

UCH-F.C.
MAG-B
B933
C.1

**LOS MAMÍFEROS FÓSILES DE PAMPA GUADAL, REGIÓN
DE AYSÉN, CHILE**

Tesis

Entregada A La

Universidad De Chile

En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos

Para Optar Al Grado De

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

Karina Elena Buldrini Oviedo

Marzo, 2017

Director de Tesis Dr: Michel Sallaberry Ayerza

Co-Director de Tesis: Enrique Bostelmann Torrealba

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata.

Karina Elena Buldrini Oviedo

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 27 de diciembre de 2016.

Director de Tesis:

Dr. Michel Sallaberry



.....

Co-Director de Tesis

Juan Enrique Bostelmann



.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Patricio Moreno

Dr. Alexander Vargas



.....

Esta tesis está dedicada a mi Nona que me enseñó el valor de perseguir los sueños y derribar barreras. También a mis padres M^a Beatriz Oviedo y Horacio Buldrini D'Ottone por comprender y apoyar mi curiosidad científica.

e
r
l k
s

r
r j
x

r
x
r

r l

[
r

;

Agradecimientos

En primer lugar, quisiera agradecer a mi familia: a mis padres y hermanos por su apoyo incondicional, y afecto infinito; a mis sobrinas por su alegría y hermosa forma de ver la vida. También a Sergio por ser un pilar fundamental de apoyo emocional e intelectual.

También a mis tutores Michel y Enrique por no darse por vencidos conmigo y siempre creer en que algún día lo lograría. A Michel por sus comentarios positivos y sus retos cariñosos. A Enrique por sus críticas y motivación constante a dar más de mí; también por su sabiduría y amistad, y por tener siempre las palabras precisas en el momento justo.

A mis amigos Pauli, Nico y Vale por su cariño y alegría, y por ser tan lindas personas. A la Naty por su carisma y bondad, y por las largas conversaciones de la vida. A los 'Muebles' por su buena onda y su sentido del humor. A Juanito por su pasión por enseñar, y su talento para escuchar. A Jhonatan por su apoyo moral, y las tantas conversaciones de sufrimiento por la tesis. A Raúl por su inigualable simpatía y siempre buena disposición a ayudar. A Hermann y Edwin por su alegría y entusiasmo, y los sobrenombres y palabras inventadas en mi honor. A Tuareg por su sencillez, y por compartir conmigo su conexión con la madre Tierra, y por sus creaciones musicales.

A los voluntarios y paleos del MNHN: A David por darme la oportunidad de ser voluntaria. A Caro por siempre darme palabras de aliento con la tesis. A los PaleoUnabs por las tardes de risas en el Museo; a Paula y Nataly por los té y buenas conversaciones.

A los Paleosuchus por darme la posibilidad de trabajar con ellos, y de conocer a las personas que hay detrás de ellos como profesionales. A Anita por su amor, y perseverancia por alcanzar sus metas; a Otero por su pasión por la paleo; a Sara por su sentido del humor y apoyo moral; a Coni por su dulzura, constante preocupación por mi bienestar, y las largas conversaciones en terreno y en la vida.

A Jacobus Le Roux por su buena disposición y apoyo en este trabajo. A mi comisión evaluadora por sus aportes y comentarios. Finalmente, a CONICYT por el financiamiento a través de la Beca de Magister Nacional. A todos ustedes... ¡¡MUCHAS GRACIAS!!

Índice

Resumen	1
1. Introducción	3
1.1 Marco general	3
1.1.1 Edades Mamífero Sudamericanas (SALMA's)	6
1.1.2 La Edad Mamífero Santacruceño	8
1.2 Antecedentes previos del área de estudio	11
2 Hipótesis y Objetivos	17
2.1 Hipótesis de trabajo	17
2.2 Objetivos	17
2.2.1 Objetivos generales	17
2.2.2 Objetivos específicos	17
3 Materiales y Métodos	19
3.1 Métodos de obtención de datos	19
3.1.1 Datos geológicos y estratigráficos	18
3.1.1.1 Datación U-Pb de circones	20
3.1.2 Contenido fósil	20
3.1.3 Análisis Faunístico	22
3.1.3.1 Tratamiento estadístico de los datos	22
3.2 Abreviaturas	24
3.2.1 Institucionales	24
3.2.2 Geológicos	25
3.3 Nomenclatura	25
3.3.1 Propuesta de nomenclatura craneal y mandibular	25
3.3.2 Propuesta de nomenclatura dental	27
3.3.2.1 Nomenclatura dental en ungulados	30
3.3.2.2 Nomenclatura dental en roedores	31
3.3.3 Propuesta de nomenclatura para osteodermos de Xenartha	32

4 Resultados	33
4.1 Ubicación y zona de estudio	33
4.2 Geología y Estratigrafía	34
4.2.1 Formación Guadal	34
4.2.2 Formación Santa Cruz	37
4.2.2.1 Columna estratigráfica	41
4.2.2.2 Geocronología	46
4.2.2.3 Localidades fosilíferas	51
4.3 Sistemática Paleontológica	53
4.4 Composición del ensamble de mamíferos fósiles de Pampa Guadal	125
4.5 Análisis faunístico	126
5 Discusión	129
5.1 Geocronología	129
5.2 Ambiente deposicional	130
5.3 Asociación faunística	132
5.3.1 Santacrucense típico	133
5.3.2 Notohippidense	134
5.3.3 "Pintureense"	135
5.4 Paleoambiente	136
6 Conclusiones	139
7 Referencias	140
Listado de Tablas	iv
Listado de Figuras	iv

ANEXO 1. Localidades incluidas en el análisis faunístico y su composición taxonómica.

Listado de tablas

Tabla 1. Edades mamífero sudamericanas (SALMA's) del Mioceno.....	7
Tabla 2. Detalle de localidades fosilíferas en Pampa Guadal.....	52
Tabla 3. Medidas en milímetros de los molares de SGO.PV.21076.....	91
Tabla 4. Medidas de las piezas dentales SGO.PV.21036 y SGO.PV.21037.....	108
Tabla 5. Listado de la fauna de mamíferos fósiles presente en Pampa Guadal.....	125
Tabla 6. Resultados del análisis de PERMANOVA.....	127

Listado de figuras

Figura 1. Mapa de la provincia de Santa Cruz (Argentina) con localidades de la Fm. Santa Cruz.....	5
Figura 2. Mapa de ubicación de la zona de estudio. A) Mapa de Chile; B) Región de Aysén; C) Meseta Guadal.....	13
Figura 3. Sección estratigráfica de la "Guadal Mesa"	13
Figura 4. Nomenclatura craneal <i>Miocochilius anomopodus</i> . A) Vista lateral esquemática del cráneo y mandíbula. B) Vista Palatal del cráneo. C) Vista oclusal de la mandíbula.....	26
Figura 5. Nomenclatura mandibular: A) Vista externa; B) Vista interna.....	27
Figura 6. Terminología referente a la orientación en los molares de los mamíferos. A) Vista Palatal. B) I1 y M1 en vista oclusal	29
Figura 7. Nomenclatura dental utilizada para los molares de ungulados. A) Molar superior derecho. B) Molar inferior izquierdo.....	30
Figura 8a. Nomenclatura dental utilizada para los molares de roedores.....	31
Figura 8b. Nomenclatura dental utilizada para los molares euhipsodonte de roedores eocárdidos.....	31
Figura 9. Nomenclatura utilizada para los osteodermos de cingulados. A) Osteodermo de Glyptodontidae. B) Placas fija y móvil de un Dasypodidae.....	32
Figura 10. Pampa Guadal. A: Vista hacia el norte de la ladera occidental de la meseta. B: Vista hacia el noreste de la meseta.	35

Figura 11. Contenido fósil de la Fm. Guadal en la localidad de Pampa Guadal.....	37
Figura 12. Vista hacia el sur del afloramiento. A) Vista general. B) Perfil esquemático del flanco occidental del sinclinal Las Dunas.....	39
Figura 13. Litologías observadas en niveles de la Fm. Santa Cruz.....	40
Figura 14. Estructuras sedimentarias observadas en terreno para niveles de la Fm. Santa Cruz en Pampa Guadal. A) Estratificación cruzada en artesa de bajo ángulo; B) estratificación paralela.	40
Figura 15. Horizonte piroclástico identificado como nivel guía.	43
Figura 16. Columna estratigráfica Formación Santa Cruz en la localidad de Pampa Guadal, ladera oriental.....	44
Figura 17. Puntos de toma de muestras de roca para geocronología.....	48
Figura 18. Diagrama de probabilidad relativa (línea roja) e histograma (barras) de las edades U-Pb obtenidas en la totalidad de los circones detríticos de las muestras de roca. A) PG0202-1; B) PG0203-1.	49
Figura 19. Diagrama de probabilidad relativa (línea roja) e histograma (barras) de las edades U-Pb obtenidas en la totalidad de los circones detríticos de las muestras de roca. A) PG0205-1; B) PG0206-1.	50
Figura 20. Mapa de distribución de localidades fosilíferas en Pampa Guadal.....	51
Figura 22. SGO.PV.21033 A) Vista Labial; B) Vista lingual; C) Vista oclusal; D) Esquema del molar en vista oclusal.....	56
Figura 23. Distribución de tamaño de las especies santacrucenses de <i>Palaeothentes</i> a partir de la relación entre el largo y el ancho del m1.....	56
Figura 24. <i>Stenotatus planus</i> . A) placas fijas; B) placas móviles.....	59
Figura 25. A) <i>Proeutatus carinatus</i> ; B) <i>Proeutatus oenophorum</i> : placa móvil	61
Figura 26. SGO.PV.21009. Varios fragmentos de una coraza de Propalaeophophoriinae indet.....	63
Figura 27. Propalaeophophoriinae indet. A-B) SGO.PV.21011: Dos fragmentos. C) SGO.PV.21025. D-G) SGO.PV.21016; H) SGO.PV.21027; I) SGO.PV.21002; J) SGO.PV.21022.....	65
Figura 28. Megatherioidea indet. SGO.PV.21035.....	66

Figura 29. SGO.PV.21007 Porción de rama mandibular derecha de <i>Astrapotherium magnum</i> y dos caninos inferiores asociados.....	70
Figura 30. <i>Adinotherium</i> sp. A-B) SGO.PV.21079: Vista oclusal de los premolares P4? Y P3? Respectivamente. C) SGO.PV.21069: Fragmento maxilar derecho con M2-M3.....	73
Figura 31. <i>Nesodon imbricatus</i> . A) SGO.PV.21005 M2; B) SGO.PV.21005 ; C) SGO.PV.21072; D) SGO.PV.21001; E) SGO.PV.21080.....	77
Figura 32. Nesodontinae indet cf. <i>Nesodon</i> . A) SGO.PV.21083; B) SGO.PV.21082; C) SGO.PV.21070; D) SGO.PV.21070	79
Figura 33. <i>Protyotherium australe</i> . A) SGO.PV.21061; B) SGO.PV.21090. C) SGO.PV.21064 D) SGO.PV.21066 E) SGO.PV.21096 F) SGO.PV.21086 G) SGO.PV.21060 H) SGO.PV.21085. I) SGO.PV.21065.....	86
Figura 34. <i>Interatherium robustum</i> . A) SGO.PV.21084; B) SGO.PV.21076; C) SGO.PV.21063; D) SGO.PV.21091	92
Figura 35. Interatheriinae indet A) SGO.PV.21095; B) SGO.PV.21088; C) SGO.PV.21077; D) SGO.PV.21075; E) SGO.PV.21068; F) SGO.PV.21067; G) SGO.PV.21093; H) SGO.PV.21096.....	96
Figura 36. <i>Hegetotherium mirabile</i> . A) SGO.PV.21099; B) SGO.PV.21087; C) SGO.PV.21058; D) SGO.PV.21089; E) SGO.PV.21074, molar aislado; F) SGO.PV.21074, sínfisis; G) SGO.PV.21078; H) SGO.PV.21056; I) SGO.PV.21056; J) SGO.PV.21057; K) SGO.PV.21057	101
Figura 37. Protheroteriinae indet SGO.PV.21054 (A-C) A) Vista labial; B) Vista oclusal; C) Vista lingual; SGO.PV.21053 (D-F) D) Vista labial; E) Vista oclusal; F) Vista lingual.....	104
Figura 38. "Eocardia" montana. SGO.PV.21036: M3 aislado. A) Vista lingual; B) Vista oclusal.....	109
Figura 39. <i>Neoreomys australis</i> . A) SGO.PV.21040 Vista oclusal; A') vista labial; B) SGO.PV.21041, vista oclusal; B') vista labial; C) SGO.PV.21042, vista oclusal; D) SGO.PV.21043, vista lingual; E) SGO.PV.21044, vista oclusal.....	117
Figura 40. <i>Neoreomys australis</i> . A) SGO.PV.21045, vista oclusal; B) SGO.PV.21046, vista oclusal; C) SGO.PV.21049, vista oclusal.....	118
Figura 41. <i>Sciamys principalis</i> . SGO.PV.21038 A), vista oclusal; B) vista lingual.....	121
Figura 42. <i>Acarechimys minutissimus</i> . SGO.PV.21039, vista oclusal.....	121
Figura 43. Resultados del análisis de agrupamiento.....	128

Abstract

Pampa Guadal is a plateau of nearly 3 km long and 1 km wide, with small ravines that exposes important fossiliferous levels. A stratigraphic column (75 m) was performed on its eastern slope, recognizing mainly sandstones and limolites facies, associated with flood plains; the fluvial system represents an up section change from an anastomosing river to a later meandering system in the upper half of the section. Radiometric dating indicates an U-Pb ages (YMP) of 18.41 ± 0.24 ma on the base of the section, and 17.50 ± 0.17 ma on the top, which is consistent with the age of other Patagonian localities of the Santa Cruz Formation.

The fossil mammal assemblage from Pampa Guadal is composed by 7 orders, 13 families and 16 genera. The Metatheria are represented only by *Palaeothentes intermedius* (Paucituberculata: Palaeothentidae). Within the Superorder Xenarthra is recorded one Pilosa (Megatheroidea indet), and two families of Cingulata: Dasypodidae (represented by *Stenotatus planus*, *Proeutatus carinatus* and *P. oenophorum*) and Glyptodontidae (Propalaeohoplophorinae indet.). The Ungulates are represented by *Astrapotherium magnum* (Astrapotheria: Astrapotheriidae), Proterotheriidae (Litopterna), and several notoungulates; within the last order we found remains of *Nesodon imbricatus* and *Adinotherium ovinum* (Toxodontidae), *Hegetotherium mirabile* (Hegetotheriidae), *Protypotherium australe* and *Interatherium robustum* (Interatheriidae), being this last family the most abundant of the group. Rodentia are represented by "*Eocardia*" *montana* (Eocardiidae),

Neoreomys australis (Dasyproctidae), *Sciamys principalis* (Acaremyidae) and *Acarechimys minutissimus* (Echimyidae).

The fossil fauna from Pampa Guadal is represented by an herbivore set of mammals with several inferred ecological habits. However, further integrative paleoambiental studies are needed for establish the environment in which this organisms were developed.

For testing the study hypothesis we compare the composition of the faunas of Pampa Guadal with other South American fossil localities, using a cluster analysis, with SIMPROF test and a PERMANOVA. The results indicate that Pampa Guadal fauna is not significantly different from their neighbor Pampa Castillo, and both were grouped with the Atlantic coastal localities of the Santa Cruz Formation, supporting the typical Santacrucian nature of this fauna. Thereby, the hypothesis that Pampa Guadal is a typical Santacrucian assemblage is accepted, unlike the other Andean localities of the Santa Cruz Formation at Patagonia that shows different faunal composition.

These results have an important implicance on the biogeographic scenario at the early Miocene in Patagonia, because indicate that de differences on the fauna between western and eastern localities of the Santa Cruz Formation responds not only to a latitudinal phenomenon. This suggests that some isolation factor, like the altitudinal, could be causing the differences observed.

Resumen

Pampa Guadal es una meseta de ~ 3 km de largo y 1 km de ancho, con pequeñas quebradas que dejan expuestos importantes niveles fosilíferos. Se elaboró una columna estratigráfica de 175 metros en su ladera oriental, reconociendo principalmente Facies de areniscas y limolitas macizas, asociadas a planicies de inundación; la interpretación de las litofacies sugieren un paso de ríos anastomosados - en el tercio inferior de la sección- a uno meandriforme en el tercio superior. Dataciones radiométricas U-Pb en circones detríticos arrojan una edad (promedio de los circones más jóvenes (YMP)) de $18,41 \pm 0,24$ ma para la base de la sección, y $17,50 \pm 0,17$ ma para el techo, lo que es consistente con la edad de la Fm. Santa Cruz en otras localidades patagónicas.

El ensamble de mamíferos fósiles de Pampa Guadal está compuesto por 7 órdenes, 13 familias y 16 géneros. Los metaterios están representados únicamente por *Palaeothentes intermedius* (Paucituberculata: Palaeothentidae). Dentro del Superorden Xenarthra se registró un Megateroidea indeterminado (Pilosa), y cingulados de las familias Dasypodidae (*Stenotatus planus*, *Proeutatus carinatus* y *P. oenophorum*) y Glyptodontidae (Propalaehoplophorinae indet.). Los ungulados están representados por *Astrapotherium magnum* (Astrapotheria: Astrapotheriidae), dos Proterotheriidae indet. (Litopterna) y abundantes notoungulados; dentro de este último orden se encuentran restos de *Nesodon imbricatus* y *Adinotherium ovinum* (Toxodontidae), *Hegetotherium mirabile* (Hegetotheriidae), *Protypotherium australe* e *Interatherium robustum* (Interatheriidae), siendo estos últimos los más abundantes dentro del grupo.

Los roedores están representados por "*Eocardia*" *montana* (Eocardiidae), *Neoreomys australis* (Dasyproctidae), *Sciamys principalis* (Acaremyidae) y *Acarechimys minutissimus* (Echimyidae).

La fauna de mamíferos fósiles de Pampa Guadal, está representada por un conjunto de herbívoros de diversos hábitos ecológicos inferidos, siendo necesarios más estudios paleoambientales integrativos para establecer el ambiente en que se desarrollaban estos organismos.

Con el fin de poner a prueba la hipótesis de trabajo se comparó la composición de las faunas de Pampa Guadal y otras localidades sudamericanas, mediante un análisis de conglomerados, con prueba SIMPROF y un PERMANOVA. Como resultado de este análisis se obtuvo que la fauna de Pampa Guadal no es significativamente diferente a la localidad aledaña, Pampa Castillo, y que ambas quedan agrupadas con las localidades atlánticas de la Fm. Santa Cruz, corroborando el carácter típicamente santacrucense de esta fauna. De este modo, se acepta la hipótesis de que la fauna de Pampa Guadal constituye un ensamble típico Santacrucense, a diferencia de lo observado en otras localidades andinas de la Fm. Santa Cruz en la Patagonia.

Estos resultados tienen una gran implicancia en el escenario biogeográfico del Mioceno temprano en Patagonia, ya que muestran que las diferencias observadas en la composición faunística de las localidades andinas y costeras de la Fm. Santa Cruz, no responden únicamente a un fenómeno latitudinal, sugiriendo la existencia de alguna barrera geográfica- como altitudinal- que genere las diferencias observadas.

1. INTRODUCCION

1.1 Marco general

El estudio de los depósitos continentales de la Formación Santa Cruz (Ameghino, 1899), ha sido ampliamente abarcado especialmente en Patagonia Argentina. El interés sobre esta unidad recae en su alto contenido fosilífero, la diversidad faunística que representa, y la exquisitez en la preservación de los restos. Estos atributos atrajeron desde finales del siglo XIX a diversos investigadores (Ameghino, Riggs, Hatcher, entre otros) que con sus trabajos han contribuido al entendimiento de la paleontología y bioestratigrafía de estos yacimientos. Más recientemente se han abarcado aspectos sedimentológicos (Bown y Fleagle, 1993; Tauber, 1994; Matheos & Raigemborn, 2012; Raigemborn et al., 2015; Fernícola et al., 2015) los cuales han permitido interpretar el ambiente de depositación de la Formación Santa Cruz, en un contexto regional, tectónico y geográfico.

Los primeros restos fósiles provenientes de esta formación fueron colectados en la década de 1840 por el Capitán Bartholomew Sullivan, los cuales fueron enviados a Charles Darwin quien se los facilitó a Richard Owen para su estudio (Vizcaíno et al., 2012a). Estas actividades incrementaron el interés en la zona, generándose una serie de expediciones, entre las que destacan las realizadas por Carlos Ameghino, a partir de la década de 1880.

Importantes estudios de la Formación Santa Cruz fueron realizados por Florentino Ameghino, a partir de las muestras y datos geológicos colectados por su hermano Carlos en distintas localidades de la Provincia de Santa Cruz. Ameghino describió su "formación santacruceña" a partir del contenido fosilífero, y no de la litología, por lo que no corresponde con la definición formal actual de una formación geológica. En esta "formación santacruceña", Ameghino reconoce dos pisos: el subpatagónico (que representa ambientes marinos) y el piso santacruceño (terrestre o subaéreo, con numerosos fósiles principalmente de mamíferos). Este "*piso santacruceño*" es equivalente a lo que hoy se entiende por Formación Santa Cruz (Marshall, 1976).

Las propuestas de Ameghino, referentes a la edad de los depósitos, estimularon a William B. Scott a realizar expediciones para coleccionar fósiles en niveles santacruceses, a cargo de John Bell Hatcher.

Recientemente, diversos autores han desarrollado estudios geo-paleontológicos de varias localidades atlánticas de la Fm. Santa Cruz, en la Provincia de Santa Cruz, República Argentina (Marshall, 1976; Marshall et al., 1983, 1986; Tauber, 1999; Fleagle et al., 2012; Matheos & Raigemborn, 2012). En estos trabajos se describe una fauna diversa y abundante de ungulados sudamericanos (Notoungulata, Litopterna y Astrapotheria), roedores histricognatos, xenartros (Cingulata y Pilosa), marsupiales (Microbiotheria, Paucituberculata y Sparassodonta), primates platirrininos, aves, anfibios y esquamatos.

¹ En trabajos posteriores publicados en francés, Ameghino se refiere a la *formación santacruceña* como “*formation Santacruzienne*” y al *piso santacruceño* como “*etáge santacruzien*”.

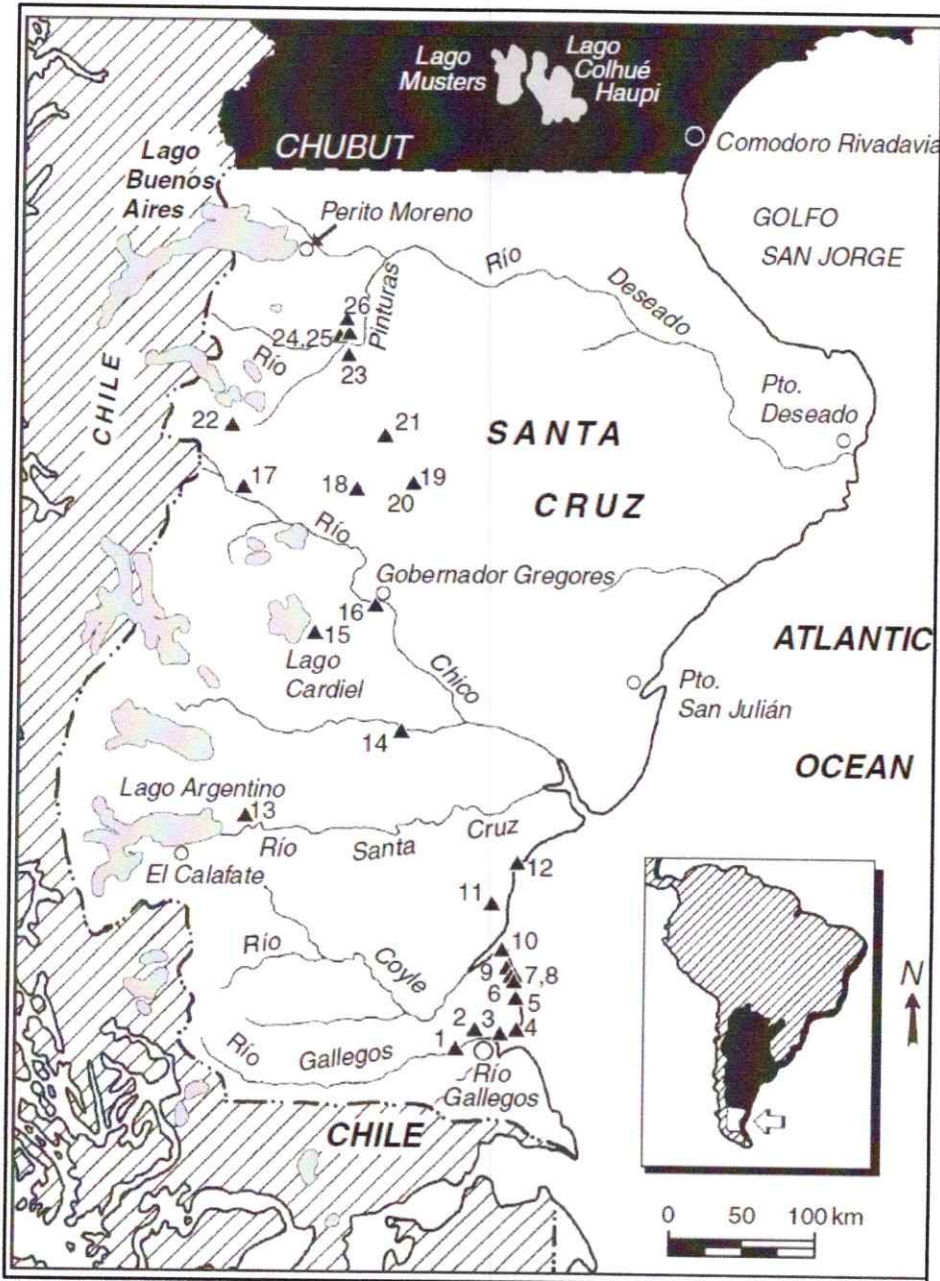


Figura 1. Mapa de la provincia de Santa Cruz (Argentina) con localidades de la Fm. Santa Cruz. (Tomado de Fleagle *et al.*, 2012; los números corresponden a los mencionados en el texto del trabajo citado)

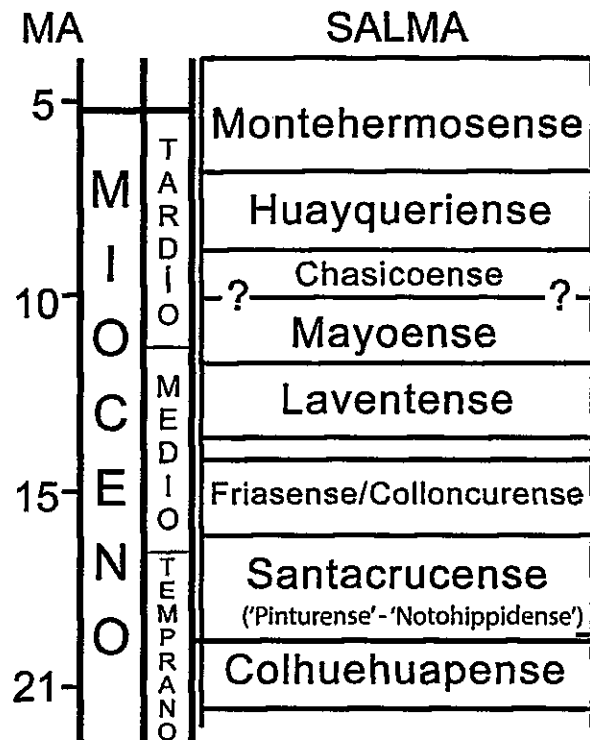
1.1.1 Edades Mamífero Sudamericanas (SALMA's)

Las edades-mamífero o SALMA's (South American Land Mammal Ages) por su sigla en inglés, son unidades biocronológicas ampliamente utilizadas para asignar edades relativas a yacimientos del Cenozoico y parte del Cretácico. Se define una "edad-mamífero" como una asociación única de taxa que han existido durante un intervalo restringido del tiempo geológico; se las reconoce sobre la base del grado evolutivo de los taxa que la integran, por los cambios en las asociaciones a través del tiempo, así como por la primera y última ocurrencia de un taxón (Ortiz-Jaureguizar, 1996).

