratos casamayorenses de la Provincia del Chubut (Ameghino, 1897; 1902; 1903; Simpson, 1935; 1948; Marshall, 1982). Estos autores revisaron las relaciones de los integrantes del grupo entre sí, como así también sus posibles relaciones con otros marsupiales. El hallazgo de polidolópidos en la Antártida aumentó el interés en el grupo debido a su potencial importancia en la dilucidación de las relaciones entre los marsupiales sudamericanos con aquellos de Australia.

A partir del hallazgo de nuevos y numerosos materiales asignables a una gran diversidad de especies de polidolópidos (nuevas y previamente descritas), se constató la necesidad de realizar un reestudio de la familia, tanto a nivel sistemático como también paleobiológico y biocronológico. A continuación se describen preliminarmente algunas de las conclusiones más sobresalientes de este trabajo de tesis.

8.1 Homologías dentarias

Se detallan brevemente las principales propuestas de homologías dentarias resultantes de este estudio, algunas de las cuales concuerdan con hipótesis previas:

- ✓ En aquellas especies en las que es aun observable un p2 (e.g., *Polydolops thomasi*) la fórmula dentaria es: i1, ?c1, p2, m3.
- ✓ La fórmula dentaria de *Kramadolops mckennai* es I3, C1, P2, M3 (Goin et al., en prensa).
- ✓ *Kramadolops abanicoi*, cuya mandíbula preservada posee gran parte de la región anterior, posee la fórmula dentaria i1, ?c1, p1, m3.

✓ En aquellas especies que poseen una reducción extrema en la fórmula dentaria, como *Eudolops caroliameghinoi* y *Kramadolops maximus*, la fórmula es $i1, c0, p1, m3$.

✓ Homologías de los molares inferiores: 1) la gran cúspide anterior presente en el $m1$ es el protocónido (Chornogubsky et al., 2009); 2) el $m2$ tiene un gran metacónido lingual y un pequeño paracónido desplazado labialmente; 3) posteriormente al paracónido se encuentra el protocónido, más pequeño que el metacónido; 4) posteriormente al protocónido y el metacónido se observan cúspides accesorias; y 5) en el margen posterior el $m2$ posee dos cúspides, el entocónido (lingual) y el hipocónido (labial), este último de mayor tamaño (Goin et al., 2003)

✓ Homología de los molares superiores: 1) exhiben al menos tres cúspides linguales, el paracónulo (anterior), el protocono (central) y el metacónulo (posterior); 2) el paracono y el metacono están labializados y parcialmente fusionados con las cúspides estilares (especialmente el paracono, que es relictual y está fusionado con la cara lingual de la StB); 3) las cúspides más labiales son neoformaciones y no son homologables con aquellas presentes en molares de tipo tribosfénico (Goin et al., 2003). A su vez, 4) el entoflexo del M1 se relaciona en la oclusión con la cúspide lingual de mayor tamaño y posterior al protocónido en el $m1$ y son ambas neomorfos; 5) la gran cúspide anterior labial presente en el M1 de algunos polidolópidos (como *Antarctodolops dailyi*) es el producto de la fusión entre la StB y el paracono; 6) es posible observar más de una cúspide en la posición de la StC en muchas especies, como en *Antarctodolops mesetaense* (Chornogubsky et al., 2009).

8.2 Sistemática

Los hallazgos posteriores a la última revisión de la Familia Polydolopidae (Marshall, 1982) permitieron realizar una nueva revisión, incluyendo métodos que

no eran utilizados asiduamente en épocas anteriores. Particularmente, el análisis cladístico permitió arribar a las siguientes conclusiones sistemáticas:

- ✓ El género *Polydolops*, tal como fue descrito previamente (Simpson, 1948; Marshall, 1982) es polifilético, incluyéndose en dicho género sólo a la especie tipo del mismo: *P. thomasi*.
- ✓ El género *Eudolops* incluye a *E. tetragonus* y *E. caroliameghinoi*.
- ✓ Se reconoce el género *Kramadolops* Goin et al. (en prensa), el cual incluye a *K. mayoi*, *K. abanicoi*, *K. mckennai*, *K. fissuratus* y *K. maximus* (Goin et al., en prensa), así como también a *K. hernandezii* (Marshall, 1982).
- ✓ El género *Amphidolops* es monofilético e incluye tres especies: *A. serrula* Ameghino, 1902 y a las especies mencionadas por Tejedor et al. (2009) *A. sp. nov. 1* y *A. sp. nov. 2*.
- ✓ El género *Antarctodolops* es también monofilético, concordando con el análisis realizado por Chornogubsky et al. (2009).
- ✓ En el presente trabajo se revalidó al género *Pliodolops* para contener al grupo natural que comprende a las especies *P. serra*, *P. winecage*, *P. rothi*, *P. unicus* y *P. kamektsen* (Ameghino, 1902; Simpson, 1936; Tejedor et al., 2009).
- ✓ Se nominó el género nuevo A, que incluye a las especies spp. nov. 1 á 5 (incluyendo a *Polydolops sp. nov. 1* y *P. sp. nov. 2* de Tejedor et al., 2009).