Florentino Ameghino propuso una serie de *étages* o pisos, agrupadas en formaciones, las cuales representaban unidades de tiempo caracterizadas a partir de su composición faunística (Cione y Tonni, 1995). Posteriormente, Kraglievich (1930, 1934) adopta la propuesta de Ameghino, estableciendo equivalencias entre *formations* y "Ciclo Faunístico", y *étage* con fauna y fáunulas u horizontes. Luego, Simpson (1940) compila y sintetiza los conocimientos que se tienen sobre las unidades portadoras de mamíferos fósiles de Sudamérica, tomando las ideas de Ameghino y Kraglievich, ordenando las unidades bajo criterios litológicos y temporales. Pascual et al., (1965) proponen el primer esquema de edades mamífero sudamericanas (SALMA's) como contraparte a los NALMA's (North American Land Mammals Ages) de Norteamérica (Savage, 1962). De este modo, se establece un arreglo biocronológico que brinda una escala temporal relativa para el

Cenozoico continental sudamericano. El esquema original de los SALMA's ha sido ajustado y modificado por diversos autores (Pascual & Odreman Rivas, 1973; Marshall et al., 1983, y otros), en base a nuevos antecedentes y/o interpretaciones.

Tabla 1. Edades mamífero sudamericanas (SALMA's) del Mioceno. Modificado de Croft *et al.*, 2009



1.1.2 La Edad Mamífero Santacrucense

La Edad Mamífero Santacrucense es uno de los intervalos faunísticos mejor conocidos. Fue descrito inicialmente por Florentino Ameghino como "piso santacruceño" en las barrancas del Río Santa Cruz (Fernicola et al., 2015). Forma parte del Ciclo Faunístico Patagónico el cual abarca las faunas Deseadense, Colhuehuapense y Santacrucense; dentro de este Ciclo se reconoce el Subciclo Pansantacrucense, el cual incluye al Colhuehuapense y al Santacrucense y las faunas intermedias ("Notohippidense" y "Pinturense").

El ensamble Santacrucense representa la fauna y flora continental más austral del lapsus conocido como el MMCO (Mid-Miocene Climatic Optimum), y marca un peak de diversificación ocurrida entre la llegada de los Roedores y Primates (Eoceno medio) y la llegada de inmigrantes norteamericanos (Gran intercambio Biótico Americano) que habría comenzado en el Mioceno tardío cuando Sudamérica comenzó a establecer contacto con América Central y del Norte (Montes *et al.*, 2015). Dataciones radiométricas y correlaciones tefroestratigráficas en localidades como Corriguen Aike, Monte León y Cerro Observatorio, indican una edad de 17,8 a 16 ma para la Fm. Santa Cruz en estos depósitos (Perkins et al., 2012), acotando a este lapso temporal la extensión de la fauna típica Santacrucense (Marshall *et al.*, 1986; Bown y Fleagle, 1993; Fleagle *et al.*, 1995; Tejedor *et al.*, 2006; Parras *et al.*, 2012; Perkins *et al.*, 2012). Sin embargo, algunos autores (Ameghino, 1906; Kraglievich, 1939; Castellanos, 1937; Bown y Fleagle, 1993;

Kramarz y Bellosi, 2005; Kramarz *et al.*, 2010) sugieren que la edad mamífero santacrucense podría extenderse a etapas más antiguas (“Pinturense” y “Notohippidiense”), mientras que otros (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall *et al.*, 1983; Pascual *et al.*, 1985, 1996) las han considerado tradicionalmente como variaciones locales de la fauna Santacrucenses.

En Chile se ha propuesto una edad Santacrucense para: la fauna de Chucal, de la Fm. Chucal en la Región de Arica y Parinacota (Croft *et al.*, 2004, 2007); la fauna de la Fm. Río Frías en Alto Río Cisnes, Región de Aysén (Ameghino, 1906; Roth, 1908; Kraglievich, 1930; Marshall, 1990; Marshall y Salinas, 1990a; Flynn y Swisher, 1995); la fauna de Pampa Castillo en la Región de Aysén (Flynn *et al.*, 2002; De la Cruz y Suárez, 2006); la fauna de Sierra Baguales, Fm. Santa Cruz, Región de Magallanes (Bostelmann *et al.*, 2013); y para algunos hallazgos aislados asignados a la Fm. Palomares, en las localidades de Laguna del Toro, Lago Blanco y Tierra del Fuego, en la Región de Magallanes (Keidel y Hemmer, 1931; Decat y Pomeyrol, 1931; Hemmer, 1935a; Simpson, 1941; González y Tapia 1952; Marshall y Salinas, 1990b).

Si bien la fauna proveniente de Pampa Castillo se ha relacionado con la edad mamífero Santacrucense (De La Cruz y Suárez, 2006), Chick *et al.* (2010) sugiere una edad potencialmente “Pinturense” para la fauna de Pampa Castillo, a partir del estado evolutivo del ensamble de roedores fósiles. Sin embargo, la composición particular de esta fauna, junto a las dataciones radiométricas de la Fm. Río Frías,

sugiere que este ensamble representaría una edad mamífero más joven, denominada Friasense, la cual sería equivalente al Colloncureense (Bostelmann com. Pers.) descrita para la Fm. Collón Curá de Patagonia Argentina y Fm. Nazareno en Bolivia.

1.2 Antecedentes previos del área de estudio

El estudio del área de Pampa Guadal ha sido abarcado en el marco de los estudios geológicos efectuados para la región Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo (Heim, 1940; De la Cruz y Suárez, 2006; Niemeyer, 1975). El área Puerto Guadal-Puerto Sánchez se ubica entre los 46°30'- 47°00'S y 72°20'- 73°00'O (Figura 2). La meseta Guadal (Figura 2 y 3) se extiende entre el río Las Dunas/San Martín y el río Las Horquetas, y tiene una altura entre 1000 y 1300 m. La atraviesan los ríos Las Horquetas, Las Dunas/San Martín, de Los Maquis, Catalán, El Manzano, del Aserradero Quemado y Furioso, los cuales escurren por valles profundos y estrechos. La meseta, conocida localmente como "Pampa Cosmelli", representa una depresión tectónica limitada por fallas normales que la separan de la Cordillera Andina y del Macizo Montañoso Central (Niemeyer, 1975).

Los primeros estudios y descripciones de la meseta fueron realizadas por Heim, en la década de los 40's, quien se refirió a la zona como "Mesa Guadal Formation" (Figura 3). Heim reconoce el Terciario en la zona de la Meseta Guadal, y la divide en 2 unidades: una sección inferior de unos 200 metros de potencia, con niveles conglomerádicos en la base, y niveles fosilíferos hacia el techo; y una sección superior, de aproximadamente 1000 metros de potencia, compuesta de lutitas bien estratificadas de colores grises y violetas, con niveles arenosos.

Heim (1940) menciona una localidad altamente fosilífera en el *plateau* de 1250 m, cerca de 14 km al SSE de Guadal (Figura 3). Describe una unidad de

areniscas y limolita altamente glauconítica de 12 a 15 metros, con abundante contenido fósil, que incluyen bivalvos (*Ostrea ingens*, *Venus* cf. *darwini* o *Dosinia burmeisteri*, *Panopaea* spp. y *Pecten* sp.), gastrópodos (*Turritella breantiana*, *Turritella ambulacrum*, *Struthiolaria* cf. *ameghinoi*) braquiópodos (*Terebratella dorsata*/*T. patagonica*, *Rhynchonella* cf. *plicigera*). Estos niveles, descritos por Heim, son actualmente considerados pertenecientes a la Fm. Guadal.

Niemeyer (1975) formaliza con el nombre de "Formación Guadal" los niveles marinos del Terciario mencionados por Heim (1940) para la región occidental del Lago General Carrera. Frassinetti & Covacevich (1999) atribuyen como columna tipo de la formación, aquella presentada por Niemeyer en sus trabajos de 1975 y 1984, y describen detalladamente la fauna de invertebrados fósiles de la Formación. En ese trabajo describen una fauna principalmente compuesta por bivalvos y gastrópodos, proveniente de una secuencia de areniscas gris oscuro de la porción superior de la Fm. Guadal, en la localidad de Pampa Castillo (Frassinetti y Covacevich, 1999). Tras el estudio del ensamble de invertebrados marinos fósiles, Frassinetti y Covacevich (1999) proponen una edad Oligoceno Superior-Mioceno inferior para estos niveles.

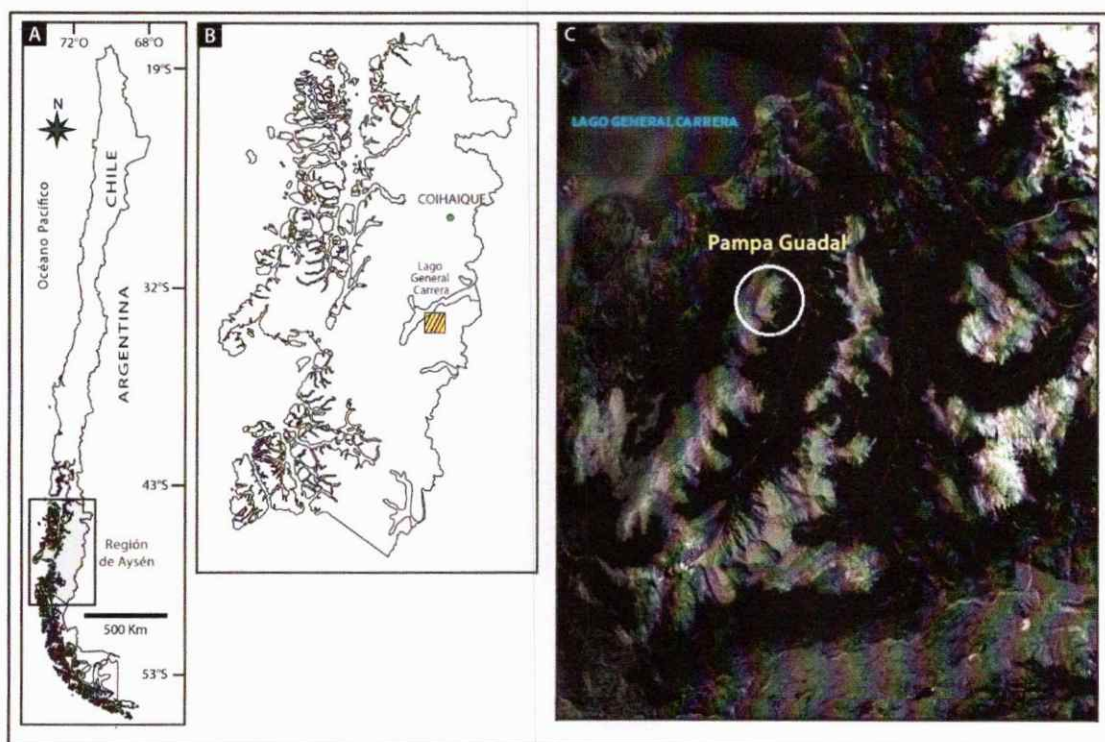


Figura 2. Mapa de ubicación de la zona de estudio. A: Mapa de Chile; en el recuadro se señala la región de Aysén. B: Región de Aysén; en el recuadro amarillo se indica el área de estudio. C: Meseta Guadal; en el círculo se detalla la ubicación de Pampa Guadal.

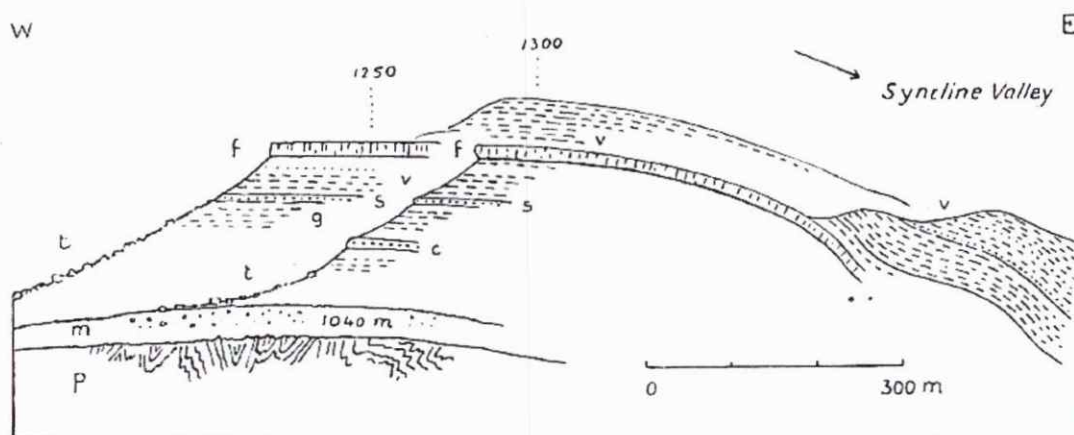


Fig. 10. *Stratigraphic section of Mesa Guadal.*

p = phyllite; c = conglomeratic arkose-sandstone, 12 m; s = sandstone with small pebbles, 2 m; g = gray clay shale; v = violet clay-shale, partly sandy; f = 12–15 m of hard glauconitic sandy limestone full of shallow-water fossils; m = local moraine; t = talus with large blocks

Figura 3. Sección estratigráfica de la "Guadal Mesa" (Tomado de Heim, 1940)

A su vez, Niemeyer (1975) reconoce depósitos terciarios continentales los cuales refiere a Formación Río Zeballos, la cual sería equivalente a la sección superior de Heim. De este modo, consideró Fm. Río Zeballos a los sedimentos continentales que cubren en concordancia a la Fm. Guadal, observado en la Meseta Guadal y en las cercanías de Chile-Chico, y que subyacen en discordancia angular a los basaltos de la Meseta Buenos Aires en la zona al Sur de Chile-Chico. Esta unidad había sido denominada "Grupo Río Zeballos" por Ugarte (1956), para el territorio argentino, en la zona oriental del río Jeinimeni, río Los Antiguos y río Zeballos. Ugarte divide el Grupo Río Zeballos en: Formación Río Jeinimeni, Formación Cerro Boleadoras, y Formación Correntoso; sin embargo, Niemeyer (1975) considera que las formaciones propuestas por Ugarte son unidades muy locales, y que sería más apropiado considerarlas miembros dentro de una formación, para la cual conserva el nombre Río Zeballos.

Flint y su equipo estudian la zona a principio de los 90's, realizando la estratigrafía de la cuenca y definiendo tres formaciones: La primera y más antigua la asignan a Formación San José, que incluye areniscas continentales, esquistos y conglomerados. Sobreyaciendo en concordancia a la Formación San José describen la Formación Guadal, caracterizada por areniscas marinas y estuarinas con abundante contenido fósil. La tercera formación es asignada a Fm. Galera, dominada por areniscas continentales y limolitas (Flint *et al.*, 1994).

Ramos (1982b, 1989) considera que las unidades asignadas a las formaciones Galera y Río Zeballos de Cuenca de Magallanes, al sur del Lago General Carrera/Lago Buenos Aires son todas asignables a la Formación Santa Cruz (como Galera, Río Frías, Río Mayo, Pedregoso), pero que al norte del Lago General Carrera/Buenos Aires, en el embahamiento del Río Mayo, son todas asignables a la Formación Río Frías. Esas conclusiones se basan en parte en similitudes litológicas, y un origen litogenético común inferido.

Flynn y colaboradores (2002), realizan estudios en el área de Pampa Castillo, que se encuentra en la zona sur-oriental de la meseta Cosmelli. En su trabajo se enfocaron en las areniscas continentales de la Fm. Galera (asignadas a Fm. Santa Cruz a partir de la propuesta de Ramos (1982b, 1989)). En su trabajo, Flynn y su equipo coinciden con algunos aspectos propuestos por Ramos (1982b, 1989), sin embargo, proponen considerar los estratos de Pampa Castillo como una Formación innominada, diferente de la Formación Santa Cruz, y de la Formación Río Frías, y posiblemente equivalente a la Formación Río Zeballos.

Los estudios previos realizados en la región constituyen una buena aproximación al entendimiento de la geología de la región continental de Aysén; sin embargo, es necesario realizar estudios más detallados de la estratigrafía y de las correlaciones de las unidades, tanto con otras localidades del territorio nacional, como aquellas expuestas al Este de la Cordillera de Los Andes, que permitan

profundizar en el entendimiento de fenómenos locales y sus relaciones con procesos más globales, en Patagonia. Además, se hace evidente la necesidad del estudio en detalle del contenido fósil de los niveles continentales, los cuales han sido históricamente poco estudiados en Chile. En particular, el estudio de la Formación Santa Cruz en la localidad de Pampa Guadal, ofrece una oportunidad de reconstruir la estructura de una comunidad de mamíferos, con control geográfico y estratigráfico preciso, haciendo posible el establecer correlaciones locales, e inferencias a nivel regional, así como interpretaciones paleoambientales.

3. Hipótesis y Objetivos

3.1 Hipótesis de trabajo

Ho: La composición taxonómica del ensamble faunístico de Pampa Guadal es significativamente distinta a la observada en las localidades atlánticas de la Fm. Santa Cruz, en Patagonia Argentina.

Hi: El ensamble de mamíferos fósiles de Pampa Guadal no se diferencia significativamente de lo observado en las localidades atlánticas de la Fm. Santa Cruz, conformando un ensamble Santacrucense típico.

2.2 Objetivos

2.2.1 Objetivos generales

Caracterizar y describir los atributos taxonómicos del ensamble de mamíferos fósiles de Pampa Guadal, Provincia del General Carrera, Región de Aysén, Chile.

2.2.2 Objetivos específicos

- Estudiar en detalle la morfología de los nuevos materiales colectados, asignándolos a nivel genérico o específico según corresponda.
- Realizar una columna estratigráfica de la zona de estudio.

- Inferir una edad relativa para los depósitos a partir de la correlación biocronológica, bioestratigráfica y cronoestratigráfica.
- Realizar una interpretación paleoambiental a partir del estudio de la ecomorfología de las distintas especies de mamíferos fósiles (autoecología) y la evidencia sedimentológica asociada.
- Comparar la fauna proveniente de Pampa Guadal con colecciones de mamíferos continentales Santacruceses de Argentina (Museo de la Plata, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia") y Chile (Museo Nacional de Historia Natural).
- Comparar la composición de la fauna de mamíferos fósiles de Pampa Guadal con otras localidades sudamericanas, de modo de testear la afinidad biogeográfica del ensamble faunístico de Pampa Guadal, con las otras localidades.

3. Materiales y métodos

3.1 Métodos obtención de datos

3.1.1 Datos geológicos y estratigráficos

Se realizaron tres prospecciones paleontológicas a la zona de Pampa Guadal ubicada entre los 46°30'- 46°45' latitud Sur y 72°30'-72°45' longitud Oeste; se georeferenciaron los hallazgos utilizando tecnología GPS (Garmin GPSMap 62S), registrando las coordenadas en una planilla Excel, junto a la información de la campaña (localidad, fecha, colector) y la identificación taxonómica de cada muestra.

Para identificar los niveles portadores de fósiles, y su disposición en el área de estudio, se elaboró una columna estratigráfica en detalle a una escala 1:200.000. Para ello se midió la disposición de los estratos con brújula Brunton, y el espesor de éstos con cinta métrica, realizando descripciones sistemáticas a lo largo de la columna, para las cuales fueron considerados aspectos litológicos, fosilíferos, granulométricos, cromáticos y sedimentológico-estructurales. Se utilizó la tabla de colores para clasificación de suelos y roca (Munsell 2009) para determinar los colores de los estratos, y facilitar el reconocimiento de las unidades, y su posición en la columna, para futuras campañas o estudios.

Para la elaboración gráfica de la columna estratigráfica se utilizó programas como sedlog y Adobe® Illustrator®, en los que se incorporaron los datos colectados durante las labores de campo. Tanto para las actividades de terreno, como para las interpretaciones geológicas, se recibió el apoyo del Geólogo Raúl Ugalde, de la Universidad de Chile, quien confeccionó las columnas presentadas en esta tesis.

Como marco geológico previo, se utilizó la carta geológica No. 95: Geología del Área Puerto Guadal-Puerto Sánchez, Región de Aisén del General Carlos Ibáñez del Campo (1:100.000) (De La Cruz & Suárez, 2006). También se revisó bibliografía especializada disponible (Heim, 1940; Niemeyer, 1975; De la Cruz *et al.*, 2003).

3.1.1.1 Datación U-Pb de circones

Edades absolutas fueron obtenidas a través de circones detríticos. Para ello se colectaron muestras de ~5 kg. de roca (areniscas medias a gruesas) en cuatro niveles asociados a la columna estratigráfica: a) Techo de la Formación Guadal; b) Base de la Formación Santa Cruz; c) Nivel "el pájaro"; d) Techo de la Formación Santa Cruz.

La separación de circones fue llevada a cabo en el Laboratorio de Preparación de Muestras de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas de la Universidad de Chile, y las dataciones de U-Pb circones realizadas en el Laboratorio de Geocronología del Centro de Excelencia en Geotermia de los Andes (CEGA) de la Universidad de Chile.

3.1.2 Contenido fósil

Se realizaron colectas en superficie del área de estudio, identificando y georreferenciando distintas localidades y niveles fosilíferos. Junto a cada resto colectado se incluyó una etiqueta con la información asociada al proceso de colecta: Localidad, unidad litoestratigráfica, fecha, colector, descripción general de la

muestra, identificación taxonómica preliminar, código de terreno (PG12 y PG14 para las campañas de 2012 y 2014 respectivamente). Esto se representó con números naturales correlativos [ej. PG14-02]].

Los restos fósiles fueron depositados formalmente en la colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Nacional de Historia Natural, bajo el acrónimo SGO.PV.

Para la preparación y limpieza de los restos fósiles se utilizaron pinceles, brochas, gubias y un grabador dremel®. Para el pegado de las partes, y la consolidación se utilizó cianoacrilato (Gotita® y Paleobond®) y Butvar 76 en acetona. Todo el proceso de preparación y limpieza se llevó a cabo en las dependencias del Museo Nacional de Historia Natural, en el Área de Paleontología.

Para la identificación taxonómica de las especies se realizó una revisión bibliográfica de los taxa encontrados en terreno (Paula-Couto, 1979; Cifelli, 1993; Ameghino, 1904, 1906; Kraglievich, 1930, otras). Además se revisaron materiales nacionales depositados en la colección del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) y de instituciones argentinas: el Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN) y el Museo de La Plata (MLP).

Los ejemplares fueron fotografiados con una cámara profesional Reflex T1i, y las figuras se elaboraron con los programas computacionales Adobe® Photoshop® CS5 y Adobe® Illustrator® CS5 y CS6.

Se realizó a partir de la cuantificación de los atributos morfofuncionales específicos de las especies (atributos de la dentición, morfología cráneo-mandibular, índices funcionales, etc.; Croft et al., 2008; Cassini et al., 2011) disponible en la literatura, y de la inferencia generada a partir de las características del registro sedimentario (estructuras y ambientes de depositación), así como de las interpretaciones paleoambientales y paleoecológicas de otros autores (Tauber, 1999; Vizcaíno *et al.*, 2012 a y b).

3.1.3 Análisis Faunístico

3.1.3.1 Tratamiento estadístico de los datos.

Para evaluar las relaciones faunísticas entre el ensamble identificado en Pampa Guadal y otras localidades sudamericanas, se compiló una matriz de 12 faunas con 150 taxa de las distintas localidades. La lista taxonómica (Anexo 1) fue elaborada a partir de la literatura disponible, y actualizada a partir de observaciones personales. Se consideró la categoría taxonómica de género.

La lista incluyó faunas del Oligoceno tardío (Salla), Mioceno temprano (Estancia La Costa, Patagonia Argentina; Puesto Estancia la Costa, Patagonia Argentina; Monte Observación, Patagonia Argentina; Monte León, Patagonia Argentina; Sierra Baguales, Patagonia Chilena; Pampa Castillo, Patagonia Chilena; y Pampa Guadal, Patagonia Chilena), Mioceno medio (Alto Río Cisnes, Patagonia

Chilena) y Mioceno tardío (La Venta, Colombia; Quebrada Honda, Bolivia). Las faunas consideradas en el análisis abarcan las SALMA's Deseadense, 'Notohippidense', Santacrucense, Friasense y Laventense. Además, se incluyó un compilado para el ensamble característico de la Fm. Santa Cruz en Argentina, incluyendo las localidades de Patagonia Argentina ya mencionadas, y otras localidades asignadas a dicha Formación, no incluidas en el presente análisis debido a la escasez de información disponible.

Para cada fauna, se determinó la ausencia (0) o presencia (1) de cada taxón, a partir de las menciones en la literatura especializada.

Utilizando el programa PRIMER-E 6.0 + PERMANOVA (Clarke y Gorley, 2006) se realizó un análisis de agrupamiento (*cluster*) para estimar el grado de similitud entre los ensambles. Se empleó como algoritmo de reunión el "método de los pares ordenados no ponderados usando la media aritmética", o UPGMA por su sigla en inglés (Sokal y Sneath, 1963; Sneath y Sokal, 1974). Además, se aplicó el índice de Sorensen (S8) para el cálculo de las distancias; este índice le otorga doble valor a las dobles presencias, con lo que considera las presencias más informativas que las ausencias*. La significancia en la formación de los grupos de asociaciones en el dendograma se determinó con la prueba SIMPROF (*Similarity Profile Analysis*), la cual realiza una prueba de permutaciones a cada nodo del dendograma, de modo de identificar patrones de asociación significativos en muestras *a priori* no estructuradas (Clarke et al., 2008). Se realizaron 1.000 permutaciones y se estableció un 5% de significancia.

Para testear estadísticamente la matriz de distancias obtenida, se realizó un análisis multivariado de varianzas (PERMANOVA). Este algoritmo permite medir la respuesta simultánea de las variables (localidades) a un determinado factor (SALMA'S), calculando el valor de p en función a permutaciones. Se programó un análisis con 10.000 permutaciones y un 95% de confianza.

* Dado que el registro fósil se caracteriza por ser incompleto, se utilizó el índice de Sorensen para compensar el hecho de que las ausencias pudieran deberse a efectos de muestreo, dándole valores dobles a las dobles presencias y valor normal a las demás condiciones.

3.2 Abreviaturas

3.2.1 Institucionales

- MNHN: Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.
- SGO.PV: Colección de Paleontología de Vertebrados del MNHN.
- MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.
 - MACN-A: Colección Ameghino del MACN.
 - MACN-PV: Colección Santa Cruz del MACN.
- MLP: Museo de La Plata, Ciudad de La Plata, Argentina.

3.2.2 Geológicos

- Fm.: Formación (formal)
- Ma: Millones de años
- SALMA: Edad mamífero sudamericana (South American Land Mammal Age).

3.3 Nomenclatura

3.3.1 Propuesta de nomenclatura craneal y mandibular

Para la descripción de los elementos craneales y mandibulares se siguió la nomenclatura señalada en la figura 4.

La terminología utilizada para las estructuras mandibulares de roedores (Figura 5) se basó en Woods (1972), Woods y Howland (1979) y Wible *et al.* (2005), compilada por Arnal (2011).

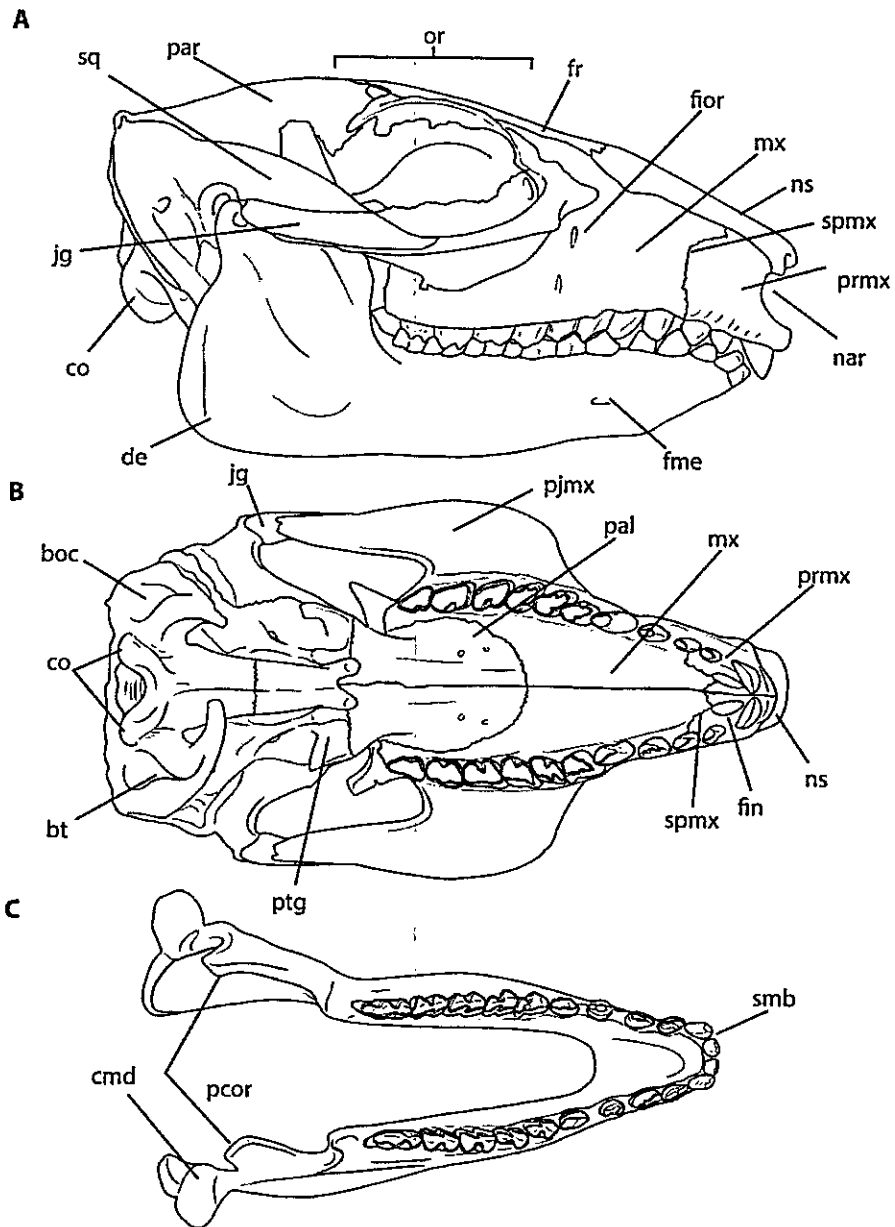


Figura 4. Nomenclatura craneal *Miocochillus anomopodus* (Notoungulata: Interatheriidae). A) Vista lateral esquemática del cráneo y mandíbula. B) Vista Palatal del cráneo. C) Vista oclusal de la mandíbula. Modificado de Stirton, 1953. **Abreviaturas utilizadas:** *boc*, basioccipital; *bt*, bula timpánica; *co*, cóndilo occipital; *cmd*, cóndilo mandibular; *de*, dentario; *fin*, foramen incisivo; *fior*, foramen infraorbitario; *fme*, foramen mentoniano, *fr*, frontal; *fg*, yugal; *mx*, maxila; *nar*, narinas; *ns*, nasal; *or*, órbita; *pal*, palatino; *par*, parietal; *pcor*, proceso coronoides; *prmx*, premaxilar; *ptg*, pterigoides; *smb*, sínfisis mandibular; *spmx*, sutura premaxilo-maxilar; *sq*, escamoso.

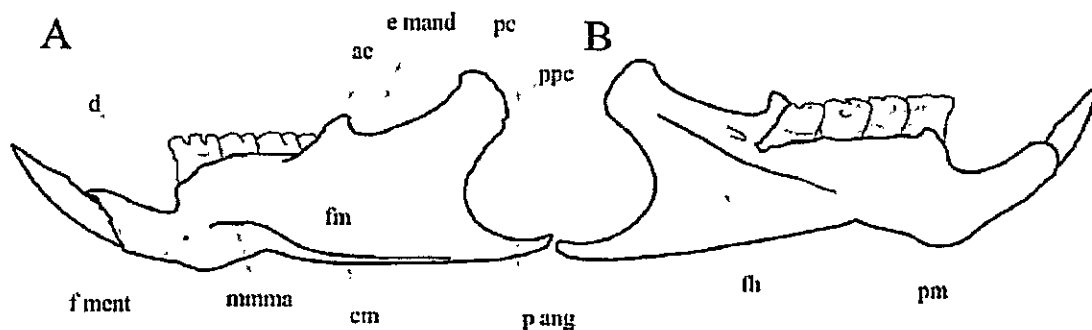


Figura 5. Nomenclatura mandibular: A) Vista externa (labial); B) Vista interna (lingual).

Abreviaturas: *ac*, apófisis coronoides; *cm*, cresta masetérica; *d*, diastema; *e mand*, escotadura mandibular; *fh*, fosa histricognatha; *fm*, fosa masetérica; *fment*, foramen mentoniano; *numma*, muesca para la inserción del músculo masetérico medial, pars anterior; *pang*, proceso angular; *pc*, proceso condilar; *pm*, proceso mentoniano; *ppc*, proceso post-condilar. Tomado de Arnal (2011).

3.3.2 Propuesta de nomenclatura dental

La identificación de las piezas dentales se realizó mediante su letra inicial (I, incisivo; C, canino; P, premolar; M, molar) mayúscula para los elementos de la serie superior, y minúscula para la inferior. Se antepone una "d" cuando se trata de una pieza decidua. La posición de la pieza se indica con un número (Ej. dP4: cuarto premolar superior deciduo; m3: tercer molar inferior)

Para la orientación relativa, y direccionalidad de los elementos dentales se siguió la propuesta de Smith y Dodson (2003) (Figura 6).

Para describir la morfología de los molares se siguió el sistema de nomenclatura propuesto por Osborn (1888) que está basado en el uso de prefijos y sufijos (Figura 7):

1. La terminación “-cono” se utiliza para todas las cúspides primarias de la corona, mientras que el diminutivo “-conúlido” es usado para las cúspulas más pequeñas o intermedias.
2. Las cúspides o elementos periféricos que se desarrollan desde el cingulo, o bordes externos, se distinguen como “-stilos”, con excepción del hipocono.
3. Las crestas transversa y longitudinal, están siempre compuestas por dos o más cúspides y/o estilos, y se reconocen por su terminación “-lofo”.
4. Los prefijos “proto-”, “meta-”, “para-”, “hipo-”, “ento-” hacen referencia a la posición primitiva o al orden del desarrollo en los estados triconodontos y tritubercular*.
5. El sufijo “-id” se utiliza arbitrariamente para distinguir los elementos de los molares inferiores de los superiores (ej. paracono en el molar superior, paracónido en molar inferior).

* Evidencia paleontológica y embriológica (Röse, 1892; Hershkovitz, 1971) ha demostrado que la teoría Cope-Osborn estaba errada al considerar al protocono (y protocónido) como la cúspide más primitiva, homóloga al *cono* reptiliano. Hershkovitz (1971), estudia la secuencia del desarrollo de las cúspides y su calcificación en varios mamíferos, y demuestra que el paracono de los molares superiores y el protocónido de los inferiores son siempre las primeras cúspides

en desarrollarse y calcificarse, por lo que corresponderían al *cono* primitivo reptiliano.

Si bien la homología de las cúspides superiores propuesta por Osborn no es válida, la nomenclatura propuesta continuó siendo utilizada ya que se encontraba ampliamente utilizada en la literatura (Osborn, 1907).

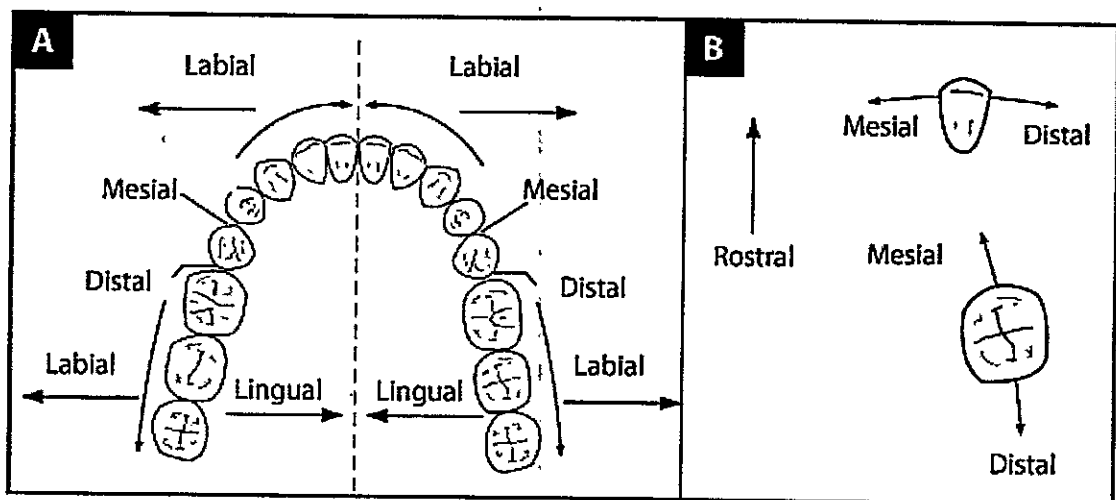


Figura 6. Terminología referente a la orientación en los molares de los mamíferos. A) Vista Palatal. B) I1 y M1 en vista oclusal. Basado en Smith & Dodson (2003).

3.3.2.1 Nomenclatura dental en ungulados

Para la descripción de la morfología dental de los ungulados (Astrapotherios, Litopternos y Notoungulados) se siguió la propuesta de Carroll (1988), que se muestra en la Figura 7. Para las crestas, foseas y otras estructuras de los molares de ungulados, se siguió la nomenclatura utilizada por Billet (2011).

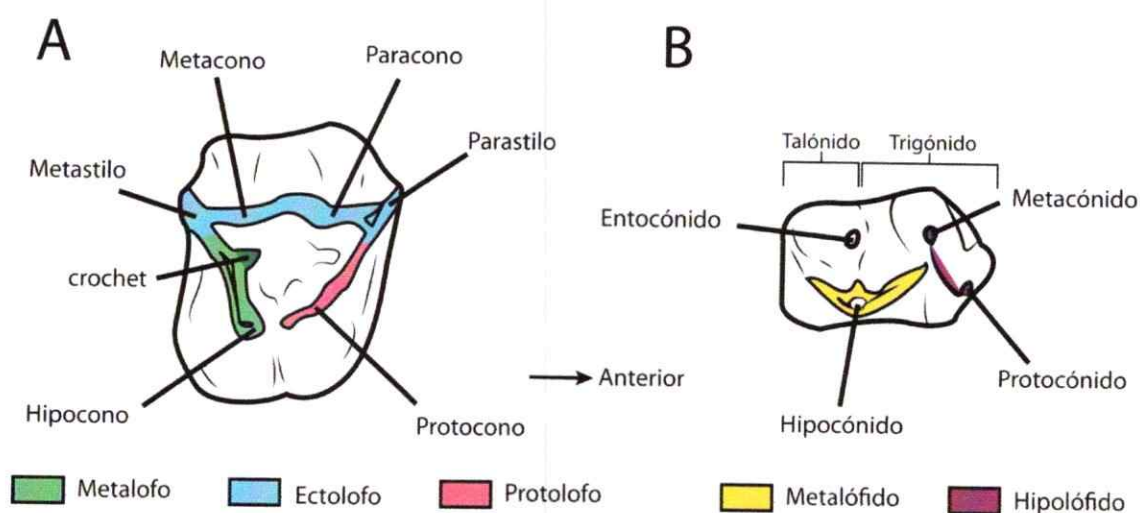


Figura 7. Nomenclatura dental utilizada para los molares de ungulados. A) Molar superior derecho. B) Molar inferior izquierdo. Basado en Carroll (1988), modificado de Croft

(<http://dcpaleo.org/>).

Las mediciones de la serie dental de los interatheriidae se realizaron siguiendo la propuesta de Tauber (1996).

3.3.2.2 Nomenclatura dental en roedores

Para la descripción de las piezas dentarias de roedores se siguió la nomenclatura dental utilizada y figurada por Croft (2011) (Figura 8a). Para el caso particular de los roedores de la familia Eocardiidae se siguió la nomenclatura de Pérez, 2010 (Figura 8b.)

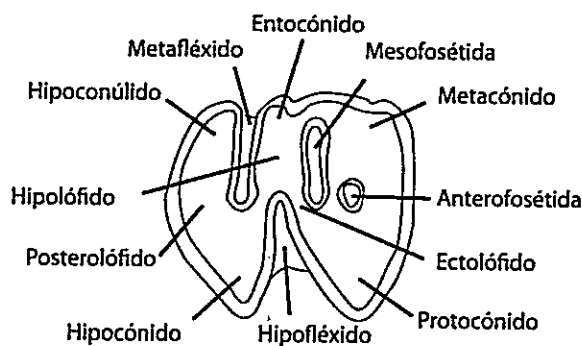


Figura 8a. Nomenclatura dental utilizada para los molares de roedores. (Molar inferior, modificado de Croft, 2011).

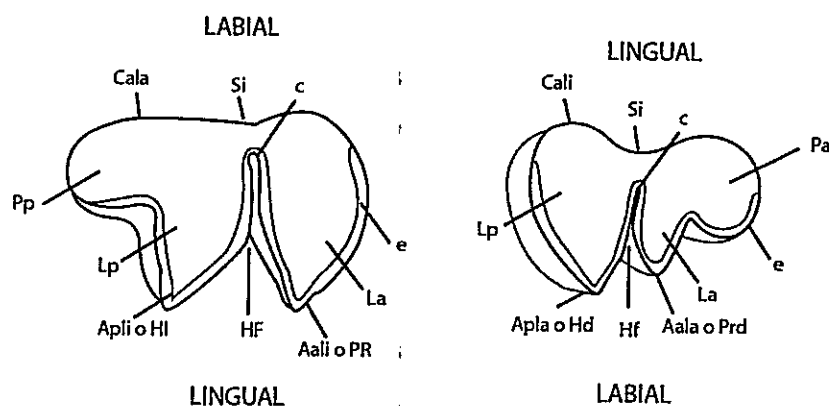


Figura 8b. Nomenclatura dental utilizada para los molares euhiposodonte de roedores eocárdidos. Izquierda: Molar superior; Derecha: Molar inferior euhiposodonte. Abrev.: *Aa*, ápice anterior; *Ap*, ápice posterior; *c*, cemento; *Cala*, cara labial; *Cali*, cara lingual; *e*, esmalte; *HF*, hipoflexo; *La*, lóbulo o prisma anterior; *Lp*, lóbulo o prisma posterior; *Pp*, proyección posterior del lóbulo posterior; *Si*, surco interprismático; *Pa*, proyección anterior del lóbulo anterior; *Apli* o *HI*, ápice posterior lingual o hipocono; *Aali* o *PR*, ápice anterior lingual o protocóno; *Aala* o *Prd*, ápice anterior labial o protocónido; *Apla* o *Hd*, ápice posterior labial o Hipocónido.

(Modificado de Pérez 2010)

3.3.3 Propuesta de nomenclatura para osteodermos de Xenarthra

Dentro del grupo de los xenarthros se utiliza el término “osteodermo” o “placa” para los componentes óseos del exoesqueleto de los cingulados. Se entiende por foramen a las perforaciones redondeadas ubicadas en la superficie de los osteodermos. También pueden presentarse crestas o carenas, entendiéndolas como elevaciones longitudinales. Las depresiones que delimitan las figuras del osteodermos corresponden a surcos (Figura 9).

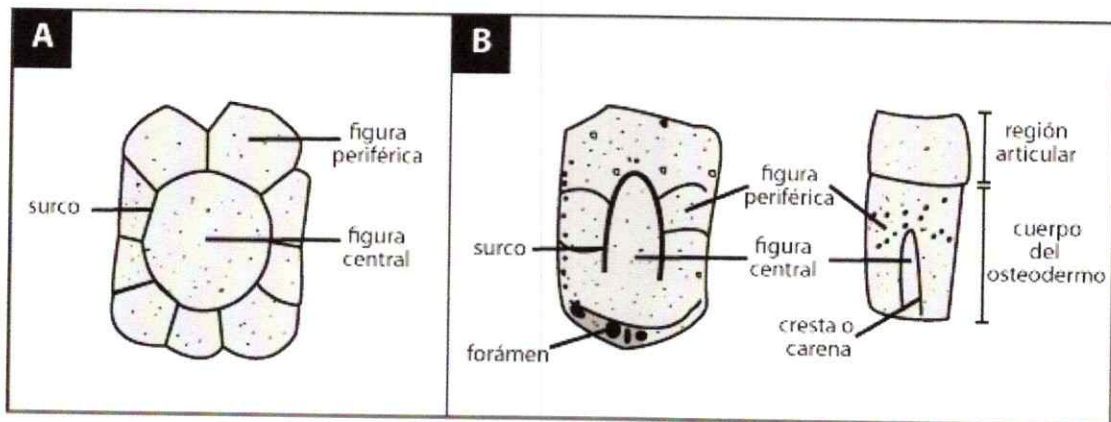


Figura 9. Nomenclatura utilizada para los osteodermos de cingulados. A) Osteodermo de Glyptodontidae. B) Placas fija y móvil de un Dasypodidae. Basado en González-Ruiz (2010).

4. Resultados

4.1 Ubicación y zona de estudio

La zona de estudio se encuentra en las cercanías de Puerto Guadal, en el sector sudoeste del Lago General Carrera, en la región de Aysén (46°52'34.08"S, 72°35'14.10"W) (Figura 2).

El área se caracteriza por un clima transandino con degeneración esteparia, con lluvias que van de 2500 mm en los alrededores de Guadal, hasta sólo 1000 mm en su límite oriental. El bosque cambia gradualmente desde un bosque mixto siempreverde a un bosque caducifolio de pocas especies donde dominan la Lenga (*Nothofagus pumilio*) y el Ñirre (*N. antártica*), el cual se hace cada vez más abierto y termina en la estepa patagónica. Se reconoce una estación lluviosa en invierno y una más seca en verano, caracterizadas por oscilaciones térmicas considerables y por promedios anuales de temperatura que ronda los 8°C (Niemeyer, 1975).

4.2 Geología y Estratigrafía

Durante el trabajo de campo realizado a principios de 2014, fue posible reconocer tres unidades litoestratigráficas correspondientes a la Formación San José, Formación Guadal, y Formación Santa Cruz.

La secuencia transicional entre Fm. Guadal y Fm. Santa Cruz se puede seguir a través del estudio de tres o cuatro secciones que se observan en Quebradas NE-SE dispuestas en forma paralela de Este a Oeste. La primera quebrada presenta una muy abundante concentración de ostras, y gran cantidad de moldes de invertebrados, asociables al tercio superior de la secuencia que se observa en la segunda quebrada. La tercera quebrada presenta una secuencia de areniscas de granulometría fina, media y gruesa, con estructuras sedimentarias; no se observan fósiles marinos, lo que hace pensar que estas areniscas componen la sección transicional hacia los niveles francamente continentales de la Fm. Santa Cruz (Figura 10).

4.2.1 Formación Guadal

Lo observado en terreno, referido a la Fm. Guadal, permite reconocer sin problemas el esquema propuesto por Flint y colaboradores (1994), con dos niveles muy fosilíferos, separados por un nivel intermedio de plataforma somera. La columna levantada comienza en algún punto de los niveles de plataforma somera, e incluye el nivel marino superior.



Figura 10. Pampa Guadal. A: Vista hacia el norte de la ladera occidental de la meseta. B: Vista hacia el noreste de la meseta.

En una localidad, denominada 'Quebrada de Pascual' se levantó una columna estratigráfica (Bostelmann et al., 2015), la cual incluye el contacto entre la Fm. San José y Fm. Guadal.

El contenido fósil de la Fm. Guadal es muy similar al descrito para la Fm. El Chacay en Argentina, y por Frassinetti y Covacevich, 1999. Para la aledaña localidad de Pampa Castillo la mayoría de los fósiles están compuestos por moldes internos y externos, e improntas de bivalvos, gastrópodos, escafópodos, equinodermos, y posibles braquiópodos (Figura 11, A-C). En estos fósiles es extremadamente raro encontrar presencia de las conchillas, y cuando están presentes se encuentran totalmente alteradas. Los lofoforados, braquiópodos, y briozoos presentan una

mejor preservación, aunque se encuentran cristalizados, y en algunos casos completamente reemplazados. Los arrecifes de ostras y las valvas, todas pertenecientes a *Ostrea hatcheri*, son los únicos organismos que preservan la conchilla (Figura 11, D-F). Sin embargo, la observación en terreno de varios ejemplares hace suponer que la estructura interna de las ostras ha sido alterada por recristalización y reemplazo de los cristales de calcita. Esto hace poco probable su correcta utilización como marcadores cronoestratigráficos, utilizando isótopos de estroncio (Sr). Se tomaron muestras para ser tratadas en el laboratorio, las cuales fueron llevadas al área de Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural.

En el nivel de contacto entre las Fm. San José y Fm. Guadal, se observó la presencia de trazas fósiles (Figura 11, G,H,I) de galerías asignables a los icnogéneros *Ophiomorpha* o *Thalassinoides*, en donde pareciera que los organismos perforadores alcanzarían los niveles superiores del techo de la Fm. San José.

Para la Fm. Guadal los vertebrados están escasamente representados por restos muy fragmentarios de vértebras y costillas de Cetacea indet.

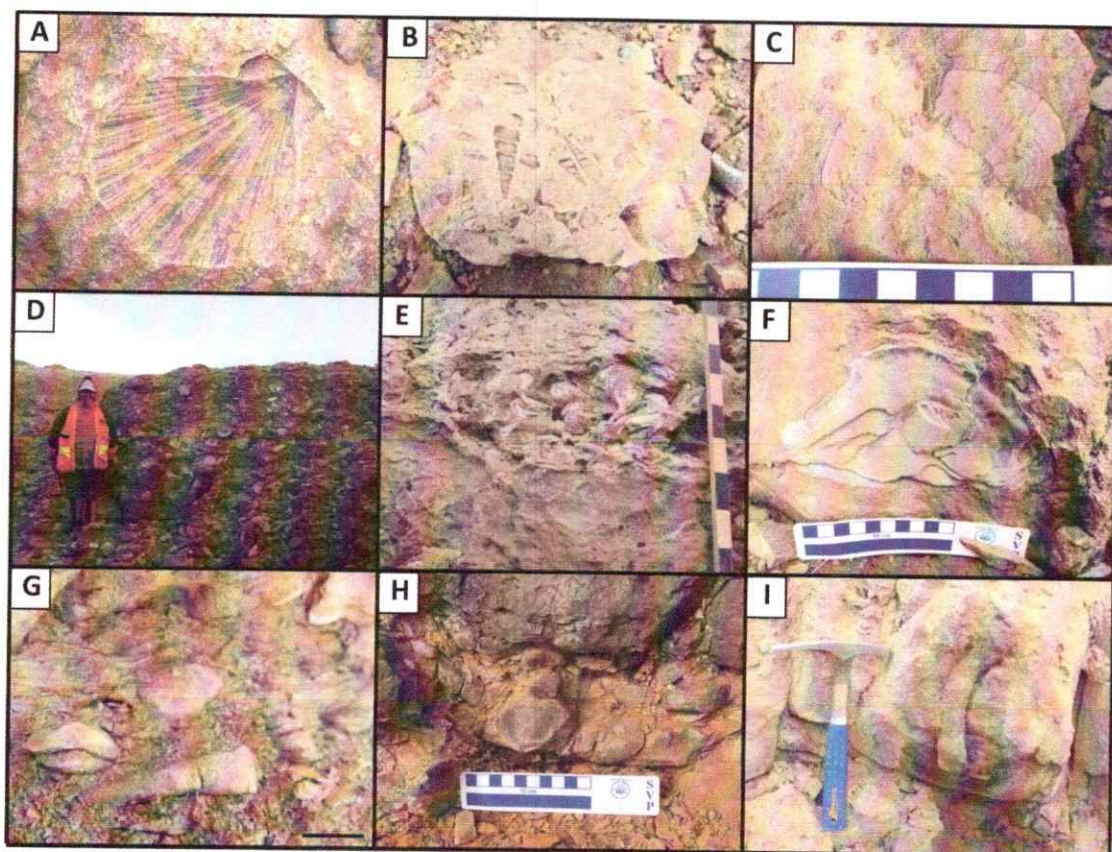


Figura 11. Contenido fósil de la Fm. Guadal en la localidad de Pampa Guadal. A) Molde externo de pectínido; B) Moldes internos y externos de gastrópodos (*Turritella* sp.); C) Molde interno de Echinoidea (*Iheringiella patagonensis*); D) Vista general de un arrecife de ostras, *Ostrea hatcheri*; E-F) Vista en detalle de la(s) ostra(s); G,H,I) Icnofósiles asignables a los icnogéneros *Ophiomorpha* o *Thalassinoides*.

4.2.2 Formación Santa Cruz

Los niveles de la Fm. Santa Cruz sobreyacen los niveles de la Fm. Guadal, siendo posible identificar los niveles transicionales del ambiente marino al terrestre, en los afloramientos de la Quebrada de los Escalones.

El presente trabajo muestra una sección estratigráfica, a partir de la integración de datos de campo (1:200) de afloramientos de la Fm. Santa Cruz en la ladera oriental de la meseta, correspondientes al cuarto basal del sinclinal ubicado en el río San Martín. El afloramiento presentó una disposición coherente con la tendencia local (N320°/36°NE). En la Figura 12 se muestra un perfil del afloramiento, donde es posible apreciar la inclinación de los estratos hacia el núcleo, presentando un aumento paulatino de manto desde el centro hacia el flanco occidental.

Se identificaron niveles con dominios de limolitas oscuras (Figura 13a), areniscas medias a gruesas grisáceas (Figura 13b) y, subordinadamente, gravas a conglomerados finos matriz-soportados, con matriz de arenisca (Figura 13c). Se reconoció laminación paralela, estratificación cruzada en artesa y planar de bajo ángulo, ondulitas simétricas, sucesivos lentes heterolíticos y tendencias gradacionales normales e inversas. Las rocas finas contenían considerable contenido piroclástico (<25%) (Ugalde *et al.*, 2015)

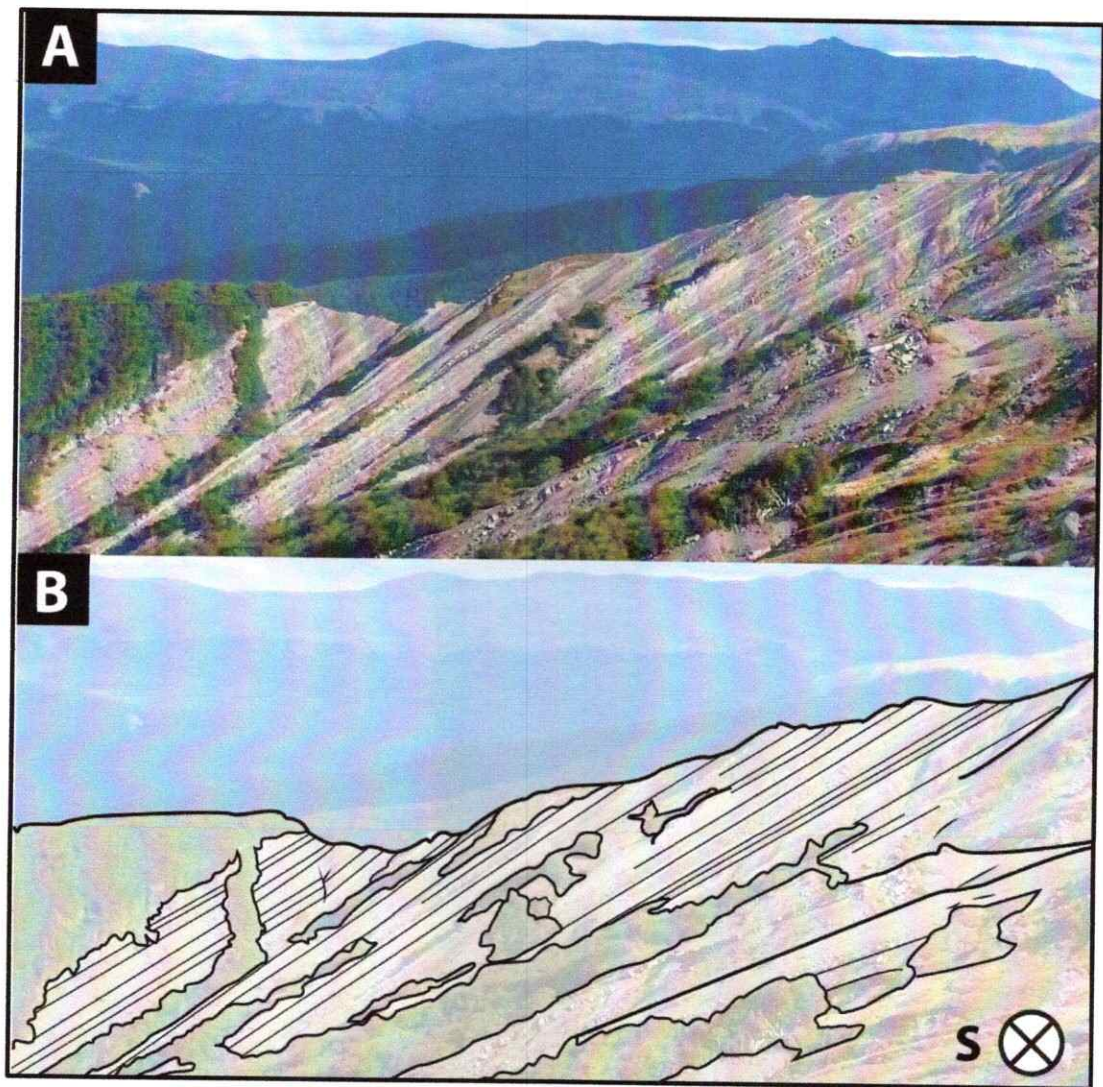


Figura 12. Vista hacia el sur de los estratos de la Fm. Santa Cruz en la zona de Pampa Guadal. A) Vista general. B) Perfil esquemático del flanco occidental del sinclinal Las Dunas.