A su vez, y respecto de las relaciones filogenéticas de los Polydolopidae con otros marsupiales sudamericanos, se arribó a las siguientes conclusiones:

✓ Los Polydolopidae, junto con *Roberthoffstetteria nationalgeographica* conforman un grupo natural, el de los Polydolopiformes, como fue previamente hipotetizado por Goin et al. (2003, 2009).

✓ Los Polydolopiformes constituyen el grupo hermano de los Bonapartheriiformes, representados en este trabajo por *Epidolops ameghinoi*, *Bonapartherium hinakusijum* y *Prepidolops didelphoides* (Goin y Candela, 2004).

8.3 Paleobiología

Masa corporal. Los polidolópidos están representados por especies de variado tamaño, comprendido entre los 70g (*Archaeodolops clavulus*) y 3.5kg (*Kramadolops maximus*), aunque la mayor diversidad de especies se encuentra entre los 100g y los 600g.

Dieta inferida. La dieta de los polidolópidos sería principalmente frugívora para aquellas especies de menor tamaño (menores a 600g). Para las especies de gran talla, se estima una dieta también frugívora, aunque con algún componente de hojas y tallos verdes. Para ambos grupos, es probable que existiera una alternancia en la alimentación, probablemente de forma estacional, con una variada cantidad de formas, como semillas, frutos duros e insectos.

Los polidolópidos antárticos. A partir de la comparación de las faunas antárticas y patagónicas del Eoceno temprano a medio, puede concluirse que para este período los ecosistemas patagónico y antártico poseían una composición florística distinta, producto de diferencias climáticas: climas más fríos en la Península Antártica, de bosques dominados por *Nothofagus* (Gandolfo et al., 1998) y climas cálidos subtropicales en la Patagonia, con familias típicamente megatérmicas (Barreda y Palazzesi, 2007). Se verifica la regla de Bergmann (1847) para dichos polidolópidos, siendo de mayor tamaño los de ambientes más fríos.

8.4 Extinción

La extinción de los polidolópodos no parece estar relacionada con la aparición de los roedores caviomorfos y los paucituberculados (Ortiz Jaureguizar, 2003). Más probablemente, la causa de la misma haya estado relacionada con los bruscos cambios climáticos acaecidos para comienzos del Oligoceno (Goin et al., en prensa). Entre estos cambios es, más probablemente, la desertificación de los ambientes patagónicos la mayor responsable de la extinción de los polidolópodos.

BIBLIOGRAFÍA

Abello M.A. 2007. *Sistemática y bioestratigrafía de los Paucituberculata [Mammalia, Marsupialia] del Cenozoico de América del Sur* La Plata: Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Número de tesis: 0942

Aguirre-Urreta, M. B., Casadio, S., Cichowolski, M., Lazo, D. G., y Rodríguez, D. 2008. Afinidades paleobiográficas de los invertebrados cretácicos de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* **45**: 591-612.

Andreis, R. R. 1977. Geología del área de Cañadón Hondo. Departamento de Escalante, Provincia del Chubut, Republica Argentina. *Obra del Centenario del Museo de La Plata* **4**:77-102.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* **6**: 1–1027.

Ameghino, F. 1894. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations Eocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba* **13**: 259-452.

Ameghino, F. 1897. Mammifères crétaçés 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. 1899. Sinopsis Geológico-paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones). La Plata, 13 pp.

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

Ameghino, F. 1903. Los diprotodontes del orden de los plagiaulacoideos y el origin de los roedores y de los polimastodontes. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* **3** (1): 81-192.

Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*. Buenos Aires, **56**:193-209-8; **57**: 162-175, 327-341; **58**: 35-41, 56-71, 182-192, 225-240, 241-291.

- 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. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires Serie 3*, **15** (8): 1-658
- Aplin, K. y Archer, M. 1987. Recent advances in marsupial systematics, with a new, higher level classification of the Marsupialia. En: *Possums and Opossums: Studies in Evolution*, M. Archer (ed.), pp. 369–391, Royal Zoological Society of New South Wales, Surrey Beatty and Sons Pty Limited, Chipping Norton, New South Wales.
- Aragón, E. y Mazzoni M. M. 1997. Geología y estratigrafía del complejo volcánico piroclástico del río Chubut medio (Eoceno), Chubut, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* **52**(3): 243–256.
- Archer, M. 1984. Origins and early radiations of marsupials. En: M. Archer and Clayton G. (eds.), *Vertebrate zoogeography and evolution in Australasia*, Hesperian Press, Marrickville, pp. 585-631.
- Ashton, K.G., Tracy, M.C. y de Queiroz, A. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *The American Naturalist* **156**: 390–415.
- Barreda, V. D. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: origin of arid adapted floras. *The Botanical Review* **73**: 31-50.
- Beck, R. M. D., Archer, M., Godthelp, H., Mackness, B. S., Hand, S. J. y Muirhead, J. 2008. A bizarre new family of Marsupialia (incertae sedis) from the early Pliocene of northeastern Australia: implications for the phylogeny of bunodont marsupials. *Journal of Paleontology* **82**: 749–762.
- Bellosi, E. S. y Madden, R. H. 2005. Estratigrafía física preliminar de las secuencias piroclásticas terrestres de la formación Sarmiento (Eoceno-Mioceno) en la Gran Barranca, Chubut. *16º Congreso Geológico Argentino*, Simposios: 305 (and extended version in CD format).
- Bergmann, K. 1847. Ueber die verhältnisse der warmeconomie der thiere zu ihrer grosse. *Göttinger Studien*, i, pp. 594-708.

- Birney, E. C. y Monjeau, J. A. 2003. Latitudinal patterns in South American Marsupial Biology. En: *Carnivorous with pouches: Biology of carnivorous marsupials*. Jones, M., Dickmann C. y Archer, M. (eds.) Pp. 293-313, SCIRO Publishing, Inc., Melbourne, Australia.
- Bond, M., Carlini, A. A, Goin, F. J, Legarreta, L., Ortiz-Jaureguizar, E., Pascual, R., Uliana, M. A. 1995. Episodes in South American Land Mammal Evolution and Sedimentation: Testing their apparent concurrence in a Paleocene succession from Central Patagonia. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Actas: 47-58 Trelew.
- Bond, M., Reguero, M. A., Vizcaíno, S. F. y Marensi, S. A., 2006. A new 'South American ungulate' (Mammalia: Litopterna) from the Eocene of the Antarctic Peninsula. *Geological Society, London, Special Publications*, **258**: 163-176.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, **10**: 295–304.
- Case, J. A. 1988. Paleogene floras from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Memoir of the Geological Society of America*, **169**: 523-530.
- Case, J. A. 2006. The late Middle Eocene terrestrial vertebrate fauna from Seymour Island: the tails of the Eocene Patagonian size distribution. *Geological Society, London Special Publications*, **258**: 177-186.
- Case J. A., Woodburne M. O. y Chaney D. S. 1988. A new genus of polydolopid marsupial from Antarctica. *Memoirs of the Geological Society of America*. **169**: 505-521.
- Case, J. A., Goin, F. J., y Woodburne, M. O., 2005. "South American" Marsupials from the Late Cretaceous of North America and the Origin of Marsupial Cohorts. *Journal of Mammalian Evolution*, **11**(3-4): 223-255.
- Carlini, A. A.; Ciando, M. y Scillato-Yané, G.J. 2005. Los Xenarthra de Gran Barranca: más de 20 Ma de historia. En: *XVI Congreso Geológico Argentino Actas 4*: 419-424. La Plata.
- Cladera, G., Ruigómez, E., Ortiz Jaureguizar, E., Bond, M. y López, G. M. 2004. Tafonomía de la Gran Hondonada (Formación Sarmiento, Edad-mamífero Mustersense, Eoceno Medio) Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, **41**: 315-330.

- Clemens, W. A. y Marshall L. G. 1976. American and European marsupialia. 114 p. Fossilium catalogus -- pars 123 I, Animalia ;, Fossilium catalogus -- pars 123. Junk ('s-Gravenhage).
- Cope, E. D. 1884. The Tertiary Marsupialia. *American Naturalist*, **18**: 686–697.
- Cifelli, R. L. 1985. Biostratigraphy of the Casamayoran, Early Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates*, **2820**: 1-26.
- Chornogubsky, L. 2008. La fauna más antigua de Polydolopinae (Marsupialia, Polydolopimorphia) de la Formación Las Flores (Paleoceno-Eoceno, provincia del Chubut, Argentina). III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados - Neuquén, Patagonia, Argentina. Libro de Resúmenes, p. 57.
- Chornogubsky, L., Goin, F. J. y Reguero, M. 2009. A reassessment of Antarctic polydolopid marsupials (Middle Eocene, La Meseta Formation). *Antarctic Science*, **21**(3): 285-298.
- Cione, A. L y Tonni, E. P. 1995. Chronostratigraphy and "Land Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology*, **69**(1):135-159.
- Clemens, W.A., 1966. Fossil mammals of the type Lance Formation, Wyoming. Part II. Marsupialia. *University of California Publications in Geological Sciences*, **62**:1-122.
- Cope, E. D. 1884. The Tertiary Marsupialia. *American Naturalist* **18**: 686–697.
- Dumont, E. R., Strait, S.G., y Friscia, A. R., 2000. Abderitid marsupials from the Miocene of Patagonia: an assessment of form, function, and evolution. *Journal of Paleontology*, **74**(6): 1161-1172.
- Dingle, R.V. y Lavelle, M., 1998. Antarctic Peninsular cryosphere: early Oligocene (c. 30 Ma) initiation and revised glacial chronology. *Journal Geological Society*, **155**:433-7.
- Dutton, A. L., Lohmann, K., y Zinsmeister, W. J. 2002. Stable isotope and minor element proxies for Eocene climate of Seymour Island, Antarctica. *Paleoceanography* **17**(2): 1- 13.