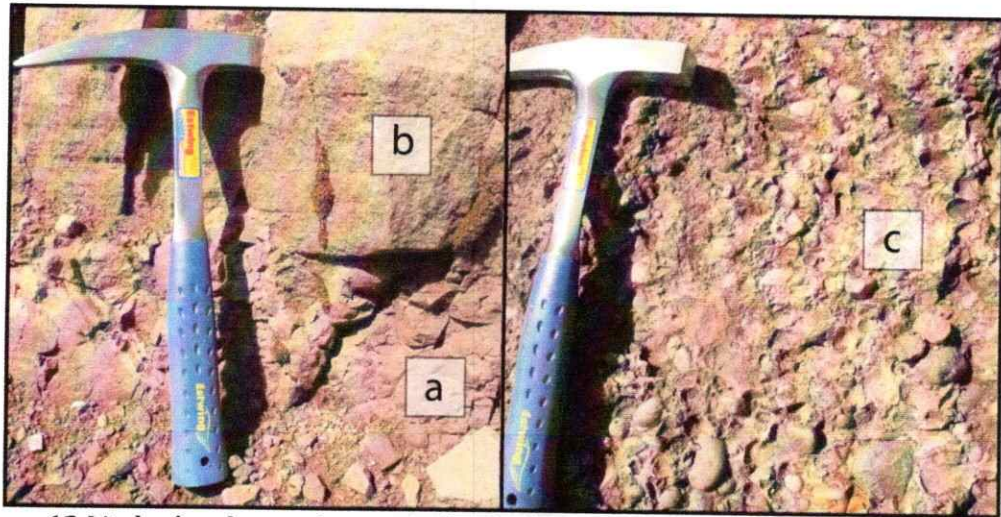


Figura 13. Litologías observadas en niveles de la Fm. Santa Cruz. a) Limolitas; b) areniscas medias a gruesas color gris; c) Conglomerado clasto a matriz soportados.



Figura 14. Estructuras sedimentarias observadas en terreno para niveles de la Fm. Santa Cruz en Pampa Guadal. A) Estratificación cruzada en artesas de bajo ángulo; B) Estratificación paralela. Barra de escala = 5 cm.

4.2.2.1 Columna estratigráfica

Se elaboró una columna estratigráfica (1:200) de los niveles correspondientes a la Fm. Santa Cruz (Figura 16), a partir de dos secciones de afloramientos expuestos en la ladera oriental de la meseta. Estos presentaron dominancia de areniscas de granulometría variable, entre muy finas a gruesas, intercaladas con niveles de limolitas finas a gruesas, y escasos niveles conglomerádicos matriz-soportados. Los distintos paquetes sedimentarios se caracterizan bastante bien a partir de sus colores de exposición, los cuales incluyen areniscas amarillo pálido verdosas, y grises azuladas, junto a limolitas marrones. La potencia total de la columna realizada alcanzó los 75,6 m, los cuales corresponderían al cuarto inferior de la Formación Santa Cruz en la zona.

La base de la sección consiste en un paquete de areniscas erodadas por el curso de un riachuelo. Sobre ésta se disponen concordantemente niveles intercalados de limolita maciza y areniscas medias, sin estructuras sedimentarias. Hacia los 10 metros de la columna se observa un nivel de gravas y presencia de lentes heterolíticos. Hacia los 30 metros se repite la sucesión de areniscas y limolitas sin estructuras sedimentarias. Entre los 31 y 33 metros se observa un segundo nivel de conglomerado matriz soportado con lentes heterolíticos

Se identificó un nivel guía (Figura 15), conformado por un paquete tobáceo, donde se reconoce un nivel basal de limolita bien laminada (a), color café oscuro, con estratificación paralela y ondulitas simétricas; le sigue una capa de limolita

morada (b) , con una fuerte meteorización, y sin estructuras sedimentarias; por encima se encuentra un nivel de toba vítrea retrabajada (c), de color rosado, con abundantes fragmentos pumíceos blanquecinos subhorizontales, alargados a mesoescala; en el techo de este paquete se observa una capa de arenisca de grano medio, color gris (d).

Este nivel guía pudo ser identificado en la exposición norte, este y oeste de la Pampa Guadal, con una extensión constante de ~60 cm de espesor. El color rosado del nivel tobáceo hace que este paquete sea fácilmente identificable en terreno, permitiendo la correlación general de los niveles, en las distintas zonas de la meseta.

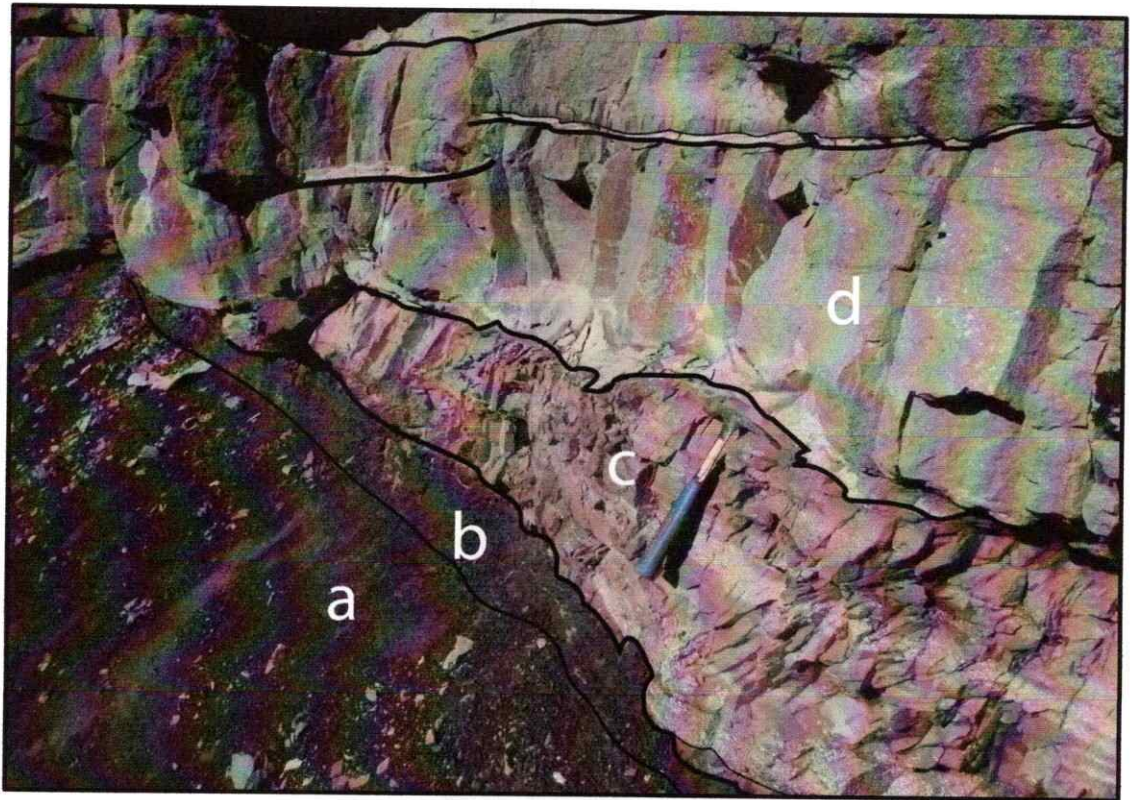


Figura 15. Horizonte piroclástico identificado como nivel guía. De base a techo está conformado por: a) limolitas bien laminadas oscuras con estructuras sedimentarias; b) limolitas moradas sin estructuras sedimentarias; c) toba vítrea retrabajada color rosado, con pumíceos blanquecinos; d) Arenisca media color gris.

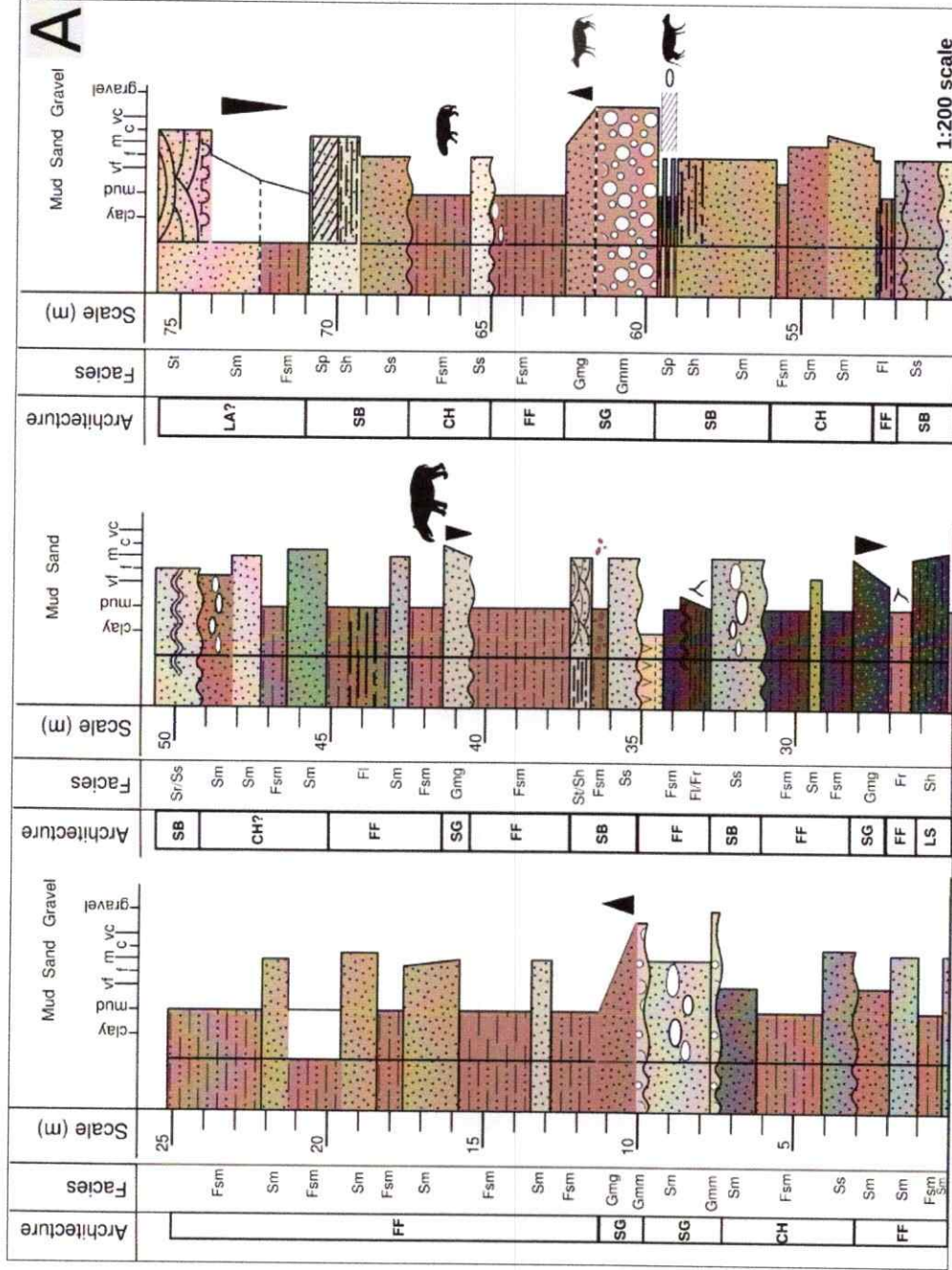


Figura 16. Columna estratigráfica Formación Santa Cruz en la localidad de Pampa Guadal, ladera oriental. Elaborada por Raúl Ugalde. (continúa).

4.2.2.2 *Geocronología*

Para obtener edades absolutas y generar un marco geocronológico, se aplicó el método radiométrico mediante el sistema isotópico $^{238}\text{U}/^{206}\text{Pb}$ en circones detríticos de cuatro muestras de areniscas, extraídas en los siguientes niveles (Figura 17):

- Techo de la Fm. Guadal (PG0206-1) (Figura 19A).
- Base de la columna de Fm. Santa Cruz (PG0205-1) (Figura 19B).
- Nivel fosilífero "El Pájaro" de Fm. Santa Cruz (PG0202-1) (Figura 20A).
- Tope de la sección de Fm. Santa Cruz (PG0203-1) (Figura 20B).

Todas las muestras fueron procesadas con los protocolos estándares en el laboratorio ICP-MS (Inducted Coupled Plasma- Mass Spectrometer, por sus siglas en inglés) del Centro de Excelencia en Geotermia de Los Andes (CEGA) de la Universidad de Chile. El mismo entregó las tablas de datos analíticos y los diagramas de probabilidad relativa respectivos a cada muestra, con el error asociado en 1σ o 2σ , al 95% de confianza. En este diagrama se contrasta la edad calculada mediante la razón entre el isótopo padre ^{238}U y el isótopo hijo ^{206}Pb de cada circón extraído, respecto a la cantidad de circones que coincidan en esa edad absoluta (Figuras 19 y 20).

El diagrama de probabilidad relativa permite graficar cómo se distribuyen las principales familias de circones respecto a su edad, para evaluar niveles modales en forma de picos, que sugieren rocas fuente. Ello requiere, a su vez, contextualizar

la proveniencia con el contexto geológico regional y el marco geocronológico previo construido para la zona. Para la determinación de la edad, se pueden optar por diversos criterios acorde a la forma y distribución de los datos obtenidos. Dos de los más usados son: (a) el Promedio del Pico Más Joven (YMP por su sigla en inglés); y (b) el o los circones más jóvenes (YDZ por su sigla en inglés "*young detrital zircon age*").

En la Figura 19A se aprecia el diagrama de clasificación de la muestra PG0206-1. En él se destaca que, bajo ambos criterios -YMP, YDZ- el resultado es una edad de ca. 22 Ma, con el error respectivo. Esto es coherente con los fechados de otras unidades correlativas, representando el pulso del mar Patagoniano en el Mioceno temprano (Frassinetti y Covacevich, 1999). La Figura 19-B presenta un valor para la muestra PG0205-1 de 18.41 ± 0.24 Ma en la base de la Formación Santa Cruz bajo los dos criterios mencionados anteriormente. Asimismo, la Figura 20-B arroja un fechado de ca. 17.50 ± 0.17 Ma para el techo de la sección, muestra PG0203-1, también aplicando los dos criterios descritos. Finalmente, la muestra PG0202-1, correspondiente al nivel de "El Pájaro", entrega un fechado de ca. 17.2 Ma aplicando ambos criterios, donde la proximidad estratigráfica al techo explica que el valor, si bien menor, esté entorno al error analítico de la técnica.

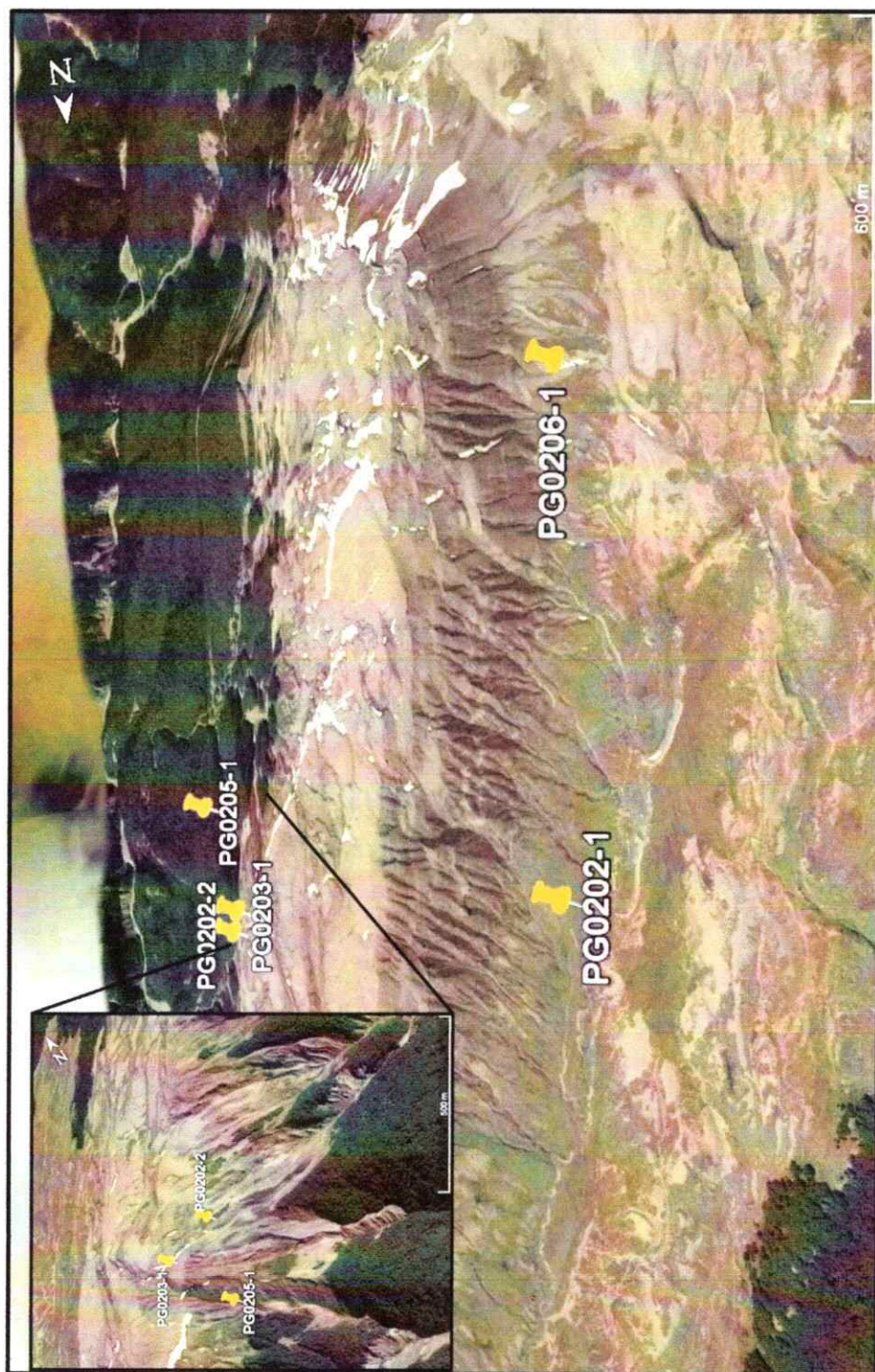


Figura 17. Puntos de toma de muestras de roca para geocronología. En el recuadro de la izquierda se incluye un acercamiento a los puntos ubicados en la ladera oriental. PG0202-1; PG0202-2; PG0203-1; PG0205-1; PG0206-1

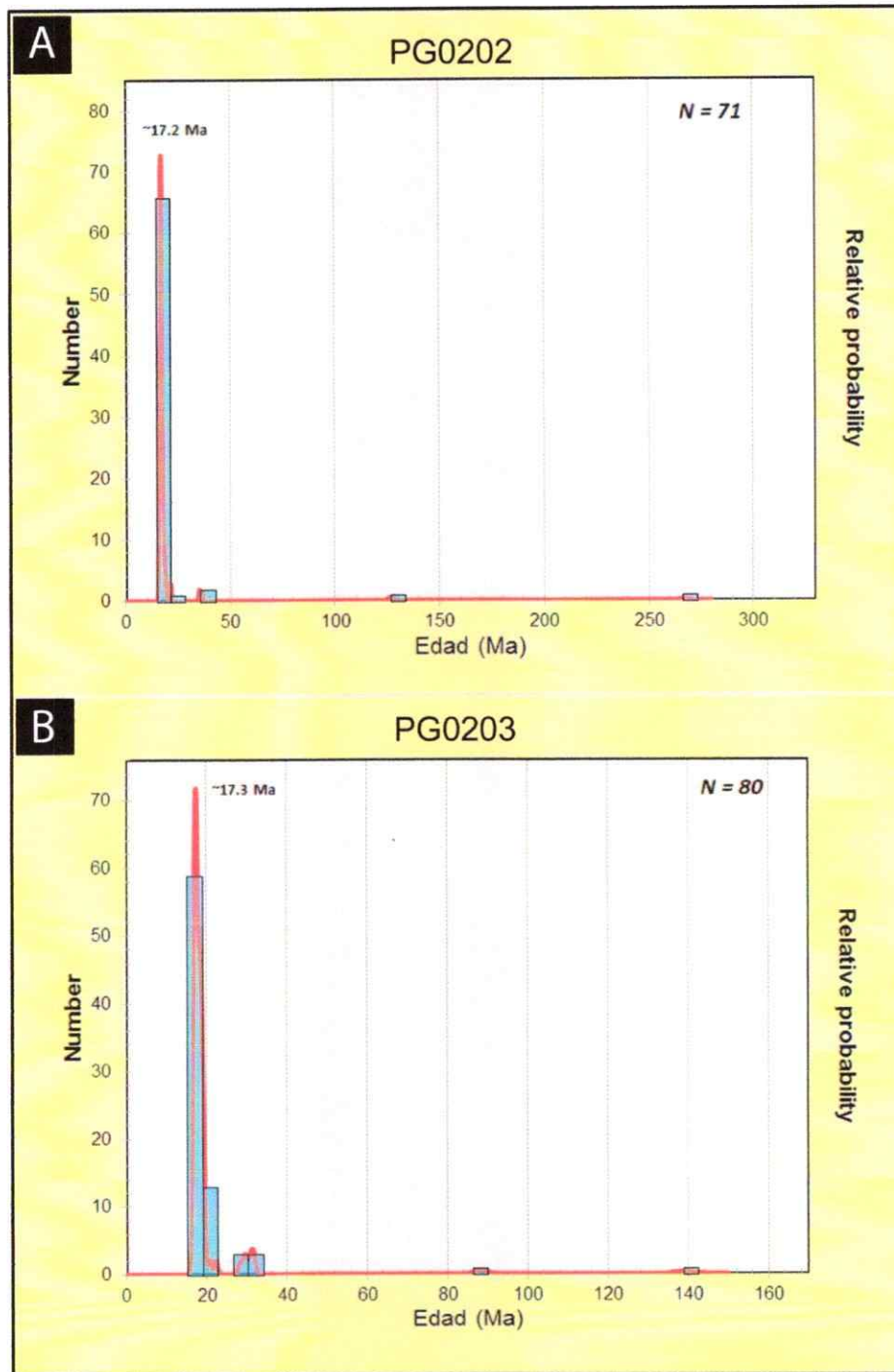


Figura 18 Diagrama de probabilidad relativa (línea roja) e histograma (barras) de las edades U-Pb obtenidas en la totalidad de los circones detríticos de las muestras de roca:

A) PG0202-1; B) PG0203-1.

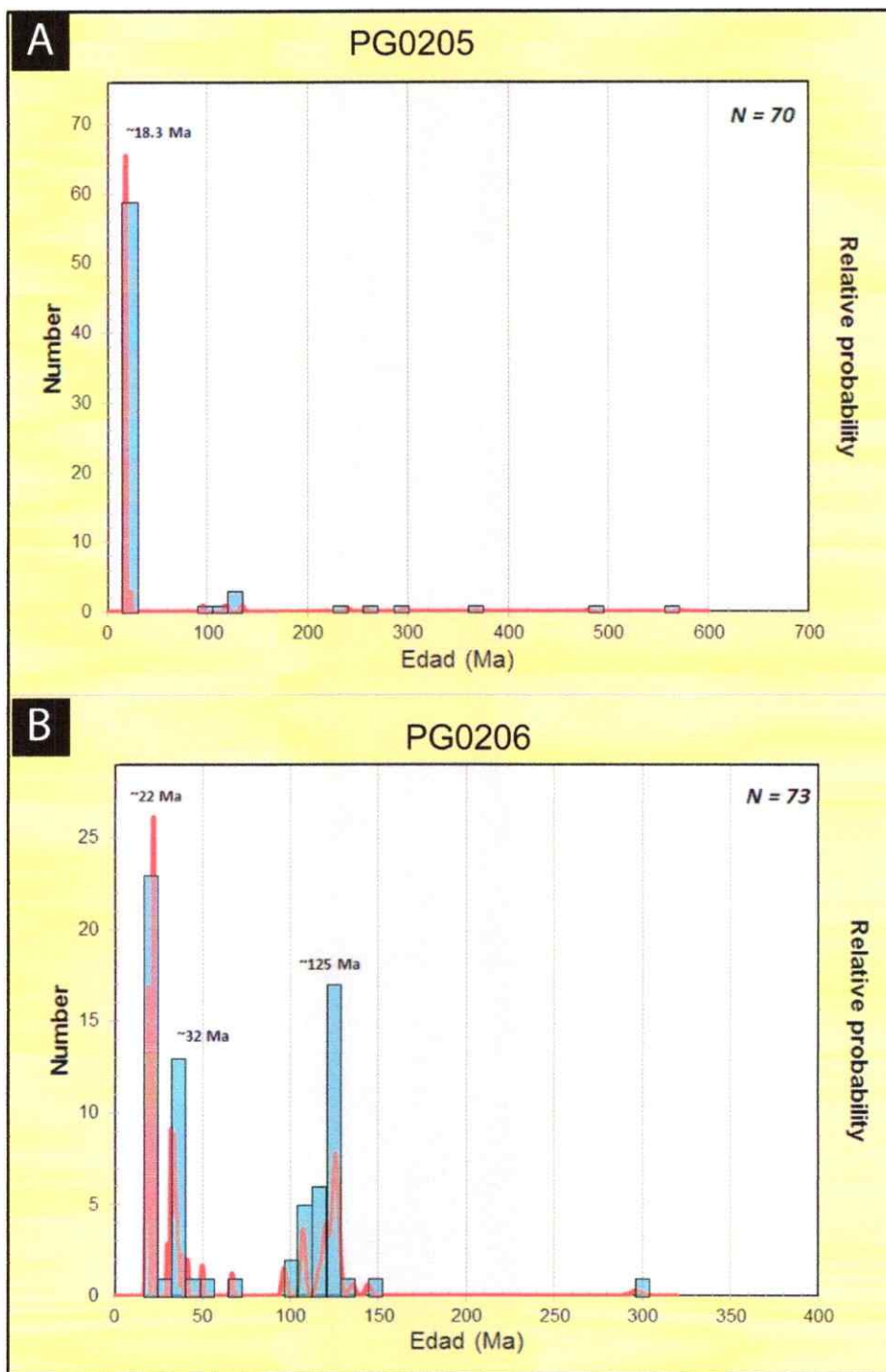


Figura 19. Diagrama de probabilidad relativa (línea roja) e histograma (barras) de las edades U-Pb obtenidas en la totalidad de los circones detríticos de las muestras de roca: A) PG0205-1; B) PG0206-1.

4.2.2.3 Localidades fosilíferas

Durante la campaña realizada el año 2012 se identificaron 12 localidades fosilíferas, con piezas in situ, las cuales fueron registradas y protegidas para su posterior estudio. Durante la campaña del 2014, se colectaron muestras, registrando las localidades de proveniencia (Tabla 2; Figura 20.). Los fósiles fueron colectados en superficie.

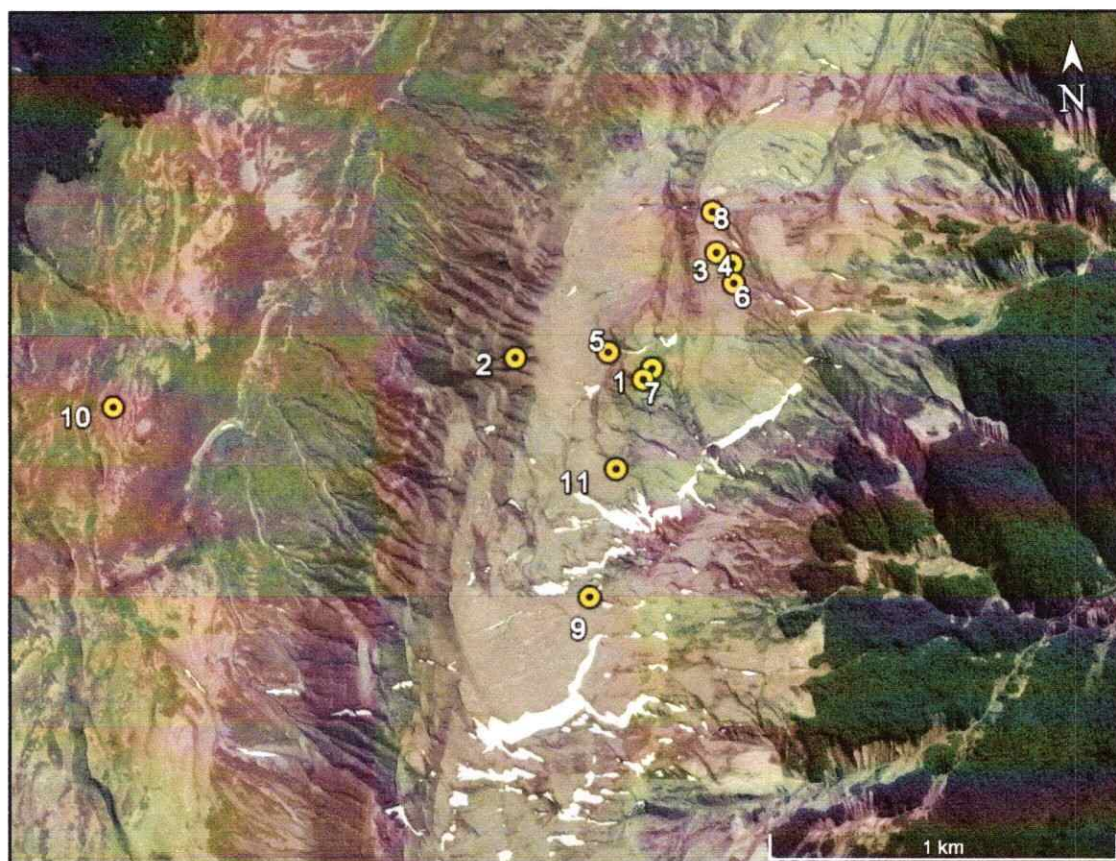


Figura 20. Mapa de distribución de localidades fosilíferas en Pampa Guadal (detalle en Tabla 2).

Tabla 2. Detalle de localidades fosilíferas en Pampa Guadal. N corresponde al número con que es representada la localidad en el mapa de la Figura 20.

N°	Localidad	Latitud	Longitud	Muestras
1	El pájaro	46°52'37.62"S	72°35'34.80"O	No colectado
2	<i>Astrapotherium</i>	46°52'36.54"S	72°35'50.28"O	SGO.PV.21007
3	Ratón 2	46° 52' 29,6" S	72° 35'25,3" O	SGO.PV.21047
4	Quebradita	46° 52' 28,7" S	72° 35' 27,1" O	SGO.PV.21060; SGO.PV.21099; SGO.PV.21074; SGO.PV.21019; SGO.PV.21075.
5	In situ 4	46° 52' 36,3" S	72° 35' 39,8" O	SGO.PV.21077
6	Mandíbula <i>Adinotherium</i>	46° 52' 31,1" S	72° 35' 25,2" O	SGO.PV.21078; SGO.PV.21022; SGO.PV.21084; SGO.PV.21040.
7	Quebrada barrosa	46°52'38.46"S	72°35'35.88"O	SGO.PV.21053; SGO.PV.21089; SGO.PV.21090; SGO.PV.21025; SGO.PV.21043; SGO.PV.21093; SGO.PV.21089; SGO.PV.21094; SGO.PV.21095.
8	PTO GPS 58	46° 52' 25.5" S	72° 35' 27,4" O	SGO.PV.21041.
9	s/n1	46°52'55.08"S	72°35'42.66"O	SGO.PV.21054
10	s/n2	46°52'39.42"S	72°36'37.14"O	SGO.PV.21045; SGO.PV.21049; SGO.PV.21033.
11	s/n3	46°52'45.30"S	72°35'39.30"O	SGO.PV.21027.

4.3 Sistemática Paleontológica

Clase **MAMMALIA** Linnaeus, 1758

Infraclase **METATHERIA** Huxley, 1880

Supercohorta **MARSUPIALIA** Illiger, 1811

Orden **PAUCITUBERCULATA** Ameghino, 1894

Familia **PALAEOTHENTIDAE** (Sinclair, 1906) Osgood, 1921

Subfamilia **PALAEOTHENTINAE** Sinclair, 1906

Género *Palaeothentes* Ameghino, 1887

Especie tipo: *Palaeothentes aratae* Ameghino, 1887

Especies incluidas: *P. aratae* Ameghino, 1887; *P. primus* Ameghino, 1902; *P. marshalli* Bown & Fleagle, 1993; *P. migueli* Bown & Fleagle, 1993; *P. lemoinei* Ameghino, 1887; *P. intermedius* Ameghino, 1887; *P. minutus* Ameghino, 1887; *P. smeti* Flynn et al., 2002. (*sensu* Abello, 2013)

Diagnosis: Se distingue de *Carlothentes* en: 1) poseer una paracrística larga en el m1; 2) poseer el metacónido del m1 situado más anteriormente; 3) cristida oblicua no curvada hacia la línea media; 4) pérdida del paracónido del m2. *Palaeothentes* difiere de *Pilchenia* en: 1) poseer un p3 relativamente más grande; 2) protocristida transversalmente más ancha; 3) molares menos aguzados; 4) ausencia de esmalte crenulado en m1-3; 5) m2 carente de paracónido.

Distribución: Deseadense (Oligoceno tardío), Cuenca de Salla-Luribay, Bolivia; Colhuehuapense (Oligoceno tardío- Mioceno temprano) de Formación Sarmiento, Provincia del Chubut, Argentina; Santacrucense (Mioceno temprano y medio), Formación Santa Cruz, Provincia de Santa Cruz, Argentina; Santacrucense (Mioceno temprano y medio), Formación Santa Cruz, Pampa Castillo, Chile; Friasense (Mioceno medio) de Alto Río Cisnes, Chile.

Comentarios: Para la edad mamífero Santacrucense se reconocen cinco especies de *Palaeotheres*: *P. smeti*, *P. minutus*, *P. intermedius*, *P. lemoinei* y *P. aratae*, las cuales se diferencian entre sí, principalmente por la talla, siendo *P. smeti* la de menor tamaño (Flynn et al., 2002), seguido crecientemente por *P. minutus*, *P. intermedius*, *P. lemoinei* y *P. aratae* (Figura 23) (Abello, 2013; Bown & Fleagle, 1993; Marshall, 1980)

***Palaeotheres intermedius* Ameghino, 1887**

(Figura 22-23)

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21033: Porción posterior de rama mandibular derecha, con un molar (m1) casi completo de un Paleoténtido de tamaño mediano. Posee una rama mandibular robusta, con dos forámenes labiales de similares características, ubicados por delante del m1, y separados por 3 mm. Se observa el alvéolo del p3, con la rama posterior de la raíz (doble) dentro de éste. En el m1 se puede observar la presencia

de un reborde labial muy poco desarrollado, acotado a la porción más anterior del trigónido; el paracónido se encuentra reducido (en comparación con la circunferencia del metacónido), y presenta una leve depresión en su extremo más anterior; la protocrístida es elongada; la crístida oblicua está bien desarrollada, y alcanza la protocrístida por delante del metacónido, sin unirse a ella. El hipocónido y entocónido están rotos, pero se encontrarían en el mismo plano, más bajo que el formado por el proto-, meta- y para- cónido; la entocrístida es corta, y lingualmente cóncava.

Medidas: SGO.PV.21033: largo= 3.90*mm; ancho= 1.90 mm. (* El molar se encuentra roto, por lo que el largo total de la pieza dental es mayor a 3.90 mm, pero no es posible estimar este valor).

Comentarios: A pesar de que el m1 se encuentra incompleto, fue posible identificar una serie de características que permiten asignarlo certeramente a *Palaeothentes*; las especies dentro de este género se diferencian principalmente por su tamaño, y las medidas observadas en SGO.PV.21033 se encuentran en el rango de tamaño de *P. intermedius*, y bastante alejado de las otras especies del género (Figura 23).

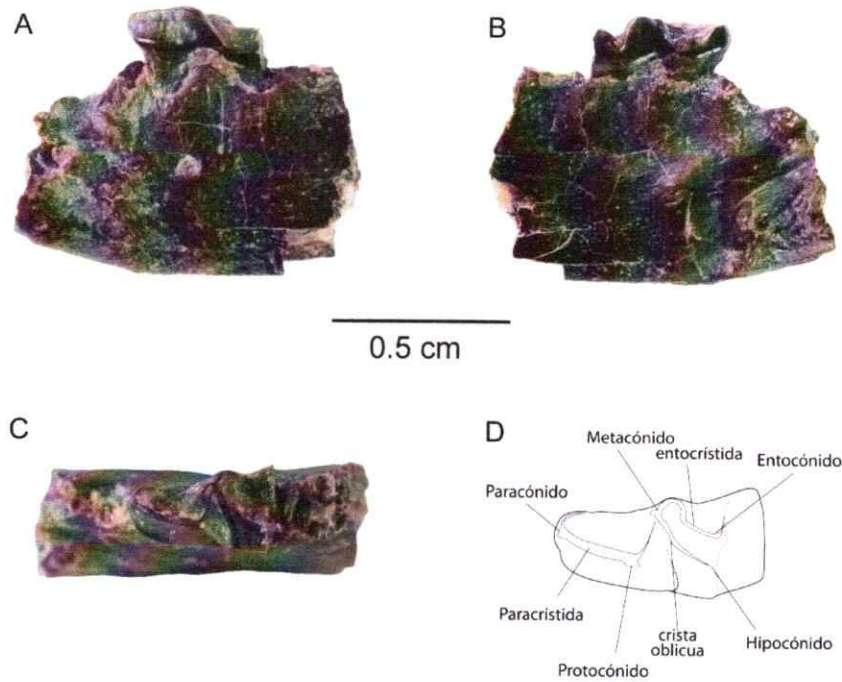


Figura 22. SGO.PV.21033; Porción posterior de rama mandibular derecha de *Paleothentes intermedius*. A) Vista Labial; B) Vista lingual; C) Vista oclusal; D) Esquema del molar en vista oclusal.

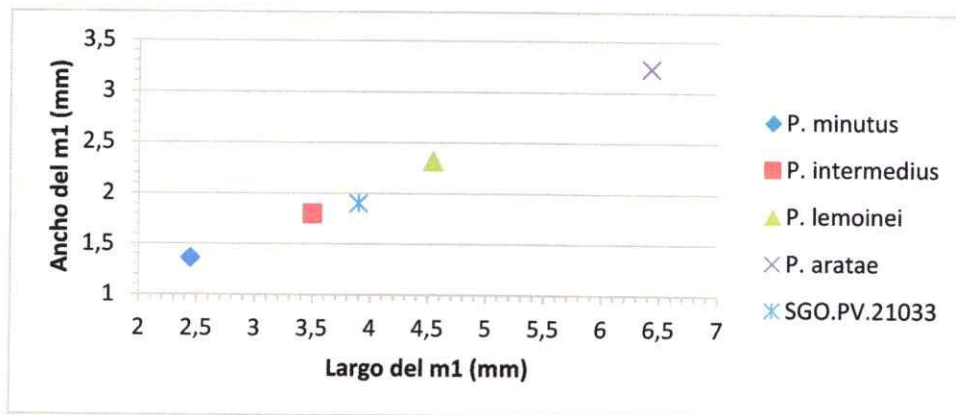


Figura 23. Distribución de tamaño de las especies santacruceses de *Palaeothentes* a partir de la relación entre el largo y el ancho del m1. Los valores fueron tomados de Marshall (1980). *P. minutus*: (n=23) L: 2.2-2.7 mm (\bar{x} =2.45mm); a: 1.2-1.5 mm (\bar{x} = 1.36 mm). *P. intermedius*: (n=12) L: 3.4-3.9 mm (\bar{x} =3.5 mm); a: 1.7-1.9 mm (\bar{x} =1.8 mm). *P. lemoinei*: (n=11) L: 4.4-4.8 mm (\bar{x} =4.54 mm); a: 2.2-2.5 mm (\bar{x} =2.32 mm). *P. aratae*: (n=3) L: 6.3-6.6 mm (\bar{x} =6.43 mm); a: 3.2-3.3 (\bar{x} =3.23 mm).

Infraclase **EUTHERIA** Gill, 1872

Superorden **XENARTHRA** Cope, 1889

Orden **CINGULATA** Illigier, 1811

Familia **DASYPODIDAE** Gray, 1821

Subfamilia **EUPHRACTINAE** Winge, 1923

Tribu **Eutatini** Bordas, 1933

Género ***Stenotatus*** Ameghino, 1891b

Especie tipo: *Stenotatus karaikensis* Ameghino, 1891b

Especies incluidas: La especie tipo, *S. patagonicus* (Ameghino, 1887), *S. hesternus* (Ameghino, 1889), *S. ornatus* (Ameghino, 1897), *S. centralis* (Ameghino, 1902b), *S. planus* Scillato-Yané y Carlini, 1998.

Diagnosis: Difiere de *Proeutatus* en poseer molares superiores ovalados simples, (bilovados en *Proeutatus*) (Croft et al 2007) y ser un 15-20% más pequeños (Scott, 1930). Se diferencia de *Meteutatus* en poseer de menor tamaño los forámenes pilíferos laterales, en los osteodermos entre las crestas longitudinales centrales y laterales. Se distingue de *Pseudeutatus*, *Anteutatus*, *Eutatus*, *Doellotatus* y *Ringueletia* en poseer un largo diastema que separa el primero de los demás dientes maxilares, y osteodermos móviles con tres crestas longitudinales bien pronunciadas (Scott, 1903a; Bordas, 1933; Simpson, 1948). Además posee una fila de forámenes pilíferos, mientras que *Ringueletia* tiene dos. Se diferencia de *Chasicotatus* en tener un escudo de la pelvis no reducido, y forámenes pilíferos más estrechos anteroposteriormente en los osteodermos (Scillato-Yané, 1977a).

Distribución: Fauna de "La Cancha", Patagonia Argentina, (Tinguiririquense SALMA); Patagonia Argentina, (Deseadense SALMA); Patagonia Argentina, (Colhuehuapense SALMA); Gran Barranca, Argentina (Pintureense SALMA); Fm. Chinchas, Argentina, (Santacrucesense SALMA); Fm. Santa Cruz, Patagonia Argentina; (Santacrucesense SALMA); Patagonia Argentina, (Friasense SALMA); Cerdas, Bolivia, (Santacrucesense SALMA); Fm. Chucal?, Chile, (Santacrucesense SALMA), Chile; Pampa Castillo, Patagonia Chilena, (Santacrucesense SALMA).

Stenotatus planus Scillato-Yané y Carlini, 1998

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21020: Varias placas móviles y fijas.

Comentarios: En *S. patagonicus* la figura central de los osteodermos móviles es angosta y elevada en toda su extensión; las figuras laterales de los osteodermos están divididas en dos figuras menores por un surco transversal profundo, con surcos longitudinales más profundos que en *S. ornatus*, *S. centralis*, *S. planus*, *S. hesternus*; los osteodermos del escudo pélvico poseen la figura central más angosta y las figuras periféricas más elevadas que en *S. ornatus*, *S. centralis* y *S. planus*. *S. hesternus* se diferencia e *S. planus* en que la figura central de los osteodermos móviles es amplia y baja en los primeros dos tercios, y luego angosta y elevada en el último tercio; los forámenes de los surcos longitudinales son más conspicuos que en *S. planus* y *S. patagonicus*, restringidos a los dos tercios anteriores de los surcos.

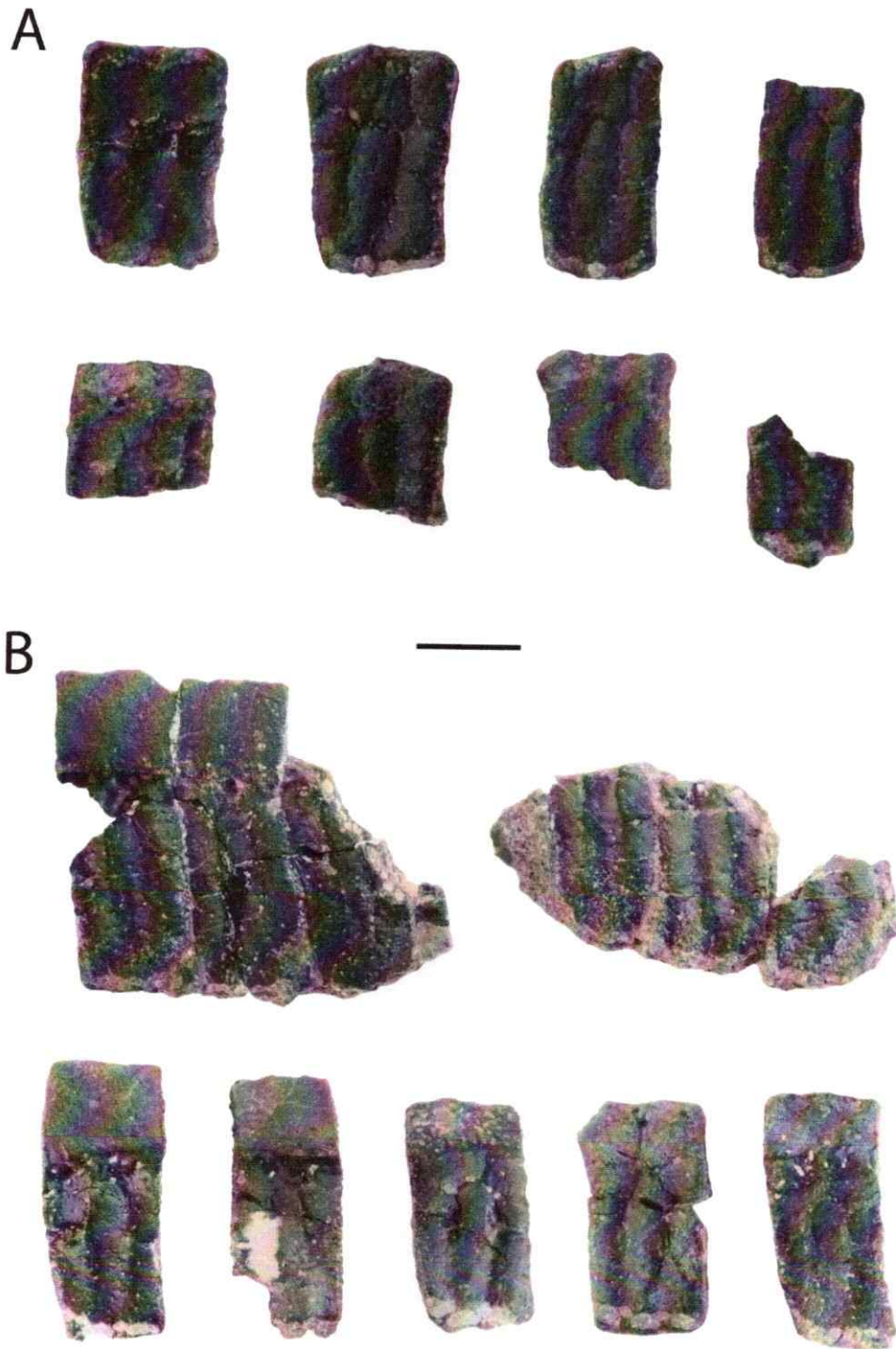


Figura 24. *Stenotatus planus*. A) placas fijas; B) placas móviles.

Género *Proeutatus* Ameghino, 1891c

Especie tipo: *Eutatus oenophorum* Ameghino, 1887

Especies incluidas: La especie tipo, *P. lagena*, *P. deleo*, *P. carinatus* y *P. pistpunctum*.

Diagnosis: Varios rasgos craneales y dentales; osteodermos móviles y fijos con dibujo lageniforme.

Distribución: Gran Barranca, Argentina, Mioceno temprano (Colhuehuapense y Pintureense SALMA); Provincia de Santa Cruz, Patagonia Argentina, Mioceno temprano tardío (Santacrucense SALMA); Formación Collón-Curá, Argentina, Mioceno medio (Friasense SALMA) Pampa Castillo, Patagonia Chilena, Mioceno temprano tardío (Santacrucense SALMA).

Comentarios: Parte del género *Eutatus* fue sinonimizada con *Proeutatus*, incluyendo aquellos materiales correspondientes al holotipo de *E. oenophorum*

Proeutatus carinatus (Ameghino, 1891b) Ameghino, 1891d

Sinónimos: *Eutatus carinatus* Ameghino, 1891b; *Proeutatus carinatus* Ameghino, 1894

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21028 (Figura 25A): Fragmento distal de osteoderma fragmentado; presenta una figura longitudinal estrecha, como carena, y figura lageniforme conspicua.

Proeutatus oenophorum (Ameghino, 1887) Ameghino, 1891c

Sinónimos: *Eutatus oenophorum* Ameghino, 1887, 1889; *Eutatus bipunctatus* Ameghino, 1889; *Proeutatus oenophorum* Ameghino, 1895, Trouessart, 1898 y 1905, Scott, 1903, Scillato-Yané, 1980, Mones, 1986, Carlini et al, 2005, Gaudin y Wible, 2006; *Thoracotherium priscum* Mercerat, 1891; *Thoracotherium oenophorum* Mercerat, 1891; *Proëutatus oenophorum* Ameghino, 1902; *Proeutatus oenoforus* Bordas, 1941.

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21021: Una placa móvil casi completa. Es alargado, con figura lageniforme conspicua, y figura central plana

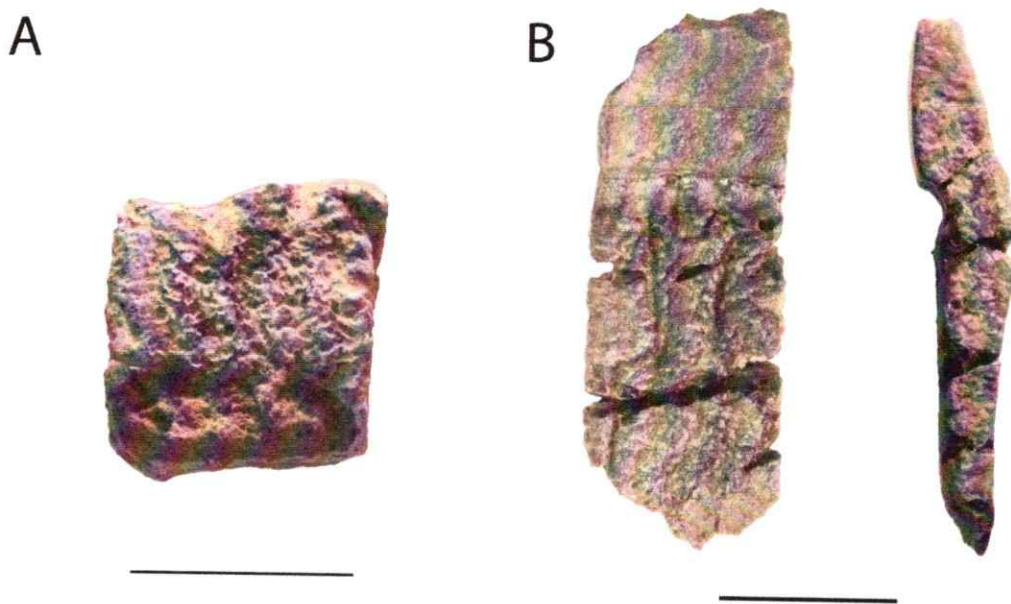


Figura 25. A) *Proeutatus carinatus*; B) *Proeutatus oenophorum*. Placa móvil.

Familia **Glyptodontidae** Gray, 1869

Comentarios: Se han organizado los Gliptodontidos (alrededor de 65 géneros) en cinco subfamilias: Glyptatelinae, Propalaeohoplophorinae, Hoplophorinae (=Sclerocalyptinae), Doedicurinae, y Glyptodontinae (Castellanos, 1932; McKenna and Bell, 1997; Vizcaíno et al., 2003). Las relaciones filogenéticas entre y dentro de estos grupos aún no ha sido resuelta, a lo que se le suma el desconocimiento que se tiene acerca de la variación intraespecífica, y una gran cantidad de especies fundadas pobremente (Croft *et al.*, 2007 cita a Perea, 2005)

Subfamilia **PROPALAEHOPLOPHORINAE** Ameghino, 1891a

Propalaeohoplophorinae *indet.*

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21009 (Figura 26): Fragmentos de caparazón; varios osteodermos unidos, y algunos aislados. El material muestra bastante erosión, exhibiendo color café-blanquecino, preservando el color negro sólo en algunas partes menos erosionadas. El grado de erosión y la disposición de los materiales en terreno sugieren que corresponderían todos a un mismo ejemplar. Los osteodermos son delgados y aplanados, aunque algunos muestran una leve curvatura, y un levantamiento de la figura central. El patrón de las placas se caracteriza por una figura central redondeada rodeada por figuras periféricas generalmente pentagonales.

Comentarios: Si bien se intentó llegar a una asignación más detallada, los caracteres presentes en los osteodermos no permiten distinguir entre géneros como *Propalaeohoplophorus* o *Cochlops*, por lo que se prefirió mantener la asignación a nivel de Subfamilia.

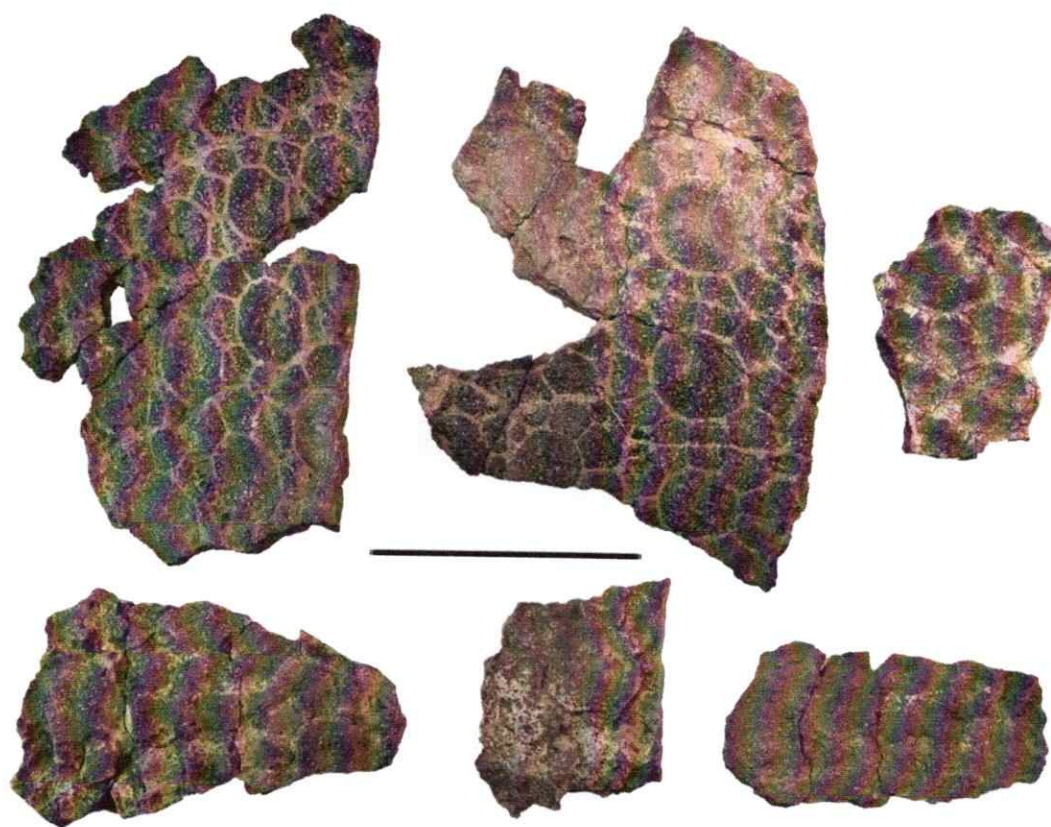


Figura 26. SGO.PV.21009. Varios fragmentos de una coraza de *Propalaeohoplophoriinae* indet. con patrón morfológico afín a *Cochlops* y *Propalaeohoplophorus*.