- Elliot, D. H., y Trautman, T. A. 1982. Lower Tertiary strata on Seymour Island, Antarctic Peninsula. En: *Antarctic geoscience*, C. Craddock (ed.). Pp. 287–297. University of Wisconsin Press, Madison.
- Feruglio, E. 1938. Nomenclatura estratigráfica de la Patagonia y Tierra del Fuego. *Boletín de Información Petrolera. Y.P.F.*, Buenos Aires, **171**: 1-25.
- Flynn, J. J. y Swisher, C. C. 1995. Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. *Society for Sedimentary Geology Special Publication* **54**: 317-333.
- Flynn, J. J., y Wyss, A. R. 1999. New marsupials from the Eocene-Oligocene transition of the Andean Main Range, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**(3): 533-549.
- Flynn, J. J., Wyss, A., Croft, D. y Charrier, R., 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal "Age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **195**: 229-259.
- Flynn, J. J., y Wyss, A. R. 2004. A Polydolopine Marsupial Skull from the Cachapoal Valley, Andean Main Range, Chile. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **285**: 80-92.
- Forasiepi, A. M., 2009. Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, **6**: 1-174.
- Gandolfo, M. A, Marensi, S. A., y Santillana, S. N. 1998. Flora y paleoclima de la Formación La Meseta (Eoceno medio), isla Marambio (Seymour), Antártida. En: *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*. Casadío, S. (ed.) Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial **5**: 155-162.
- Gaudry, A. 1906. Fossiles de Patagonie, étude sur une portion du monde antarctique. *Annales de paléontologie*, **1**(3): 101-143.
- Gelfo J. N. 2006. Los Didolodontidae (Mammalia: Ungulatomporpha) del Terciario Sudamericano. Sistemática, origen y evolución. Tesis doctoral de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad de La Plata. N884, dos tomos, 454 pp, inventario: T1831 y T1832.

- Gelfo, J. N., Goin F. J., Woodburne, M. y de Muizon, C.. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology*, **52**: 251-269.
- Gingerich, P. D. 1984. Mammalian diversity and structure. En: *Mammals, Notes for a Short Course*, Course P. D. Gingerich y C. E. Badgley (eds.), Paleontological Society Short. Pp. 1-16.
- Gingerich, P.D. y Smith, B. H. 1984. Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores. En: *Size and Scaling in Primate Biology*. W.L. Jungers (ed.) Pp. 257-272. Plenum Press, New York.
- Gingerich, P. D., Smith, B. H. y Rosenberg, K. 1982. Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology*, **58**: 81-100.
- Goin, F. J. y Candela, A. M. 1995. Una nueva especie de Epidolops Paula Couto, 1952 (Marsupialia, Polydolopimorphia, Polydolopidae). Consideraciones sobre el patrón molar inferior de los Epidolopidae. En: VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Trelew. Actas: 143 – 148.
- Goin, F.J., y Candela, A.M. 1996. A new Early Eocene polydolopimorphian (Mammalia, Marsupialia) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**: 292-296.
- Goin, F.J., y Candela, A.M., 1998. Dos nuevos marsupialesseudodiprotodontes del Paleógeno de Patagonia. En: *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*. Casadío, S. (ed.) Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial **5**: 79-84.
- Goin, F. J., Candela, A. M. y López, G. 1998. Middle Eocene Marsupials from Antofagasta de la Sierra, Northwestern Argentina. *Geobios*, **31**: 75-85.
- Goin, F. J., y Candela, A. M., 2004. New Paleogene Marsupials from the Amazon Basin of Eastern Peru. En: *The Paleogene mammalian fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. Campbell, K. E. (ed). Jr. Los Angeles, California, Natural History Museum of Los Angeles County, Science series, **40**: 15-59.

- Goin, F. J., Candela, A. M. y Muizon, C. de, 2003. The affinities of *Roberthoffstetteria nationalgeographica* (Marsupialia) and the origin of the Polydolopinae molar pattern. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**(4): 869-876.
- Goin, F. J., Pascual, R., Tejedor, M. F., Gelfo, J.N., Woodburne, M. O., Case, J. A., Reguero, M. A., Bond, M., López, G. M., Cione, A. L., Udrizar Sauthier, D., Balarino, L., Scasso, R. A., Medina, F. A., y Ubaldón, M. C., 2006. The Earliest Tertiary Therian Mammal from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* **26**(2): 505–510.
- Goin, F. J., Abello, M. A., y Chornogubsky, L., en prensa. Middle tertiary marsupials from central Patagonia (Early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's *grande coupure*. En: *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G. y Kay, R.F. (eds.) Cambridge University Press.
- Goin, F. J., Zimicz, N., Reguero, M. A., Santillana, S.N., Marensi, S. A. y Moly, J. J. 2007. New marsupial (Mammalia) from the Eocene of Antarctica, and the origins and affinities of the Microbiotheria. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **62**: 597–603.
- Goin, F. J., Candela, A. M., Abello, M. A., y Oliveira, E. V., 2009. Earliest (Paleocene) Paucituberculatans from Itaboraí (Brazil) and Central Patagonia (Argentina). Considerations on the origins, phylogeny, concept and extent of "pseudodiprotodont" marsupials. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **155**: 867-884.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, **9**: 83-91.
- Goloboff, P., J. Farris, K. Nixon. 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. Programa y documentación disponible en <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Goloboff P.A. y Farris, J. S. 2001. Methods for Quick Consensus Estimation. *Cladistics* **17**(1): 26-34