SGO.PV.21011 (Figura 27A-B): Una vértebra caudal asociada a dos osteodermos.

SGO.PV.21025 (Figura 27C): Varios fragmentos de osteodermos aislados altamente erosionados. Exhiben el patrón de roseta clásico de los Propalaeohoplophorinae.

SGO.PV.21016 (Figura 27D-G): nueve osteodermos laterales muy erosionados, con el mismo patrón de roseta descrito.

SGO.PV.21027 (Figura 27H): Osteodermos aislados, asociados a una porción de pelvis, unida a una placa. Son rectangulares, y presentan el clásico patrón de roseta.

SGO.PV.21002 (Figura 27I) Un osteodermo aislado con la figura central redondeada.

SGO.PV.21022 (Figura 27J): Varias porciones muy fragmentadas de osteodermos, seguramente de un mismo individuo.

Otros restos: SGOPV 21010: varios osteodermos aislados, con el patrón de roseta descrito para los especímenes anteriores. SGO.PV.21013: Varios osteodermos aislados y fragmentados asociados, probablemente del mismo individuo. Alta meteorización. SGO.PV.21017: Restos rodados de un material in situ. Corresponden a osteodermos aislados, completos y fragmentados con poca erosión. SGO.PV.21023: Una porción de un osteodermo aislado. SGO.PV.21031: Varios osteodermos muy fragmentados provenientes de un nivel equivalente al del *Astrapotherium* cf. *magnum* (SGO.PV.21007), unos cuantos metros por debajo del nivel tobáceo. SGO.PV.21026: Varios fragmentos de osteodermos, similares a los de SGO.PV.21031. SGO.PV.21018: Osteodermo aislado. La placa central es redondeada, y está levemente levantada con respecto a las placas laterales.

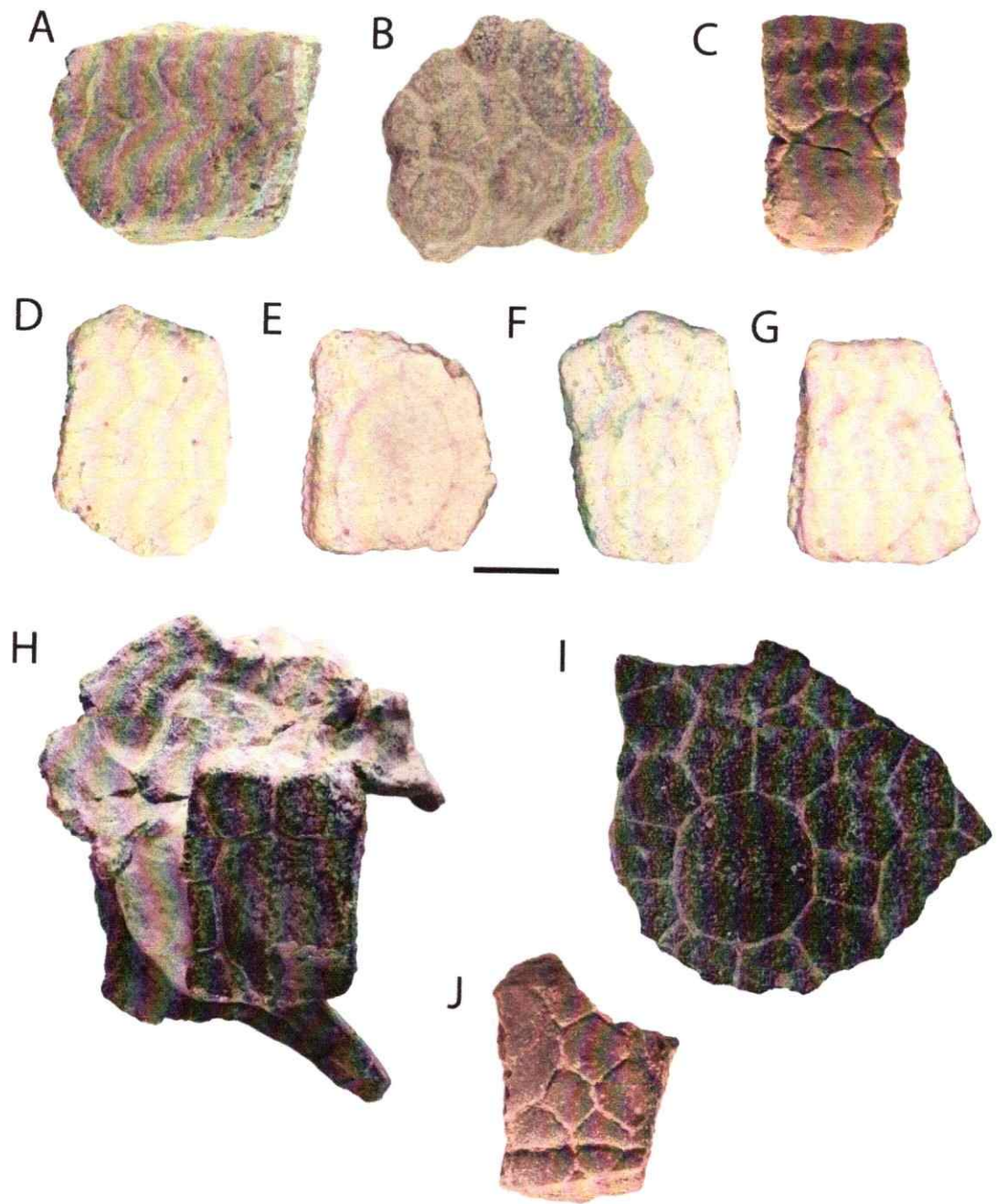


Figura 27. Propalaehoplophoriinae indet. A-B) SGO.PV.21011: Dos fragmentos. C) SGO.PV.21025. D-G) SGO.PV.21016; H) SGO.PV.21027; I) SGO.PV.21002; J) SGO.PV.21022. Barra de escala = 1 cm.

Orden **PILOSA** Flower, 1883
(MEGATHERIIDAE Gray, 1821)

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21035 (Figura 28): Porción de dentario con tres alvéolos de molariformes ovalados, dos de similares características, y uno más pequeño y redondeado; los separa un espacio donde se deduce que hay otro alvéolo relleno con sedimento.



Figura 28. Megatherioidea indet. SGO.PV.21035. Porción de rama mandibular con cuatro molariformes en sección.

Orden **ASTRAPOTHERIA** Lydekker, 1884

Familia **ASTRAPOTHERIIDAE** Ameghino, 1887

Subfamilia **ASTRAPOTHERIINAE** Simpson, 1945

Género *Astrapotherium* Burmeister, 1879

Especie tipo: *Astrapotherium magnum* (Owen, 1853)

Especies incluidas: *Astrapotherium magnum* (Owen) Ameghino; *Astrapotherium patagonicum* Burmeister; *Astrapotherium angustidens* Mercerat 1891; *Astrapotherium voghti* Mercerat 1891 (= *A. ephelicum* sensu Ameghino); *Astrapotherium burmesteri** Mercerat 1891; *Astrapotherium marshi** Mercerat 1891; *Astrapotherium gandryi** Mercerat 1891; *Astrapotherium robustum* Mercerat 1891; *Astrapotherium karaiense* AUTOR; *Astrapotherium delimitatum* Ameghino; *Astrapotherium columnatus* Ameghino; *Astrapotherium nanum* Ameghino; *Astrapotherium giganteum* Ameghino.

Distribución: Argentina y Chile, Mioceno Temprano a Mioceno Medio.

Comentarios: * Ameghino propone que el establecimiento de dichas especies fue realizado bajo elementos no comparables, por lo que no se podría afirmar que *A. marshi* y *A. gandryi* se traten de entidades taxonómicas diferentes a *A. magnum*.

Astrapotherium magnum (Owen, 1853)

(Figura 29)

Diagnosis: *Astrapotherium* se distingue de *Parastrapotherium* en el número de piezas dentales, así como por poseer un cíngulo labial continuo, no interrumpido en los molares superiores. La base del protocono es cilíndrica, mientras que tanto en *Astrapothericulus* como en *Parastrapotherium* éste se ensancha hacia la base. En *Astrapotherium* el cíngulo labial en los premolares tiene forma de V, mientras que en *Astrapothericulus* tiende a ser mucho más recta. Además, en el p4 se observa un surco vertical que separa el talónido del trigónido, el cual es mucho más marcado que lo que se observa en *Astrapothericulus* y en *Parastrapotherium*.

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21007: Porción maxilar derecha casi completa con P3-M3, ambos caninos superiores e inferiores y un premolar inferior aislado, de un ejemplar adulto de *Astrapotherium magnum*. Los caninos superiores son hipselodontes, alargados y levemente curvados, con sección transversal ovalada en su parte proximal; en el extremo distal se observa un corte recto producido por el desgaste con el canino inferior. Los premolares se encuentran reducidos en número y tamaño, siendo notoriamente más pequeños y menos complejos que los molares; carece de P2, y P3-4 están reducidos, carentes de hipocono. El P4 es más grande que el P3 y presenta un bolsillo anterolingual. Los molares son de corona alta, con cíngulo

labial y lingual presente en toda la serie. M1 y M2 poseen contorno trapezoidal, con ectolofos curvados, hipocono bajo y redondeado, una posterofoseta ovalada y un bolsillo antero-lingual. El M2 es más grande que el M1 y presenta una foseta media efímera. El M3 presenta poco grado de desgaste, por lo que presenta un contorno triangular; el protolofos está erosionado. Los caninos inferiores son puntiagudos y largos, pero considerablemente más pequeños que los superiores.

Comentarios: El grado de desgaste de los molares, que permite apreciar la foseta media (efímera) en el M2, así como el contorno triangular del M3, indica que el ejemplar corresponde a un adulto joven. El conjunto de rasgos como la ausencia de P2, ausencia de hipocono en los premolares superiores, foseta media efímera en los molares superiores, e hipocono redondeado en los molares, permite asignar a SGO.PV.21007 al género *Astrapotherium*, mientras que el tamaño corresponde a la talla de *A. magnum*.

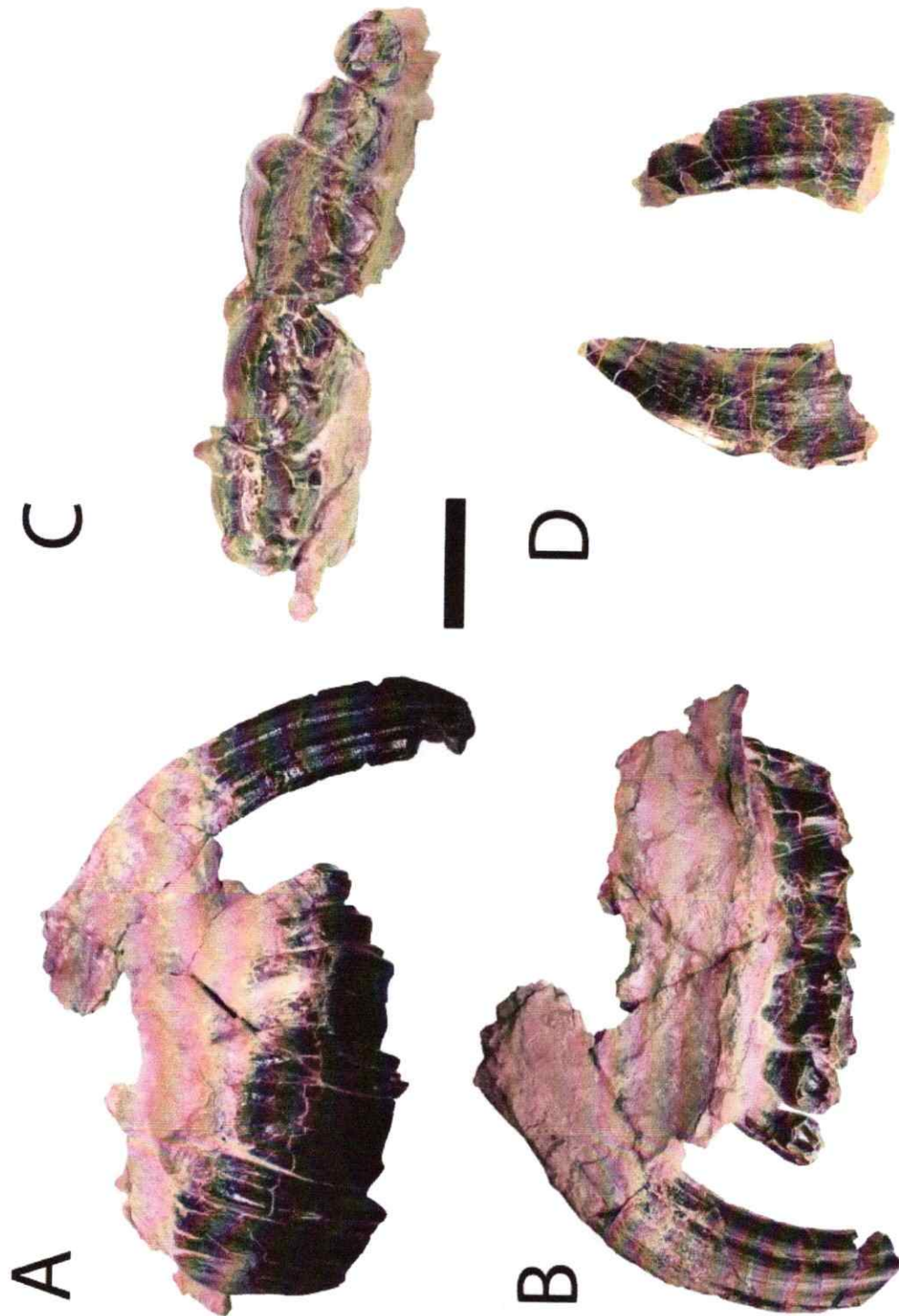


Figura 29.SGO.PV.21007 Porción de rama mandibular derecha de *Astrapotherium magnum* y dos caninos inferiores asociados.
A) Vista labial; B) Vista lingual; C) Vista labial de los caninos inferiores; D) Vista lingual de los caninos inferiores.

Orden **NOTOUNGULATA** Roth, 1903

Suborden **TOXODONTIA** Owen, 1853

Familia **TOXODONTIDAE** Gervais 1847

Subfamilia **NESODONTINAE** Murray, 1866

Género *Adinotherium* Ameghino, 1887

Especie tipo: *Adinotherium ovinum*.

Especies incluidas: *Adinotherium ovinum*, *Adinotherium karaikense*, *Adinotherium robustum*, *Adinotherium splendidum*, and *Adinotherium nitidum*.

Diagnosis: Se distingue de *Proadinotherium* en: poseer un mayor grado de hipsodoncia, sección transversal del I1 con forma de riñón (triangular en *Proadinotherium* y trapezoidal en *Nesodon*), carecer de cíngulo en I1, surco lingual ancho y profundo en los molares. Difiere de *Nesodon* en poseer tamaño menor (dentadura 40-50% más pequeña), patrón de los premolares más sencillo, rostro más ancho, y aparentemente los machos de *Adinotherium* poseerían un hueso dérmico en la región frontal, ausente en *Nesodon*. I3, C y P1 están reducidos en *Adinotherium* lo que genera un angostamiento del cráneo en la unión premaxilo-maxilar; los I1 y I2 están posicionados más transversalmente que en *Nesodon*.

Distribución: Formación Santa Cruz, Patagonia Argentina, Mioceno Temprano tardío, SALMA Santacrucense (Scott, 1912; Madden, 1990); Formación Chucal, norte de Chile, Miocene Tardío temprano, SALMA Santacrucense; Pama Castillo

(Fm. Santa Cruz), Patagonia de Chile, Mioceno Temprano tardío, SALMA Santacrucense (Flynn, *et al.*, 2002).

***Adinotherium* sp.**

(Figura 30)

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21079 (Figura 30A-B): Dos premolares aislados P3? Y P4? Posiblemente de un mismo individuo. Ambos premolares comparten el patrón morfológico, siendo el P3? Un 17% más pequeño que el P4?. Ambas piezas dentales poseen un contorno trapezoidal, y el crochet con forma de Y redondeada, y un pliegue labial en la base del paracono. Una capa de esmalte estriado recubre la pieza a lo largo del ectolofa. No presentan fosetas.

Medidas (L=largo, A= Ancho):

LP3= 10,42 mm; AP3= 13,23 mm. (Alto= 24,65 mm)

LP4= 12,24 mm; 16,35 mm. (Alto= 33,25 mm)

SGO.PV.21069 (Figura 30C): Fragmento maxilar derecho con M2-M3. Este elemento presenta bastante erosión, sin embargo es posible reconocer en ambas piezas dentales el patrón característico de los nesodontinos (crochet en forma de Y, y una foseta ubicada posterior a este).

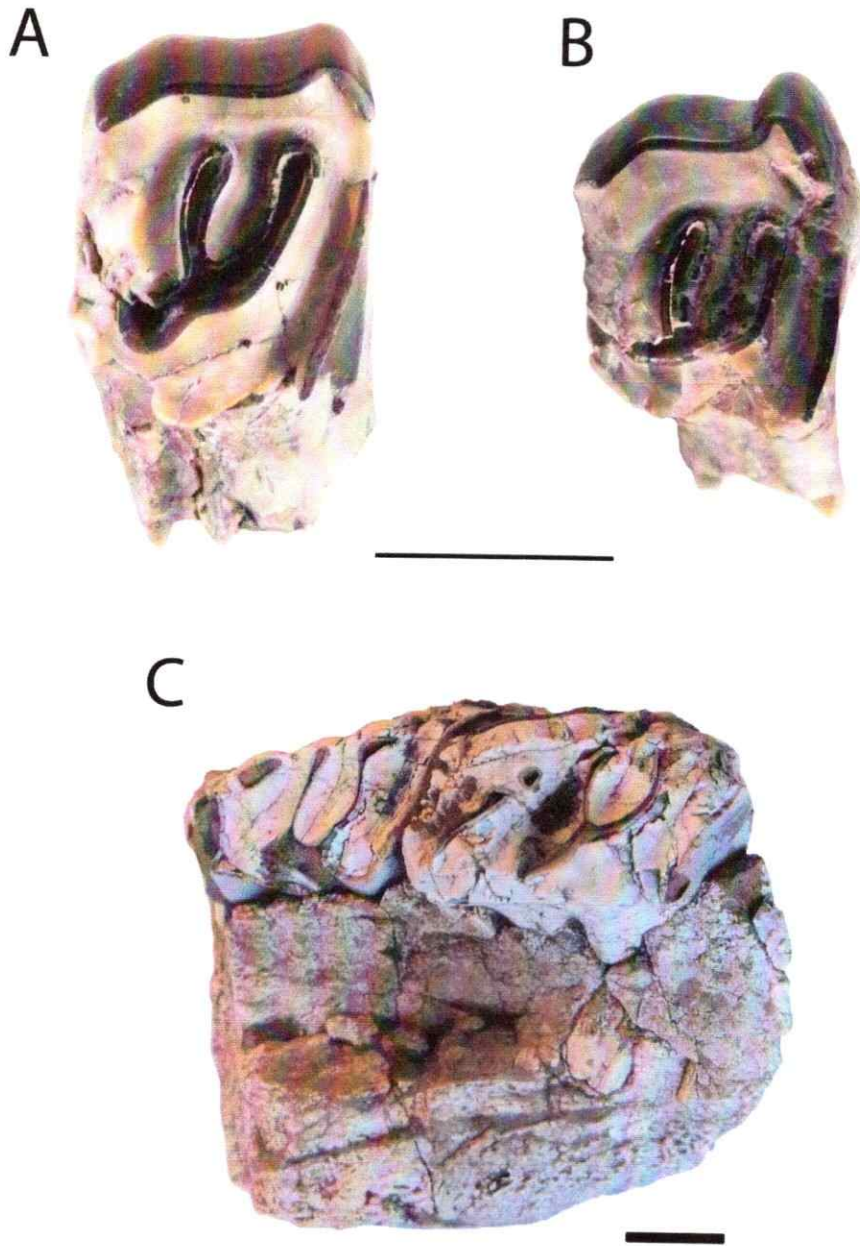


Figura 30. *Adinotherium* sp. A-B) SGO.PV.21079: Vista oclusal de los premolares P4? Y P3? Respectivamente. C) SGO.PV.21069: Fragmento maxilar derecho con M2-M3.

Género *Nesodon* Owen, 1846

Especie tipo: *Nesodon imbricatus* Owen, 1846

Especies incluidas: *Nesodon imbricatus*, *Nesodon conspurcatus*, y *Nesodon cornutus*.

Distribución: Formación Santa Cruz, Patagonia Argentina, Mioceno temprano tardío, Santacrucense SALMA (Scott, 1912; Madden, 1990); Formación Chucal, norte de Chile, Mioceno temprano tardío, Santacrucense SALMA; Formación Curamallín, Chile central, Mioceno temprano tardío, Santacrucense SALMA (Croft, et al., 2003); Pampa Castillo, Patagonia Chilena, Mioceno temprano tardío, Santacrucense SALMA (Flynn, et al., 2002).

Diagnosis y comentarios: *Nesodon* es de mayor tamaño que *Proadinotherium*; presenta mayor grado de hipsodoncia, sección transversal del I1 es trapezoidal; ausencia de cíngulo en I1; presencia de foseta simple y redondeada en los molares superiores; reducción de la banda de esmalte lingual del m1; talónido del m1 con cara posterior externa plana y angulosa; surco lingual ancho en los molares (poco profundo en *Proadinotherium*). Se distingue de *Adinotherium* en poseer mayor tamaño (cercano al doble), carecer de borde posterovetral anguloso en la mandíbula, sección transversal del I1 es trapezoidal y en *Adinotherium* tiene forma

de riñón, posee precíngulo lingual en P2-4, serie p2-p4 larga (en relación al tamaño de la serie m1-m3, ausencia de pliegue anterior y entohipoconúlido en el p3, p4 con corona relativamente baja, reducción de la banda de esmalte del m1, talónido del m1 con cara posterior externa aplanada y angulosa, y la morfología del calcáneo. Se diferencia de *Palyeiodon* en poseer una cresta sagital no reducida, parastilos más desarrollados en los molares superiores, presencia de precíngulo lingual en los premolares superiores, presencia de una foseta (F3) accesoria en los molares superiores, pliegue lingual primario aislado como foseta en estadios tardíos de desgaste en el M2 y M3, presencia de foseta/pliegue (F3) más persistente en los molares superiores, y presencia de fosétidas accesorias en los molares inferiores.

Nesodon imbricatus Owen, 1846

Diagnosis: Difiere de *Nesodon conspurcatus* en poseer un tamaño significativamente mayor. Se distingue de *Nesodon cornutus* en poseer el *occiput* más bajo y carecer de cuernos dermales.

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21005 (Figura 31A-B): M2 izquierdo casi completo, asociado a porciones fragmentarias de M1 o M3, y un m3?. La porción preservada del M2 presenta un contorno subtriangular, con crochet en forma de Y, y dos fosetas: la más cercana al

crochet es pequeña y redondeada, y muy posiblemente desaparezca en un estado más avanzado de desgaste; la otra foseta es alargada, y notoriamente más grande y persistente que la anteriormente descrita. El m3? es relativamente pequeño, y presenta un trigónido considerablemente menor en tamaño que el talónido, donde se puede observar la presencia de una foseta media redondeada; presenta una corona muy alta, y evidencia un estado temprano de desgaste.

SGO.PV.21001 (Figura 31C): Varias porciones de maxilar con fragmentos, muy erosionados, de molares superiores. Exhiben el crochet con forma de Y característico de los Nesodontinos, y su tamaño es consistente con *Nesodon imbricatus*.

SGO.PV.21072 (Figura 31D): Fragmento de molar superior izquierdo muy deteriorado. Se reconocen dos fosetas ovaladas, y el crochet en forma de Y. El ectolofa está roto.

SGO.PV.21080 (Figura 31E): m1 o m2 izquierdo aislado bastante erodado, rota en su base. La superficie oclusal es sencilla, con un pliegue labial conspicuo en el tercio más anterior de la pieza dental; se observa una fosétida alargada en la parte central del molar, y una segunda fosétida hacia posterior de forma redondeada. La primera fosétida debiese corresponder al aislamiento del pliegue lingual meta-entocónido, mientras que la segunda sería el remanente del pliegue ento-hipocónido. El

aislamiento de los pliegues indica un estado de desgaste avanzado, sin ser excesivo como para causar la desaparición de las fosetas, indicando que el ejemplar correspondería a un adulto.

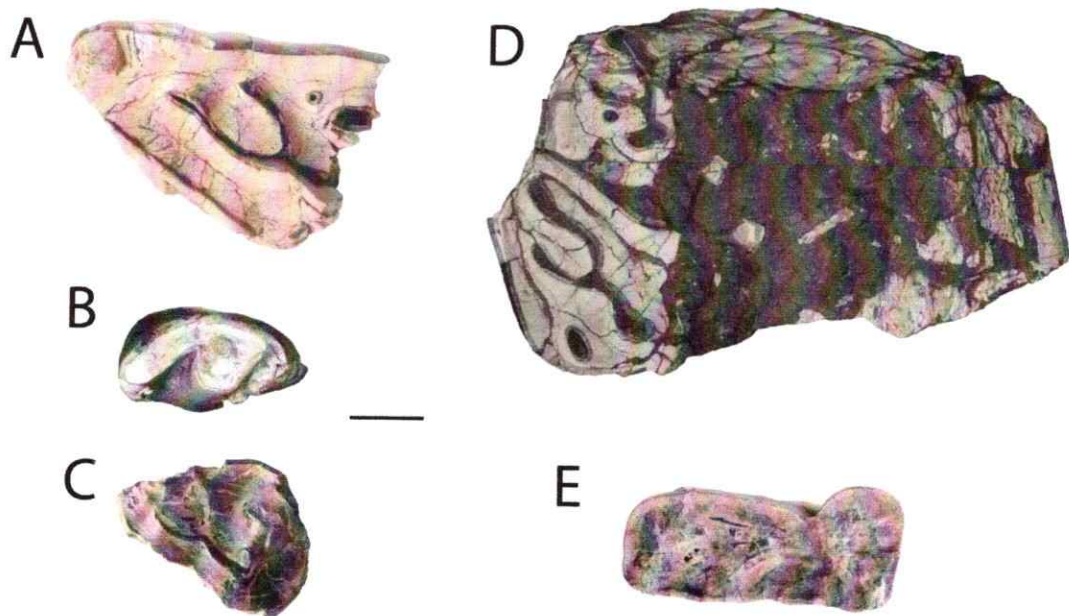


Figura 31. *Nesodon imbricatus*. A) SGO.PV.21005 M2 parcialmente preservado (vista oclusal); B) SGO.PV.21005 m3 con poco desgaste (vista oclusal) C) SGO.PV.21072 fragmento de molar superior izquierdo; D) SGO.PV.21001, porción de maxilar derecho con dos piezas dentales; E) SGO.PV.21080 m1 o m2 izquierdo. Barra de escala = 1cm.