- Goloboff P, Farris J. y Nixon K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**: 774-786.
- Gordon, C.L., 2003. A first look at estimating body size in dentally conservative Marsupials. *Journal of Mammalian Evolution*, **10**(1-2): 1-21.
- Gosses, J., Carroll, A., Aragón, E. y Singer, B. 2006. The Laguna del Hunco Formation: Lacustrine and Sub-Aerial Caldera Fill Chubut Province, Argentina. *Geological Society of America, Annual Meeting Abstracts* **38**(7): 502.
- Gradstein, F. M., J. G. Ogg, A. G. y Smith, A. G. 2004. *A Geologic Time Scale* Cambridge University Press, Cambridge, UK, 589 pp.
- Gregory, W. K., 1910. The orders of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **27**: 1-524.
- Hennig W. H. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, 353 pp.
- Hill, R. S. y Dettman, M. E. 1996. Origin and diversification of the genus *Nothofagus*. En: *The ecology and biogeography of Nothofagus forest.*. Veblen, T. T., Hill, R. S. y Read, J. (eds.). Pp. 11–24. Yale University Press, New Haven, C.T.
- Hinojosa, L. F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile*, **32**(1): 95-115.
- Huxley, J. S. 1880. On the application of the law of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particular to the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* **43**: 649–662.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium*, Sumptibus C. Saldfeld, Berlin.
- Iglesias, A., Wilf, P., Johnson, K., Zamuner, A., Cúneo, N. R y Matheos, S. D. 2007. A Paleocene lowland macroflora from Patagonia reveals significantly greater richness than North American analogs. *Geology*, **35**(10): 947–950.
- Ivany, L.C., Van Simaeys, S., Domack, E.W. y Samson, S.D. 2006. Evidence for an earliest Oligocene ice sheet on the Antarctic Peninsula, *Geology* **34**(5): 377–380.

- Janis, C.M. 1982. Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology. *Biological Review*, **57**: 261-318.
- Kay, R. F. 1975. The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology*, **43**: 195-216.
- Kay, R. F. y Hylander, W. L. 1978. The dental structure of mammalian folivores with special reference to Primates and Phalangerioidea (Marsupialia). En: *The Ecology of Arboreal Folivores*. G. Montgomery (ed.). Pp: 173-191. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kay, R. F., Madden, R., Vucetich, M. G., Carlini, A. A., Mazzoni, M. M., Re, G., Heizler, M. y Sandeman, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South America Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Science*. USA **96**(23): 13235-13240.
- Keast, A. 1972. Comparisons of contemporary mammal faunas of southern continents. En: *Evolution, Mammals and Southern Continents*. Keast, A., Erk, F.C. y Glass, B. (eds.). Pp. 433–501. State University of New York Press, Albany.
- Kielan- Jaworowska, Z., Cifelli R.L., y Luo, Z-X., 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, evolution, and structure*. Columbia University Press, New York. xvii + 630 pp.
- Kinman, K. E. 1994. The Kinman System: Toward A Stable Cladistic-Eclectic Classification of Organisms (Living and Extinct: 48 Phyla, 269 Classes, 1,719 Orders. Hays, Kan., K.E. Kinman, 81 pp.
- Kohn, M., Josel, J., Madden, R., Kay, R., Vucetich, G. y Carlini, A. 2004. Climate stability across the Eocene-Oligocene transition, southern Argentina. *Geology* **32**(7): 621-624.
- Lagabrielle, Y., Godd ris, Y., Donnadieu, Y., Malavieille, J. y Suarez, M., 2009. The tectonic history of Drake Passage and its possible impacts on global climate. *Earth and Planetary Science Letters*, **279**(3-4): 197-211.
- Legarreta, L. y Uliana, M. 1994. Asociaci n de f siles y hiatos en el Supracret cico-Ne geno de la Patagonia: una perspectiva estratigr fico-secuencial. *Ameghiniana*, **31**(3): 257-281.