Nesodontinae indet. cf *Nesodon*

(Figura 32)

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21083 (Figura 32A): Porción de rama mandibular derecha con restos muy fragmentarios de dos premolares. En vista labial se observa la pared de trigónido de una pieza bilobulada (p1?), y la pared de un segundo premolar (p2?) de similares características al anteriormente descrito, pero considerablemente más grande que este. En ambas piezas se puede reconocer la presencia de un hipofléxido labial sutil, que le otorga un contorno en forma de "B". En vista oclusal se logra distinguir una fosétida redondeada en la mitad anterior del talónido del p1. La cara labial de los premolares está cubierta casi en su totalidad por una delgada capa de esmalte, la cual presenta una serie de estriaciones onduladas paralelas a la superficie de oclusión, lo que le otorga una superficie levemente rugosa al tacto. La cara lingual de ambas piezas dentales se encuentra completamente destruida, y apenas se logra reconocer una pequeña porción de dentario hacia la base. La porción mandibular preservada permite suponer que el dentario sería alto y robusto. El gran tamaño de los restos es comparable al observado en especímenes de *Nesodon imbricatus*.

SGO.PV.21082 (Figura 32B): Premolar indeterminado inserto en un fragmento de rama mandibular del lado izquierdo, muy deteriorado. En vista oclusal se puede apreciar el hipofléxido que divide la pieza en un trigónido redondeado, y un

talónido alargado a lo menos 1.5 veces más extenso que el trigónido. En vista labial es posible apreciar los bordes de los pliegues meta-entocónido y ento-hipocónido, que generan a las fosétidas media y posterior, respectivamente.

SGO.PV.21070 (Figura 32C-D) Varios fragmentos de piezas dentales muy deteriorados. Se reconoce una porción de rama mandibular con un m1 o m2 en sección (Figura 27C) y un p1 o p2 casi completo, con la base rota (Figura 27D).

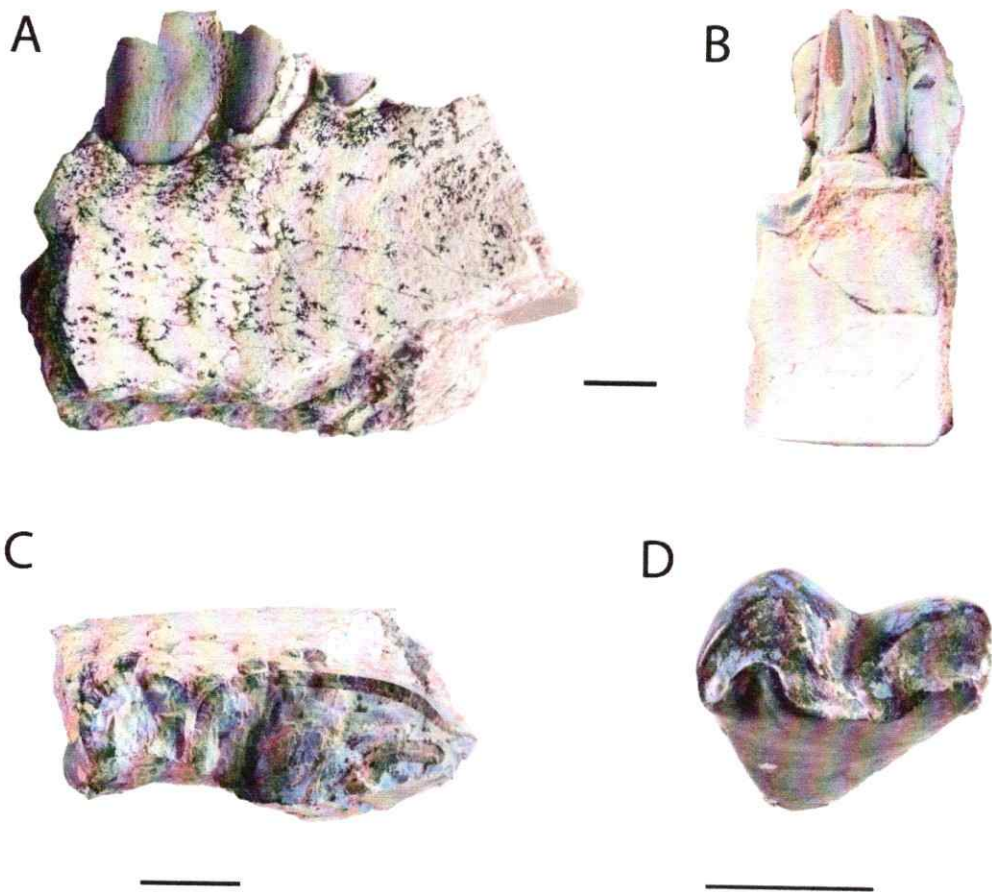


Figura 32. Nesodontinae indet cf. *Nesodon*. A) SGO.PV.21083; B) SGO.PV.21082; C) SGO.PV.21070; D) SGO.PV.21070

Suborden **TYPOTHERIA** Zittel, 1892

Familia **INTERATHERIIDAE** Ameghino, 1887

Subfamilia **INTERATHERIINAE** Simpson, 1945

Género ***Protypotherium*** Ameghino, 1887

Especie tipo: *Protypotherium antiquum* Ameghino, 1885

Especies incluidas: *Protypotherium australe*, *P. praerutilum*, *P. attenuatum*, *P. antiquum*, *P. distinctum*, *P. minutum*, *P. minor*, *P. diversidens*, *P. martini*, *P. obstructum*.

Distribución: Fm. Santa Cruz, Santacruzense; Fm. Arroyo Chasicó, Chasiquense; Barrancas del río Paraná, Entre Ríos, "Mesopotamiense"; Fm. Ituzaingó (base), Mioceno tardío.

Diagnosis: Fórmula dental completa I3/3, C 1/1, P4/4, M3/3. Incisivos superiores comprimidos, con el I1 agrandado, I2-3 y C de similar tamaño y forma; todos los incisivos y canino están oblicuamente implantados, y presentan imbricación. P1 de sección cilíndrica. P2-4 semejantes, con un canal anteroexterno muy profundo; internamente presentan un surco que divide la pieza en un lóbulo anterior pequeño, y uno posterior de tamaño mayor. Premolares y molares presentan imbricación, más acentuada en los primeros, que se opone a la observada en los incisivos y caninos. Los molares comparten el patrón morfológico, y su tamaño disminuye hacia posterior; poseen ectolofa ondulada anteroexternamente por dos crestas estiliformes, menos marcadas en los premolares; la cara interna está dividida por un pliegue labial profundo, que divide la pieza en dos lóbulos; una

delgada capa de cemento cubre los premolares y molares. Incisivos y caninos hipselodontes, premolares y molares hipsodontes. Los i1-2 se insertan oblicuos hacia adelante respecto al plano interno de la sínfisis; un surco interno divide las coronas (carácter que desaparece en estados más avanzados de desgaste); los i3 y c1 son subiguales de tamaño y forma, con coronas anchas y convexas externamente y un amplio surco interno; i3 interno respecto al i2; c1 interno respecto al i3; p1 interno respecto al c1; p1-p2 son pequeños, con raíces simples, y de coronas elípticas; p2 y los demás molariformes inclinados respecto al eje de la serie, en dirección opuesta a la de los incisivos, canino y p1; el tamaño de los premolares aumenta hacia posterior, y no presentan molarización; p3-4 poseen dos surcos perpendiculares opuestos, que dividen la pieza en dos lóbulos desiguales, uno anterior muy grande, y uno posterior más pequeño, subtriangular y desplazado internamente. Los molares son bilobulados por dos surcos (labial más profundo), con el lóbulo posterior de mayor tamaño; el m3 presenta un tercer lóbulo incipiente, debido a la presencia de un surco más, externo, amplio y otro interno profundo. Todos los molariformes inferiores son hipsodontes, con cubierta de cemento.

Comentarios: Tauber (1996) propone una serie de sinonimias dentro del género *Protypotherium*, que se detallan a continuación: Como sinónimos de *P. australe* incluye a *P. distortum*, *P. altum*, *P. lineare* y *P. claudum*; como sinónimo de *P. praerutilium* considera a *P. compressidens* y ¿*P. convexidens*?; como sinónimo de *P. attenuatum* incluye a *P. globosum* y a *P. icochiloides*.

Protypotherium australe Ameghino, 1887

(Figura 33)

Sinónimos: *Toxodontophanus australis* Moreno, 1882; *Protypotherium australe* (Moreno) Ameghino, 1887; *Protypotherium (Toxodontophanus) australe* Ameghino, 1887; *Protypotherium australis* (Moreno) Ameghino, 1889; *Patriarchus palmidens* Ameghino, 1889; *Patriarchus forculosus* Ameghino, 1891; *Patriarchus distortus* Ameghino, 1891; *Patriarchus altus* Ameghino, 1891; *Protypotherium distortum* Ameghino, 1894; *Protypotherium altum* Ameghino, 1894; *Protypotherium lineare* Ameghino, 1894; *Protypotherium claudum* Tauber, 1996.

Comentarios: La diagnosis indica que *Protypotherium australe* corresponde a un mamífero mediano de tamaño similar al de *Dolichotis patagonica*, con la corona de los molares superiores fuertemente excavada, paladar poco profundo y relativamente plano, lóbulo anterior de los molares superiores un poco más ancho que el posterior. Tauber (1996) agrega que *P. australe* se distingue de *Protypotherium attenuatum* y *Protypotherium praerutilum* por poseer un mayor tamaño, incisivos superiores de gran diámetro mesio-distal, con una incipiente abertura basal, molares más imbricados que en *P. attenuatum* y *P. praerutilum*, rostro largo, sínfisis mandibular horizontalizada con implantación inclinada hacia delante de los incisivos.

Buldrini y Bostelmann (2011) y Cassini y colaboradores (2012) plantean que es necesario realizar una revisión taxonómica en detalle del género *Protypotherium* ya

que los rasgos que diferencian a *P. praerutilum*, *P. attenuatum* y *P. australe* son cuestionables.

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21061 (Figura 33A) Fragmento maxilar derecho con el M2-M3 rotos y parte del proceso de la órbita. Los molares presentan un surco lingual en la parte media de la pieza dental, y uno labial que delimita al parastilo. Tamaño similar al observado en *Protypotherium australe*.

SGO.PV.21090 (Figura 33B) Fragmento maxilar izquierdo con M1 o M2. L= 5,57 mm; A= 3,05 mm)

SGO.PV.21064 (Figura 33C) M3 superior derecho (L=6,93 mm; A= 3,91 mm) de talla equivalente a la de *Protypotherium australe*.

SGO.PV.21066 (Figura 33D) Porción posterior de rama mandibular izquierda muy fragmentada con m1-m3?. La morfología de las piezas es muy similar a la observada en SGO.PV.21060.

SGO.PV.21096 (Figura 33E) Fragmento mandibular con p3-4 y trigónido del m1.

SGO.PV.21086 (Figura 33F) Fragmento mandibular con p4 y m1.

SGO.PV.21060 (Figura 33G) Dos porciones de rama mandibular izquierda y derecha asociadas con molariformes en sección, posiblemente de un mismo individuo. La rama izquierda preserva el m1 y el m2, y se encuentra fracturada justo por el borde posterior del trigónido del p4, y a la altura del m3, dejando expuesto el alvéolo de éste, que indica una implantación inclinada hacia adelante. Los molares poseen hipoflexo y pliegue labial enfrentados, separando al trigónido del talónido, los cuales presentan contorno subtriangular de similares proporciones; la superficie oclusal se encuentra desgastada y erosionada, por lo que no es posible reconocer las crestas. La rama derecha posee un deterioro similar a la izquierda; está fracturada por el p2, y presenta el p3-m1 y una parte del trigónido del m2. El p2 se encuentra muy erosionado, pero exhibe un contorno oval, sin evidenciar la presencia de hipofléxido y/o pliegue labial; por su parte el p3 y p4 son bilobulados, con el trigónido considerablemente más pequeño que el talónido (i.e. no se observa molarización de los premolares como en *Interatherium*, *Cochilus* y *Miocochilus*); m1 presenta la misma morfología y tamaño que lo anteriormente descrito para la rama izquierda, lo que sostiene la posibilidad de pertenecer a un único individuo. En ambos elementos se puede observar una delgada capa de cemento recubriendo las piezas dentales.

Medidas: (L: Largo mesiodistal; A_{trigd}: Ancho bucolingual del trigónido; A_{talid}: Ancho bucolingual del talónido):

m1derecho: L= 6,03 mm; A_{trigd}= 2,14 mm; A_{talid}=2,51 mm.

m1izquierdo: L=6,04 mm; A_{trigd}=2,34 mm; A_{talid}=2,50 mm.

m2 izquierdo: L=6,51 mm; A_{trigd}=2,30 mm ; A_{talid}=2,59 mm

SGO.PV.21085 (Figura 33H) Fragmento mandibular izquierdo con sección del m3. Se observa un molar bilobado, con el talónido significativamente mayor en tamaño que el trigónido. Una capa de cemento recubre las caras labial y lingual, siendo esta última la más gruesa. (L=8,10 mm [equivalente a la medida n°8 de Tauber (1996)]).

SGO.PV.21065 (Figura 33I) Porción de maxilar derecho con P4-M3 rotos. El P4 está fragmentado paralelo a la superficie oclusal, de modo que queda expuesta su sección transversal, observándose un lóbulo posterior de tamaño significativamente mayor al anterior, constituyendo entonces un premolar no molarizado. El M1 está roto en su porción posterior, careciendo de metalofo; el M2 es la única pieza preservada en su totalidad; el M3 está fragmentado a la altura del pliegue lingual. En vista oclusal se reconoce el patrón característico de los molares de los interatéridos (bilobulados, hipsodoncia unilateral leve, ectolofo recto); además se observa una capa de cemento que recubre el contorno de las piezas dentales, apreciándose un engrosamiento en la cara lingual, y una interrupción en la base del parastilo, y en la cara posterior del metalofo. En vista labial es posible apreciar la base de la rama ascendente proyectándose casi perpendicular al maxilar, justo por detrás del P4, y hasta la mitad del M3. (L_{M2}= 6,87 mm; A*_{M2}=3,60 mm; *equivalente a la medida n°12 de Tauber (1996))

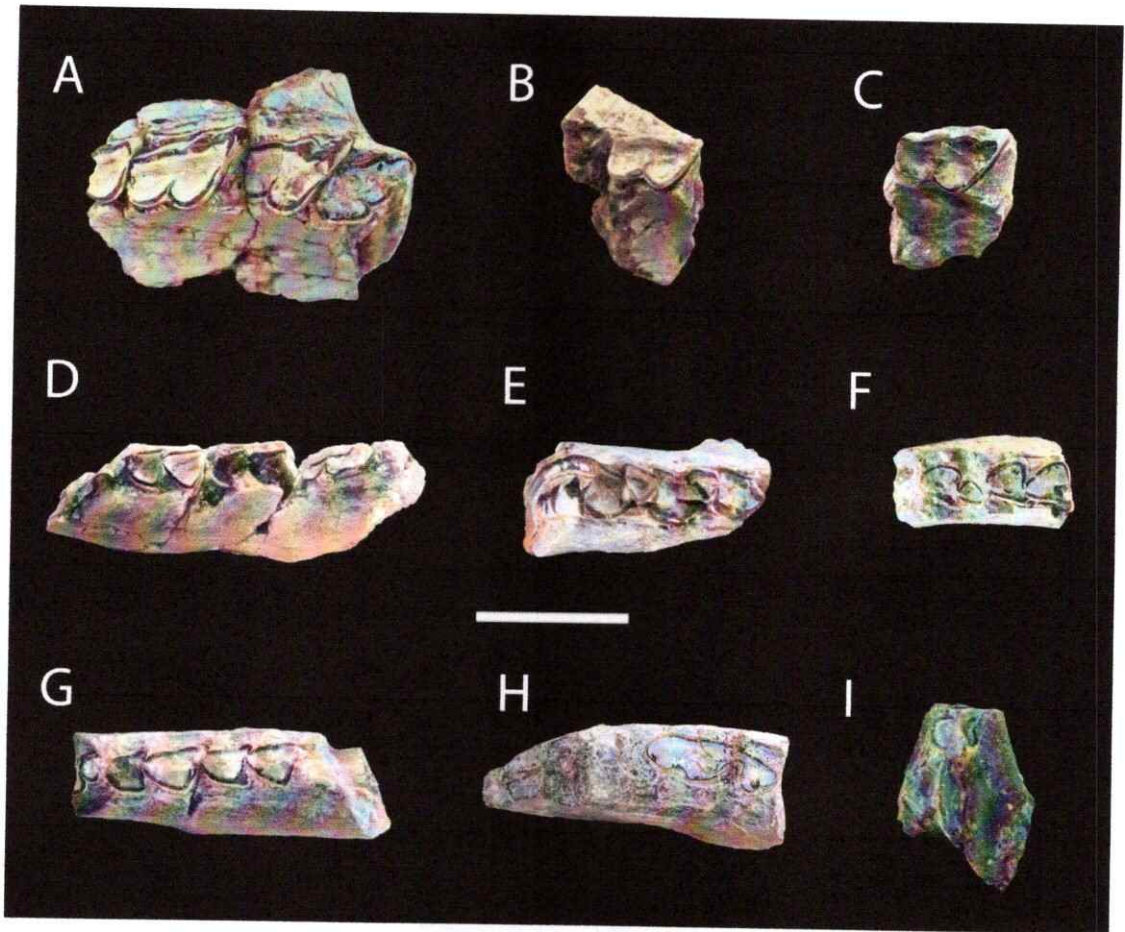


Figura 33. *Protypotherium australe*. A) SGO.PV.21061; B) SGO.PV.21090. C) SGO.PV.21064 D) SGO.PV.21066 E) SGO.PV.21096 F) SGO.PV.21086 G) SGO.PV.21060 H) SGO.PV21085. I) SGO.PV.21065.

Género *Interatherium* Ameghino, 1887

Especie tipo: *Interatherium*

Especies incluidas: *Interatherium robustum*, *Interatherium extensum* (Ameghino 1889), *Interatherium excavatum* (Ameghino 1889)

Diagnosis: Cráneo corto, profundo y un tanto globoso, alargándose abruptamente a partir del segundo molar; se asemeja a la morfología general de *Mesotherium*. La región facial es alta y las órbitas un tanto desplazadas hacia el frente, con el arco cigomático provisto de grandes apófisis descendentes, sobre las órbitas. La cápsula auditiva está muy desarrollada. La mandíbula es muy alta y presenta gran desarrollo postcondilar. Los dientes anteriores varían en número, siendo el primer incisivo más grande que los otros, que son pequeños, así como los caninos. Los premolares y molares permanentes, difieren de los de *Protypotherium* por el gran aumento del ángulo antero-externo y por la robustez de las ondulaciones del ectolofio, son hipsodontes y sin raíces, pero los dientes de leche son de corona baja. Los P3-P4 son molariformes, mientras que los p2-m2 presentan trigónido y talónido triangulares, separados por una escotadura mediana; el m3 posee el talónido alargado posteriormente, con un tercer lóbulo. Sus miembros locomotores son más cortos que los de *Protypotherium*.

Comentarios: Los rasgos clásicos utilizados para distinguir entre las especies *Interatherium*, como el menor tamaño del I3, y la sutura fronto-nasal recta en *I. extensum*, y la forma de lira de las crestas temporales de *I. excavatum*, han sido

cuestionadas (Sinclair, 1909). Sin embargo, *Interatherium robustum* se puede diferenciar de las otras especies por poseer un proceso descendente del maxilar alargado, y la presencia de pequeños diastemas que separan al I3 del I2 y del C.

***Interatherium robustum* Ameghino, 1887**

(Figura 34)

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21084 (Figura 34A) Porción anterior de cráneo con serie dental derecha I1, P1-P4 y M3, e izquierda C-P4. Se encuentran preservados parte del hueso premaxilar, maxilar, nasal y frontal.

- Cráneo: El premaxilar se extiende anteriormente unos 4 mm por delante extremo más anterior del nasal; en vista palatal se observan los forámenes incisivos, simétricos y alargados.

El maxilar está muy deteriorado, por lo que no es posible reconocer la sutura premaxilo-maxilar; se observa un ensanchamiento del rostro a la altura del P1. Los procesos ascendente y descendente del maxilar forman parte de la órbita, la cual pareciera ser ovalada, y levemente orientada hacia anterior. En la parte posterior de la órbita derecha se puede observar una porción ósea que podría corresponder a parte del yugal.

El nasal está roto, preservándose sólo la porción derecha más anterior; por el espacio existente entre la porción preservada de nasal, y la parte anterior del hueso frontal, se puede decir que el nasal es corto.

El frontal es aplanado, levemente levantado en la zona de la cresta sagital. Si bien no es posible observar la sutura nasofrontal, es de suponer que la fractura y pérdida del nasal ocurrió por sobre la línea de la sutura, por lo que ésta habría tenido forma de C abierta hacia posterior

El paladar es cóncavo y corto. La sutura palatina-lateral se extiende en la línea media del proceso palatino del maxilar, recta con un zig-zag sutil.

- Dentición: El I1 derecho es ancho (A= 5.11 mm); I2 e I3 no están preservados, pero el espacio existente entre el I1 y el P4 hace suponer que son de tamaño bastante menor al del I1; el C izquierdo preservado está muy reducido (L=2,76 mm) y presenta una superficie oclusal entre ovalada y trapezoidal. El P1 (L= 2,89 mm; A= 2,49 mm) es un poco más grande que el C, y exhibe un borde anteroexterno vertical, con un surco lingual poco profundo en el primer tercio de la pieza dental, y un surco/pliegue labial bastante anterior, que delimita el parastilo orientado hacia anterior. El P2 (L= 3,98 mm; A= 3,14 mm)* es de tamaño significativamente mayor al P1, con morfología labial similar; el surco lingual está ubicado en la parte media de la pieza dental, separando dos lóbulos redondeados. El P3 (L= 4,08 mm; A= 3,48 mm)* presenta la misma morfología que P2, y tamaño levemente superior. P1-P3 son rectangulares, con la mayor extensión en el eje antero-posterior. P4 (L= 4,00 mm; A= 3,55 mm)* es

más cuadrangular que los otros premolares, ensanchándose bucolingualmente; el surco que separa el parastilo del protocono en el P4 es más sutil que en P1-3. El M3 derecho (L= 4,89 mm; A= 2,77 mm)* presenta la morfología típica de los molares de los interatéridos, con dos lóbulos redondeados de tamaño similar, delimitados por un surco labial y uno lingual; se observa una delgada capa de cemento recubriendo el M3, interrumpiéndose en sus extremos más anterior y posterior.

*Todas las medidas, exceptuando la del canino, fueron realizadas en la serie dental derecha.

SGO.PV.21076 (Figura 34B) Porción maxilar derecho con P3-M2. La morfología de los premolares es muy semejante a lo descrito para SGO.PV.21084. P4 es más grande que P3. El M1 es el molar más grande de la serie preservada, con talla similar a la del P4. M2 es morfológicamente muy similar al M1, pero de tamaño un poco menor. LA morfología general de los molares y premolares es muy similar, siendo la principal diferencia entre ambos, la profundidad del surco labial que separa el paracono del parastilo, que en los premolares es muy profundo, mientras que en los molares se va volviendo cada vez más superficial, condición que pareciera acentuarse en la medida que aumenta el desgaste de la pieza dental. Todas las piezas son hipselodontes, bilobuladas y con hipsodoncia unilateral más evidente en los molares. Una delgada capa de cemento recubre el esmalte, interrumpiéndose en las caras anterior y posterior.

Tabla 3. Medidas en milímetros de los molares de SGO.PV.21076 tomadas según lo indicado por Tauber (1996), L corresponde al Largo anteroposterior, y equivale al N°11 de Tauber, mientras que A es el Ancho Bucolingual que equivale al N°12 de Tauber.

	P3	P4	M1	M2
Largo	3,51	3,78	4,25	4,19
Ancho	2,86	3,29	3,35	3,15

SGO.PV.21063 (Figura 34C) Porción media de rama mandibular izquierda con p2-m3, rota por delante del p2, y por detrás del m3. La superficie oclusal de las piezas dentales se encuentra deteriorada, pero se puede apreciar un menor tamaño al observado en los restos de *Protypotherium australe*. Los premolares son bilobados, con el hipofléxido y la escotadura del pliegue labial enfrentados; la relación de tamaño entre el trigónido y el talónido es cercana a uno, por lo que se considera que están molarizados. Por su parte los molares son levemente más grandes que los premolares, y exhiben el mismo patrón bilobado. En vista labial, y debido a la ausencia de una parte del dentario, es posible apreciar la superficie labial del m3, que destaca por su hipsodoncia, y una delgada capa de cemento que recubre casi en su totalidad el contorno de la pieza dental, con excepción de su extremo posterior; además es posible apreciar que el m3 está insertado inclinado hacia adelante en la mandíbula.

SGO.PV.21091 (Figura 34D) Fragmento mandibular muy deteriorado con p3-m2 y restos del m3. El resto se encuentra fragmentado paralelo a la superficie oclusal,

exponiendo la sección transversal de los molares; en esta se puede apreciar la forma típica de los molares de los interatéridos, y la molarización de los premolares. La talla de las piezas dentales es similar a la observada en otros restos de *Interatherium robustum* presentados en este trabajo.

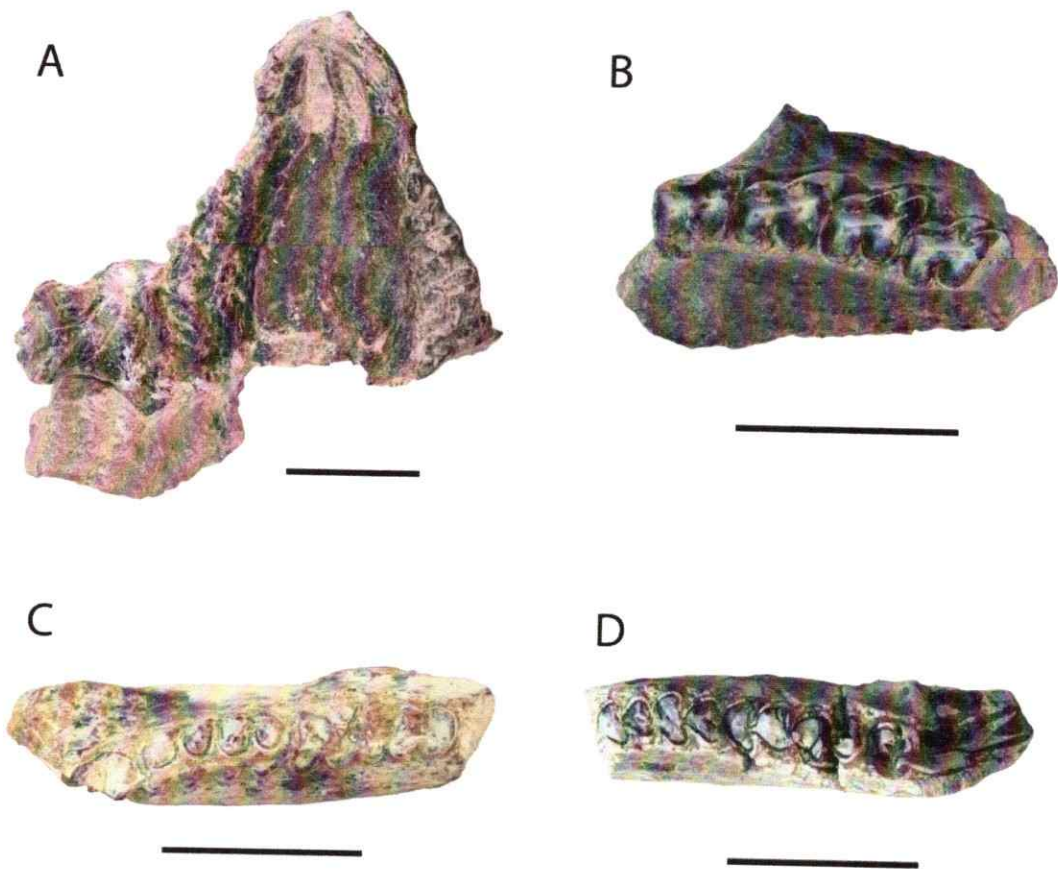


Figura 34. *Interatherium robustum*. A) SGO.PV.21084; B) SGO.PV.21076; C) SGO.PV.21063; D) SGO.PV.21091. Barra de escala = 1 cm.