- Lema, H., Busteros, A. y Franchi, M. 2001. Hoja Geológica 4566-II y IV, Camarones (Provincia del Chubut). Escala 1:250.000. *Boletín del Servicio Geológico Minero Argentino* **261**, 46 pp.
- Lesta, P. y Ferello, R. 1972. Región Extraandina de Chubut y norte de Santa Cruz. En: *Geología Regional Argentina*. Leanza A. F. (ed.). Academia Nacional de Ciencias 601-653, Córdoba.
- Linneo, Charles. 1758. *Systema Naturae per regnaria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymus, locis*. Ed. Décima refórmula. Tomo I Regnum Anímale, impensis Direct. Laurentii Salvii, Holmiae. Print. British Museum (Natural History) (Photographic facsimile) 1956, 824 pp.
- Lipscomb, D. 1998. *Basics of Cladistic Analysis*. George Washington University. 75 pp.
- Livermore, R., Eagles, G., Morris P. y Maldonado, A. 2004. Shackleton fracture zone: no barrier to early circumpolar ocean circulation, *Geology*, **31**(9): 797–800.
- Luna, E. De, Guerrero, J.A. y Chef-Taracena, T. 2005. Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica* **15**(3): 351-370.
- Madden, R. H.; Bellosi, E.; Carlini, A. A.; Heizler, M.; Vilas, J. J.; Re, G. H.; Kay, R. F. y Vucetich, M. G. 2005. Geochronology of the Sarmiento Formation at Gran Barranca and elsewhere in Patagonia: calibrating middle Cenozoic mammal evolution in South America. En: *XVI Congreso Geológico Argentino Actas* **4**: 411-412. La Plata.
- Maddison, W. P. 1993. Missing Data Versus Missing Characters in Phylogenetic Analysis. *Systematic Biology*, **42**(4): 576-581.
- Marensi, S. A., Santillana, S. N. y Rinaldi, C. A. 1998. Stratigraphy of the La Meseta Formation (Eocene), Marambio (Seymour) Island, Antarctica. En: *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*. Casadío, S. (ed.) Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial **5**: 137-146. Buenos Aires.

- Marshall, L.G. 1980. Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana: Geology, new series* **5**: 1-145.
- Marshall, L.G. 1982. Systematics of the extinct South American marsupial family Polydolopidae. *Fieldiana, Geology, new series* **12**: 1-109.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and Land-Mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. En: *The Great American Biotic Interchange*. Stheli, S. y Webb, S. (eds.). Pp. 49-85. Plenum Press, New York,.
- Marshall, L.G. 1987. Systematics of Itaboraian (middle Paleocene) age “opossum-like” marsupials from the limestone quarry at Sao José de Itaboraí, Brazil. En: *Possums and Opossums: Studies in Evolution*. M. Archer (ed.). Pp. 91-160, Royal Zoological Society of New South Wales, Surrey Beatty and Sons Pty Limited, Chipping Norton, New South Wales.
- Marshall, L.G., Muizon, C. de, y Sige, B. 1983. Late Cretaceous mammals (Marsupialia) from Bolivia. *Geobios* **16**: 739-745.
- Marshall, L.G.; Cifelli, R. L.; Drake, R.E. y Curtis, G. H. 1986. Vertebrate paleontology, geology and geochronology of the Tapera de López and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, **60**(4): 920-951.
- Marshall, L. G., Case, J. A., y Woodburne, M. O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. En: *Current Mammalogy*, 2. Genoways H. (ed.). Pp. 33–405, Plenum Press, New York.
- Martin, G. M. 2008. Sistemática, distribución y adaptaciones de los marsupiales patagónicos. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata, La Plata, Argentina.
- Matthew, W. D., y Granger, W. 1921. New genera of Paleocene mammals. *American Museum Novitates*, **13**: 1-7.
- McNab, B. K., 1990. The physiological significance of body size. En: *Body Size in Mammalian Paleobiology. Estimation and Biological implications*. J. Damuth y B.J. Macfadden (eds.) Pp. 11-24. Cambridge University Press.
- Meiri, S. y Dayan, T. 2003. On the validity of Bergmann’s rule. *Journal of Biogeography*, **30**: 331–351.

- Morrone J. J. 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, **29**: 149–152.
- Muizon de, C. 1991. La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno Inferior, Formación Santa Lucía), Bolivia. En: *Fósiles y facies de Bolivia- Vol. I Vertebrados*. Suarez-Soruco, R. (ed.). Revista Técnica de YPF, 12 (3-4): 575-624, Santa Cruz- Bolivia.
- Novacek, M. J., Wyss, A., Frassinetti D. y Salinas, P. 1989. A new ?Eocene mammal: fauna from the Andean Main Range, *Journal of Vertebrate Paleontology* **9** (Suppl. 13) p. 34A.
- Odreman Rivas, O.E. 1978. Sobre la presencia de un Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia) en capas de Edad Mustersense (Eoceno Medio), de Patagonia. *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, **3**: 29-38.
- Ortiz- Jaureguizar, E. 2003. Relaciones de similitud, paleoecología y extinción de los Abderitidae (Marsupialia, Paucituberculata). *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. **1**: 475-498.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, **66**: 489-532.
- Parera, A. 2002. *Los Mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica*. 1° ed., Buenos Aires. El Ateneo, 453 pp.
- Pascual, R. 1965. Un nuevo Condylarthra (Mammalia) de Edad Casamayorensis de Paso de Indios (Chubut, Argentina). Breves consideraciones sobre la Edad Casamayorensis. *Ameghiniana*, **4**(2): 57-67.
- Pascual, R. 1984. Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* **2**: 1-30.
- Pascual, R. y Bond, M. 1981. Epidolopinae subfam. Nov. De los Polydolopidae (Marsupialia, Polydolopoidea). *Anais II Congresso Latino-Americano Paleontología*, **2**: 479-488. Porto Alegre.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* **8**: 372-412.

- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. y E. Tonni. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*. **VI**: 165-193.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar. E. 1991. El Ciclo Faunístico Cochabambiano (Paleoceno temprano): su incidencia en la historia biogeográfica de los mamíferos neotropicales. En: *Fósiles y facies de Bolivia- Vol. I Vertebrados*. Suarez-Soruco, R. (ed.). Revista Técnica de YPF, 12 (3-4): 559-574 Santa Cruz- Bolivia.
- Pascual, R., Goin, F. J. y Carlini, A. A. 1994. New data on the Groeberiidae: unique late Eocene-early Oligocene South American marsupials. *Journal of Vertebrate Paleontology* **14**(2): 247-259.
- Patterson, B. 1952. Un nuevo y extraordinario marsupial deseadiano. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* **1**: 39–44.
- Paula Couto, C. de, 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Polydolopidae and Borhyaenidae. *American Museum Novitates*, **1559**: 1-27.
- Paula Couto, C. 1953. A Bacia calcáreade Itaboraí da costa sudeste do Brasil. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geología e Mineralogía*, **75**: 1-12.
- Paula Couto, C. 1954. On a Notostylopid from the Paleocene of Itaborai, Brazil. *American Museum Novitates*, **1693**: 1-6.
- Paula Couto, C. 1978 . Ungulados fósseis do Riochiquense de Itaboraí. RJ. Brasil. II. Condylarthra e Litopterna. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **50**: 209-218.
- Popowics, T.E. y Fortelius, M. 1997. On the cutting edge: tooth blade sharpness in herbivorous and faunivorous mammals. *Annals Zoologica Fennici*, **34**: 73-88.
- De Queiroz, K., y Gauthier, J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definition of taxonomic names. *Systematic Zoology*, **39**: 307-322.
- Raigemborn, M.S. 2006. Analisis composicional y procedencia de la Formación Peñas Coloradas, Grupo Río Chico (Paleoceno Superior-Eoceno?), en la región

- oriental de la cuenca del Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and basin analysis*, **13**(2): 119-133.
- Raigemborn, M.S. 2007. Estudio estratigráfico, sedimentológico y composicional de las sedimentitas del Terciario Inferior [Grupo Río Chico] en el sector sudoriental del Chubut Extraandino. Tesis doctoral n° 950, Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Ré, G. H.; Madden, R.; Heizler, M.; Vilas, J.F.; Rodriguez, M. E. 2005. Estudio Magnetoestratigráfico de la Formación Sarmiento en la Gran Barranca del lago Colhue Huapi, Chubut, Argentina. En: *XVI Congreso Geológico Argentino Actas* **4**: 387-94. La Plata.
- Reguero, M. A. 1999. El problema de las relaciones sistemáticas y filogenéticas de los Typotheria y Hegetotheria (Mammalia, Notoungulata): análisis de los taxones de Patagonia de la Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno). Tesis Doctoral (Inédito), Universidad de Buenos Aires, Departamento de Ciencias Biológicas, p. 1-301.
- Reguero, M. A. y Escribano, V. 1996. *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 1889 (Notoungulata: Mesotheriidae) de la edad Deseadense (Oligoceno superior–Mioceno inferior) de Argentina y Bolivia. *Naturalia patagónica Revista de la Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco"*, **4**: 43-71.
- Reguero, M. A. Vizcaíno, S. F., Goin, F. J., Marensi, S. A. y Santillana, S. N. 1998. Eocene high-latitude terrestrial vertebrates from Antarctica as biogeographic evidence. En: *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*. Casadío, S. (ed.) Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial **5**: 185-198.
- Reguero, M.A., Marensi, S.A. y Santillana, S.N. 2002. Antarctic Peninsula and Patagonia Paleogene terrestrial environments: biotic and biogeographic relationships. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **277**: 1-22.
- Ride, W. D. L. 1962. On the evolution of Australian marsupials. En: *The evolution of living organisms*. Leeper G. W. (ed.). Pp. 281–306. Melbourne, Australia: Melbourne University Press.

- Rigby, J. K., Jr., y Wolberg, D. L. 1987. The therian mammalian fauna (Campanian) of Quarry 1, Fossil Forest study area, San Juan Basin, New Mexico. *Geological Society of America, Special Paper*, **209**: 51–79.
- Romero, E.J. 1986. Paleogene Phytogeography and Climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **73**(2): 449-461.
- Roth, S. 1908. Beitrag zur Gliederung der Sedimentabteilungen in Patagonien und der Pampasregion. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie div. B* **26**: 92-150.
- Sanson, G.D. 1991. Predicting the diet of fossil mammals. En: *Vertebrate Paleontology in Australasia*. Vickers-Rich, P., Monaghan, J.M. Baird, R.F. y Rich T.H. (eds.). Pp. 201-228. Pioneer Design Studio Pty. Ltd, Lilydale.
- Savage, D.E. 1962. Cenozoic geochronology of the fossil mammals of the western hemisphere. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia , Zoología* **8**: 53–67.
- Scher, H.D. y Martin, E.E. 2006. Timing and climatic consequences of the opening of Drake Passage. *Science* **312**: 428-430.
- Schmidt-Nielsen, K. 1975. Scaling in Biology: the consequences of size. *Journal of Experimental Zoology*, **4**: 287-307.
- Simpson, G.G. 1928. Affinities of the Polydolopidae. *American Museum Novitates*, **323**: 1-13.
- Simpson, 1928b. A new mammalian fauna from the Fort Union of northern Montana. *American Museum Novitates*, **297**: 1-15.
- Simpson, G.G. 1933. The “plagiaulacoid” type of mammalian dentition. A study of convergence. *Journal of Mammalogy*, **14**(2): 97-107.
- Simpson, G.G. 1935a. Descriptions of the oldest known South American mammals, from the Rio Chico Formation. *American Museum Novitates*, **793**: 1-25.
- Simpson, G.G. 1935b. Occurrence and relationships of the Rio Chico fauna of Patagonia. *American Museum Novitates*, **818**: 1-22.
- Simpson, G. G. 1936. Notas sobre los mamíferos más antiguos de la colección Roth. Inst. Mus. Univ. Nac. La Plata. Obra del Cincuentenario **2**: 63-94.

- Simpson, G.G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceeding of the American Philosophical Society*, **83**: 649-709.
- Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a 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. Part 1. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **91**: 1-232.
- Simpson, G.G. 1967. The beginning of the age of mammals in South America. Part 2. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **137**: 1-259.
- Stilwell, J.D. y Zinsmeister, W.J. 1992. Molluscan systematics and biostratigraphy: Lower Tertiary La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Antarctic Research Series*, **55**: 1-152.
- Soria, M. F. 1989a. Notopterna: un nuevo orden de mamíferos ungulados eógenos de América del Sur. Parte I. Los Amilnedwardsiidae. *Ameghiniana* **25**(3): 245-258.
- Soria, M. F. 1988b. Estudios sobre los Astrapotheria (Mammalia) del Paleoceno y el Eoceno. Parte II: Filogenia, origen y relaciones. *Ameghiniana* **25**(1): 47-59.
- Spalletti, I. A. y Mazzoni, M. M. 1977. Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado en el Sudeste del lago Colhué Huapi, Pcia. de Chubut. *Obra Centenario Museo de La Plata* 4: 261-283.
- Szalay, F.S. 1982. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. En: Carnivorous Marsupials. Archer M. (ed.) Pp. 612-640. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, Australia.
- Tejedor, M. F., Goin, F. J., Gelfo, J. N., López, G., Bond, M., Carlini A. A., Scillato-Yané, G. J., Woodburne, M., Chornogubsky, L., Aragón, E., Reguero, M., Czaplewski, N., Vincon, S., Martin, G. y Ciancio, M. 2009. New Early Eocene Mammalian Fauna From Western Patagonia, Argentina. *American Museum Novitates*, **3638**: 1-43.
- Tournouër. M. A. 1903. Note sur la géologie et la paléontologie de la Patagonie. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Ser. **4**(3): 463-473.
- Troncoso, A.; Romero, E.J. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. En: Congreso

- Latinoamericano de Botánica Fortunato, No. 6, Proceedings. R.; Bacigalupo, N. (eds.).Pp. 149-172. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, Vol. 68.
- Vizcaíno, S. F., Reguero, M. A., Goin, F. J., Tambussi, C. P., y Noriega, J. I. 1998. Community structure of Eocene terrestrial vertebrates from Antarctic Peninsula. En: Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica. Casadío, S. (ed.) Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial **5**: 177-183.
- Vucetich, M.G., Vieytes, E.C., Kramarz, A. y Carlini, A.A. 2005. Los roedores caviomorfos de Gran Barranca: aportes bioestratigráficos y paleoambientales. XVI Congreso Geológico Argentino (La Plata), Actas **4**: 413-414.
- Woodburne, M.O. y Zinsmeister, W.J. 1982. Fossil land mammal from Antarctica. *Antarctic Science*, **218**: 284-286.
- Woodburne, M.O. y Zinsmeister, W.J. 1984. The first land mammal from Antarctica and its biogeographic implications. *Journal of Paleontology*, **58**(4): 913-948.
- Wilf, P., Cúneo, N. R., Johnson, K. R., Hicks, J. F. , Wing, S. L. y Obradovich, J. D. 2003. High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* **300**: 122–125.
- Wilf P., Johnson, K. R., Cúneo, N. R., Smith, M.E., Singer, B.S. y Gandolfo, M.A. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* **165**: 634–650.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**: 686-693.
- Zamaloa, M. C., Gandolfo, M. A., González, C. C., Romero, E. J., Cúneo, N. R. y Wilf P. 2006. Casuarinaceae from the Eocene of Patagonia, Argentina. *International Journal of Plant Sciences* **167**: 1279–1289.
- Zinsmeister, W.J. 1979. Biogeographic significance of the late Mesozoic and early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. En: *Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment*. Gray, J. y Boucot, A. (eds.).Pp. 349-355. Oregon State University.

Zimicz, A. N. 2004. Paleoecología y extinción de los marsupiales con dentición plagiaulacoide de América del Sur: un estudio basado en los cambios en el tamaño corporal. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Facultad de Ciencias Naturales. Puerto Madryn.



El anexo fue retirado a pedido del autor

At author's request appendices have been withdrawn