Interatheriinae indet

(Figura 35)

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21095 (Figura 35A) Porción posterior de maxilar derecho con M1-M3?, y parte del proceso ascendente de la órbita. El material está fragmentado anteriormente, perdiendo el protocono y el parastilo; hacia posterior está roto en la parte media del M3. En vista oclusal se puede reconocer parte de la sutura maxilopalatina, que se extiende curvamente hasta la altura del surco lingual del M1 (podría extenderse un poco más anteriormente en la parte no preservada). Los molares exhiben el patrón típico de los interatéridos, y un tamaño mayor al de *Interatherium robustum*, y menor al de *Protypotherium australe* ($L_{M2} = 6,09$ mm; $A_{M2} = 3,48$ mm).

SGO.PV.21088 (Figura 35B) Ambas ramas mandibulares, unidas en la sínfisis y rotas en el proceso ascendente de la mandíbula. El material se encuentra muy deteriorado, pero se logra apreciar que no presenta diastema. Las superficies oclusales de los molares se encuentran erosionadas, sin embargo, es posible observar un hipofléxido lingual en los premolares, que divide la pieza dental en la mitad, y se encuentra levemente orientado hacia anterior, enfrentado a un pliegue labial, dándole una forma bilobulada; esta característica, junto al tamaño es coincidente con lo que se observa en otros restos asignados a *Interatherium sp.*

SGO.PV.21077 (Figura 35C): Porción anterior de un premaxilar, con sección transversa de ambos I1, de tamaño muy reducido. En vista rostral se aprecia el contorno circular-ovalado de los incisivos, pudiendo corresponder a la base de éstos, o bien a su raíz. Si bien no se encuentran preservados los demás incisivos, es posible inferir que los i1 no poseen hipertrofia.

SGO.PV.21075 (Figura 35D) Porción anterior de sínfisis mandibular con ambos i1 e i2 preservados. En vista oclusal, los i1 presentan un contorno ovalado muy alargado, mientras que los i2 son ovalados, pero de extensión mesiodistal mucho más reducida (un poco menos de la mitad del i1). Una delgada capa de cemento recubre las caras labial y lingual de los incisivos.

SGO.PV.21068 (Figura 35E) Porción de rama mandibular derecha muy deteriorada, con cuatro piezas dentales. El material está fragmentado paralelo a la superficie oclusal, exponiendo la sección transversal de las piezas dentales. En vista oclusal se observa un aumento de tamaño de los molares hacia posterior, con un hipopléxico levemente orientado hacia anterior, enfrentado a un pliegue lingual de similares características, en todas las piezas; también se aprecia una capa de cemento que recubre el esmalte en las caras labial y lingual. En vista anterior y posterior, se puede observar la hipsodoncia de las piezas. En vista labial se observa un foramen que podría corresponder al foramen mentoniano?; dada la posición de este foramen en los interatéridos, la serie dental observada podría tratarse de p4-m3.

Dada la posición de las escotaduras labial y lingual, es posible especular que los lóbulos del p4 son de tamaño similar, lo que permite descartar a *Protypotherium* sp.; sin embargo, no es posible discriminar entre otros géneros de Interatéridos hipselodontes post-Deseadenses como *Interatherium*, *Cochilus*, y *Miocochilus*.

SGO.PV.21067 (Figura 35F) Porción mandibular muy fragmentado, con un molar bilobado en sección, de talla similar a lo observado en *Protypotherium australe*.

SGO.PV.21062 Fragmento mandibular con m1 o m2 izquierdo. El molar es bilobulado, con el lóbulo anterior levemente más pequeño que el posterior. El pliegue labial es poco profundo, y se encuentra enfrentado al hipofléxido. El tamaño es similar a lo observado en *Interatherium robustum*.

SGO.PV.21093 (Figura 35G) Fragmento mandibular bastante erosionado, con restos de molares y premolares en sección.

SGO.PV.21096 (Figura 35H) Fragmento mandibular deteriorado con p3-p4 y trigónido del m1. Las piezas dentales preservadas son bilobadas, y de talla similar a la observada en *Protypotherium australe*.

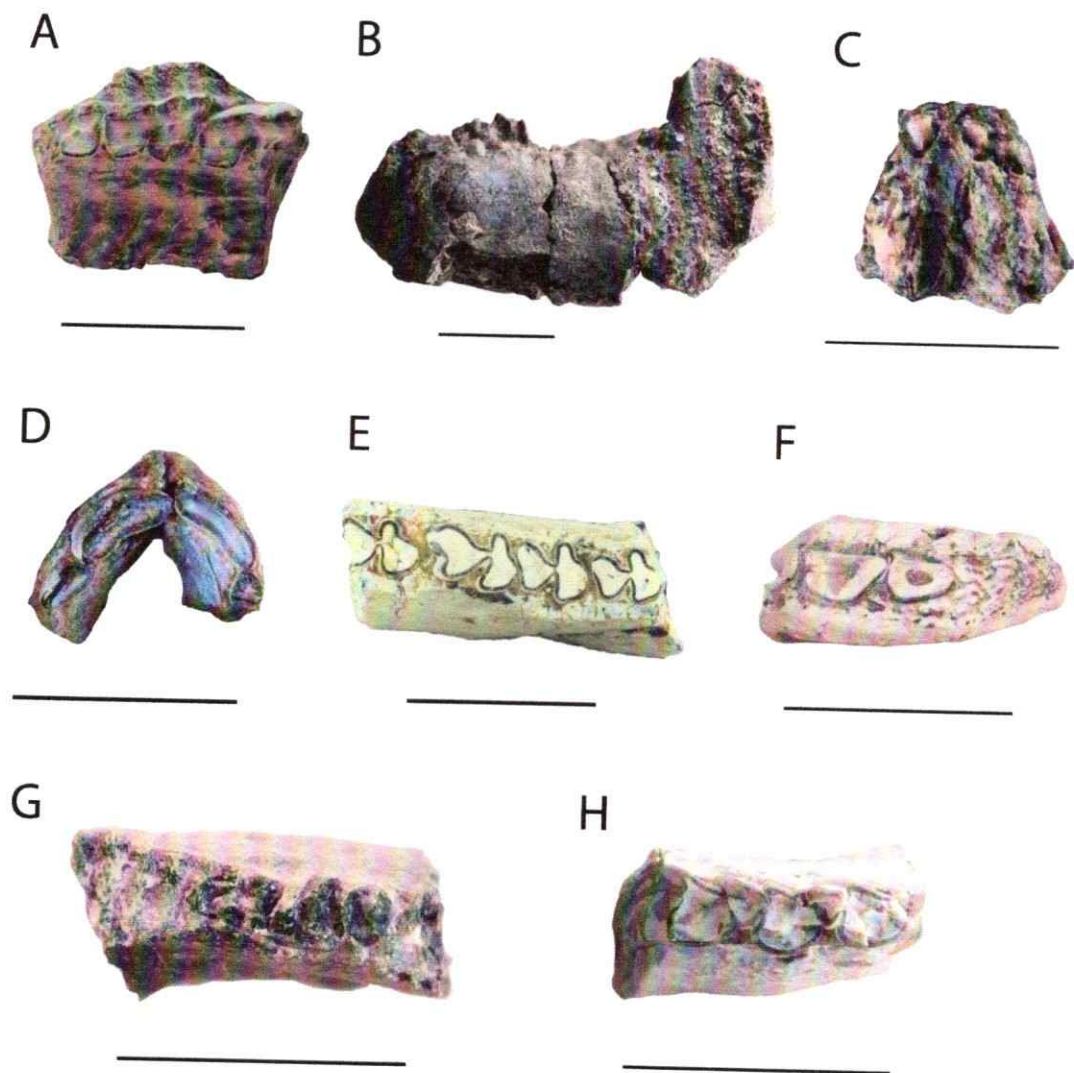


Figura 35. Interatheriinae indet. A) SGO.PV.21095; B) SGO.PV.21088; C) SGO.PV.21077; D) SGO.PV.21075; E) SGO.PV.21068; F) SGO.PV.21067; G) SGO.PV.21093; H) SGO.PV.21096. Barra de escala = 1 cm.

Familia **HEGETOTHERIIDAE** Ameghino, 1894

Subfamilia **HEGETOTHERIINAE** Ameghino, 1894

Género *Hegetotherium* Ameghino, 1887

Especie tipo: *Hegetotherium mirabile*.

Especies incluídas: *H. mirabile*, *H. convexum*, *H. minum*, *H. anceps*, y *H. novum*.

Diagnosis: Se diferencia de *Ethegotherium* en carecer de un surco labial medio, entre el paracono y el metacono en los molares superiores; molares inferiores imbricados; raíz de los molares inferiores labial a la serie dental; talónido del m3 con surco labial. Se distingue de *Prohegetotherium* en poseer molares superiores sin surco medio labial entre el paracono y el metacono; P2/p2 mucho más pequeños que P3/p3; surco lingual del talónido del m3 reducido o ausente. Se diferencia de *Hemihegetotherium* en carecer de una delgada capa de cemento en la cara lingual de los molares superiores e inferiores; en poseer molares con cara lingual rectas o levemente convexas; por la presencia variable de un parastilo pequeño bien demarcado y surco del parastilo en el M1-2; presencia de una muesca en la cara distal del M3.

Distribución: Formación Sarmiento, Patagonia, Argentina, Mioceno temprano, Colhuehuapense SALMA (Bordas, 1939); Fm. Santa Cruz, Patagonia, Argentina, Mioceno temprano tardío, Santacruzense SALMA (Sinclair, 1909); Fm. Chucal,

Norte de Chile, Mioceno temprano tardío, Santacrucense SALMA (Croft et al., 2004); Pampa Castillo, Patagonia Chilena, Mioceno temprano tardío, Santacrucense SALMA (Flynn et al., 2002); Fm. Collón-Curá, Patagonia Argentina, Mioceno medio, Colloncureense SALMA (Bondesio et al., 1980); Fm. Nazareno, Bolivia, Mioceno medio?, ?Colloncureense SALMA (Oiso, 1991).

Hegetotherium mirabile Ameghino, 1887

(Figura 36)

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21099 (Figura 36A): Porción craneal con P3 y P4 enteros, y el M1 roto, correspondientes al lado izquierdo. Los molariformes son euhipsodontes, carentes de esmalte en su porción posterobucal y presentan una delgada capa de cemento que se extiende sobre las caras labial y lingual. Se implantan sub-verticalmente en el maxilar, y la pared posterior es recta. Ambas piezas exhiben características muy similares, su contorno es trapezoidal, pero el largo anteroposterior es mayor en P4 que en P3, mientras que el ancho casi no varía entre ellos. Si bien se observa el desarrollo de un parastilo, no presenta un surco parastilar (como el de *Hegetotheriopsis sulcatus*). Un rasgo interesante es la presencia de un remanente de foseta en la porción media anterior de los premolares, lo que podría estar indicando un estadio de poco desgaste de los molariformes.

SGO.PV.21087 (Figura 36B): Porción derecha de maxilar con dos molariformes de similar tamaño. Las piezas conservadas presentan contorno trapezoidal, sin surcos labiales ni linguales marcados; presentan hipsodoncia unilateral, lo que genera una superficie oclusal aterrazada, más alta hacia la cara labial. No presenta fosetas. Posee un parastilo desarrollado, y carece de surco parastilar.

SGO.PV.21058 (Figura 36C): Porción de cráneo con 3 molariformes trapezoidales sin surcos ni fosetas, asociados a dos molares aislados de similares características, con recubrimiento de cemento.

SGO.PV.21089 (Figura 36D): Porción muy fragmentaria de maxilar, con dos molariformes trapezoidales, sin surcos ni fosetas.

SGO.PV.21074 (Figura 36E-F): Fragmento de sínfisis mandibular, con incisivos y canino rotos en sección; el canino se encuentra inserto en la mandíbula, desplazado hacia labial, respecto a la serie dental. Asociados a un molariforme (M1?) superior izquierdo aislado de sección trapezoidal, con el parastilo y metacono rotos; se observa una franja alargada más oscura, en el centro del molar, similar a lo observado en SGO.PV.21099, pero más larga. Asociado a estos restos se obtuvo una bula timpánica de tamaño congruente que podría pertenecer al mismo individuo.

SGO.PV.21078 (Figura 36G): Porción de rama mandibular izquierda con m1y m2, rota en por el trigónido del m1, por detrás del m2, y a la altura del foramen mentoniano. Las piezas dentales poseen superficies oclusales aterrazadas, con un único surco labial profundo que separa el trigónido del talónido, ambos de contorno subtriangular; el talónido es más largo y ancho que el trigónido en el m2. El esmalte se interrumpe en las porciones distolingual y mesial, y una capa de cemento recubre las caras labial y lingual. El ectolófido es levemente convexo y no presenta pliegues linguales.

El m1 carece de la porción anterior del trigónido, pero se estima que su tamaño es similar al del m2. En el m2 se hace evidente un mayor tamaño del talónido respecto al trigónido. **Medidas:** $A_{\text{tal}}= 2,44 \text{ mm}$; $A_{\text{trig}}=3,13 \text{ mm}$; $L=6,27 \text{ mm}$.

SGO.PV.21056 (Figura 3H6): Dos fragmentos dentario derecho con m1? y m3 respectivamente. El m1? muestra características similares a las observadas en el m1 de SGO.PV.21078. El m3 se encuentra fragmentado paralelo a la superficie oclusal, exhibiendo la sección transversal del molar, en la que se aprecia un trigónido pequeño, acompañado de un talónido de al menos 2.5 veces su extensión; el molar y dentario están fragmentados, permitiendo observar la hipsodoncia de la pieza.

SGO.PV.21057 (Figura 36J-K): Dos fragmentos mandibulares con molares hipselodontes muy deteriorados. Se observa un surco labial, mientras que la cara lingual se presenta sin escotaduras.

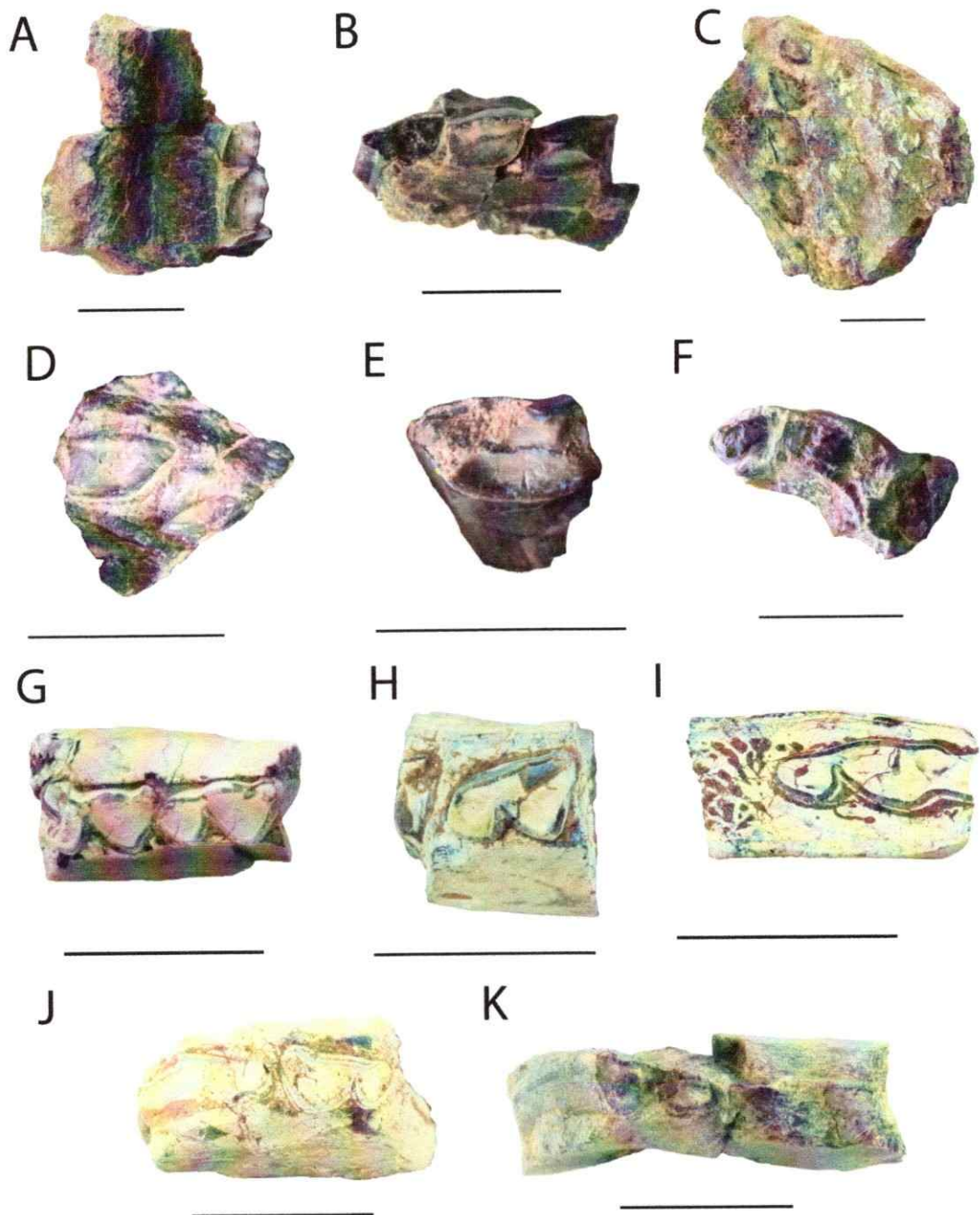


Figura 36. *Hegetotherium mirabile*. A) SGO.PV.21099; B) SGO.PV.21087; C) SGO.PV.21058; D) SGO.PV.21089; E) SGO.PV.21074, molar aislado; F) SGO.PV.21074, sínfisis; G) SGO.PV.21078; H) SGO.PV.21056; I) SGO.PV.21056; J) SGO.PV.21057; K) SGO.PV.21057. Barra de escala = 1 cm.

Orden **LITOPTERNA** Ameghino, 1889

Suborden **LOPHOLIPTERNA** Cifelli, 1983

Familia **PROTEROTHERIIDAE** Ameghino, 1887

SUBFAMILIA Proterotheriinae, Ameghino, 1887

(Figura 37)

Diagnosis (Serie dental inferior): Los c1-p2 están reducidos, y son subiguales; los p4-m3 de las especies más basales (oligocenas) no poseen paracónido ni paralófidio; el hipoconúlido del m3 con tiende a formar un tercer lóbulo; el entocónido puede estar presente o no, y cuando está presente se encuentra conectado al hipoconúlido o independiente (Schmidt 2013, a partir de Villafañe 2005).

Comentarios: Si bien los restos presentan notable similitud con aquellos asignados a *Proterotherium* sp. (SGO.PV. 2209) provenientes de Pampa Castillo (Flynn *et. al*, 2002), es preferible mantener la asignación a un nivel un poco más amplio, dado que la diagnosis para el género *Proterotherium* (Soria 2001; Schmidt 2013) está referida sobre características de la serie dental superior, y los restos descritos corresponden a elementos de la serie inferior

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21054 (Figura 37A-C) porción de rama mandibular izquierda con p4? y alveolo del m1?. La pieza está parcialmente completa, con una fractura en su extremo anterior interno (lingual); es bicreciente con trigónido y talónido subiguales. Presenta un marcado surco labial continuo que se extiende desde el extremo más anterior de la pieza, hasta la cara distal. Las cúspides son puntiagudas, evidenciando un estado temprano de desgaste. No es posible descartar que se tratara de un premolar deciduo, cuya morfología suele ser similar a la de los molares con poco desgaste; incluso, muestra una morfología bastante similar a la que presenta el resto MACN-PV 9155 (Schmidt 2013, lámina 2, N°16), correspondiente a un dp4 izquierdo de *Brachytherium cuspidatum* (Protherotheriinae).

Medidas (L= largo, A= Ancho, Al= Alto máximo de la corona en la cara labial)

L= 11,66 mm; A=7,04 mm.; Al = 6,66 mm.

SGO.PV.21053 (Figura 37D-F) Porción de rama mandibular izquierda con un molar aislado casi completo. El molar es bicreciente (con forma de dos medias lunas), con trigónido considerablemente más pequeño y cerrado que el talónido. La corona es alta, y un poco mayor en la cara labial que en lingual. Presenta un cingulo labial interrumpido en el hipofléxido, y más marcado hacia la zona medial; en la cara lingual se observa un cingulo poco definido, restringido a las partes más anterior y posterior de la pieza dental. A la lupa se observan sutiles crenulaciones en la

superficie del esmalte, las cuales se disponen ondulosas y paralelas a la superficie de desgaste del molar.

Medidas (L= largo, A= Ancho, Al= Alto máximo de la corona en la cara labial):

L= 11,62 mm; A=7,20 mm; Al = 9,89 mm.

Comentarios: Si bien no ha sido posible asignar a nivel de género las piezas anteriormente descritas, parecieran tratarse de entidades taxonómicas diferentes, o a lo menos, a distintas piezas de la serie molar inferior.

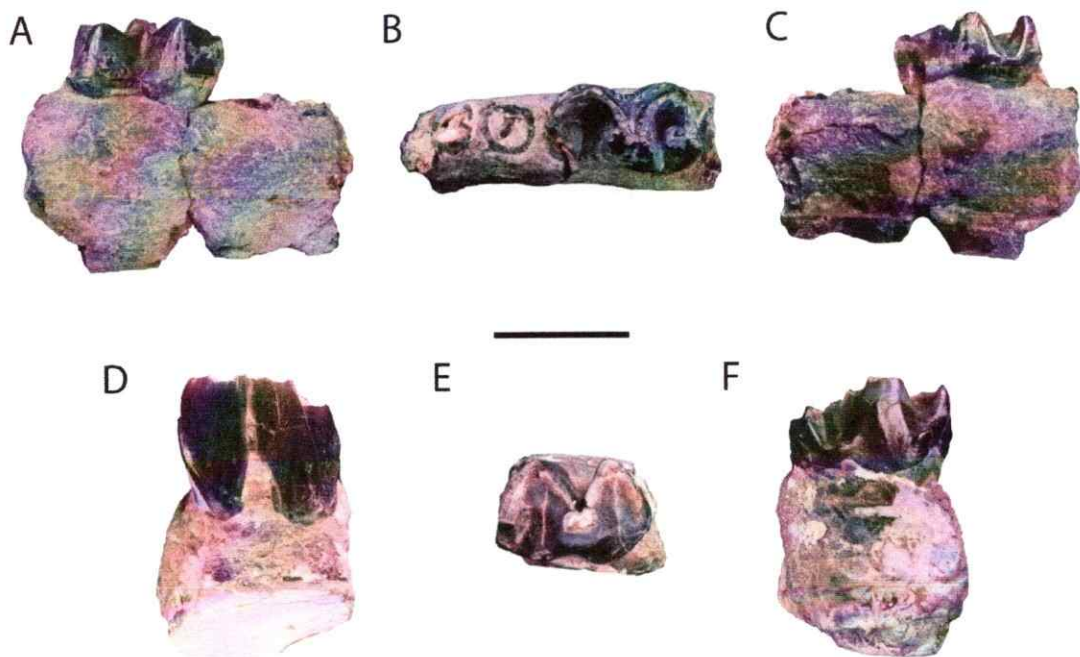


Figura 37. Protheroteriinae indet. SGO.PV.21054 (A-C) A) Vista labial; B) Vista oclusal; C) Vista lingual; SGO.PV.21053 (D-F) D) Vista labial; E) Vista oclusal; F) Vista lingual.

Barra de escala = 1 cm

Orden **RODENTIA** Bowdich, 1821

Suborden **HYSTRICOGNATHI** Tullberg, 1899

Infraorden **CAVIOMORPHA** Wood, 1955

Superfamilia **CAVIOIDEA** Kraglievich, 1930

Familia "**EOCARDIIDAE**" Ameghino, 1891

Género "*Eocardia*" Ameghino, 1887a

Especie tipo: *Eocardia montana* Ameghino, 1887a

Especies incluidas: *E. montana* Ameghino, 1887a; *E. fissa* Ameghino, 1891a; *E. excavata* Ameghino, 1891b; *E. robusta* Vucetich, 1984; *E. robertoi* Vucetich, 1984.

Distribución: Provincia de Santa Cruz, Argentina, Mioceno temprano tardío (Santacrucense SALMA); Pampa Castillo, Patagonia Chilena, Mioceno temprano tardío (Santacrucense SALMA).

Comentarios y rasgos diagnósticos:

Tradicionalmente, se ha dividido Eocardiidae en dos subfamilias: Luantinae (*Asteromys* y *Luantus*) y Eocardiinae (*Chubutomys*, *Phanomys*, *Schistomys*, *Eocardia*, *Matiamys* y *Neophanomys*) (Wood & Patterson, 1959; McKenna & Bell, 1997; Kramarz, 2006). Luantinae se distingue por poseer fosetas y fosétidas permanentes, carecer de metalófido en m1-m2, ausencia de cemento, y por la

distribución de esmalte uniforme (Wood & Patterson, 1959). Por su parte los Eocardiinos se reconocerían por su dentición hipsodonta-hipselodonta, con fosetas/fosétidas superficiales, y retención del metalófido, distribución no uniforme del esmalte, y presencia de cemento en estadíos más avanzados de desgaste.

Los análisis cladísticos de Pérez 2010 arrojan que "Eocardiidae" sería parafilético, del mismo modo que lo sería "*Eocardia*", sin embargo, "*Eocardia montana* (como especie tipo) y "*Eocardia excavata* (perteneciente al mismo grupo monofilético que la especie tipo), podrían conservar el nombre genérico, mientras que "*Eocardia fissa* y "*Eocardia robertoi* deberían cambiar de nombre genérico.

A pesar de la posible parafilia del género "*Eocardia*", éste ha sido tradicionalmente reconocido por poseer: molares euhipsodontes con dos lóbulos acorazonados, hipofléxido profundo que alcanza más de la mitad de la corona, prolongación posterior del M3 con desarrollo variable, fosetas/idas muy efímeras.

Luantus se caracteriza por poseer P4 trilofodonte, rectangular y de tamaño similar a los molares; el paraflexo es el pliegue más profundo; el hipocono es angular y el flexo más persistente en P4 que en los molares. M1 y M2 son tetralofodontes en estadíos tempranos del desarrollo, tornándose tempranamente bilobados a consecuencia del desgaste, mientras que M3 se torna incipientemente trilobado; todos presentan fosetas profundas.

***"Eocardia" montana* Ameghino, 1887^a**

(Figura 38)

Sinónimos: *"Eocardia" perforata* Ameghino 1887b; *"Eocardia" divisa* Ameghino 1887b; *Dicardia maxima* Ameghino, 1891b; *Tricardia crassidens* (Ameghino) Ameghino 1891; *"Eocardia" pettersoni* Scott, 1905; *Hedimys gracilis* Ameghino, 1906 (in part).

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21036 (Figura 38): Un molar aislado (M3) con dos lóbulos acorazonados y una porción de otro molar inferior aislado, de similar tamaño, posiblemente de un mismo individuo.

El molar más completo posee la base rota, lo que impide evaluar su grado de hipsodoncia, aunque el largo de la corona indicaría que se trata de un molar euhipsodonte. No posee flexos labiales ni fosetas; el hipoflexo es pronunciado, ancho y profundo, atravesando $\frac{3}{4}$ partes de la corona. Por la cara labial, frente al hipoflexo, es posible apreciar un tenue surco interprismático, el cual no genera una depresión considerable entre los prismas en la superficie oclusal. El esmalte pareciera recubrir el molar por todo el contorno, engrosándose levemente hacia la parte anterior del prisma anterior, y volviéndose más difuso en la cara labial de ambos prismas. En la cara interna del hipoflexo se presenta una capa de cemento.

El molar presenta una evidente prolongación posterior del prisma posterior, lo que caracteriza los M3 de algunos Eocárdidos; esta prolongación se extiende levemente oblicua con respecto a la cara labial, orientada hacia atrás.

El prisma anterior posee una mayor extensión bucolabial que anteroposterior, mientras que el prisma posterior alcanza una mayor extensión anteroposterior, debida a una proyección posterior del prisma.

El hipoflexo se extiende invariable a lo largo de la porción de molar preservada, así como no se observan variaciones morfológicas de los prismas, lo que da para suponer que en la medida de que aumente el desgaste del molar, éste presentará las mismas características morfológicas en su cara oclusal.

SGO.PV.21037: Porción de molar inferior fracturada hacia la base y hacia posterior. Posee el prisma anterior completo y sólo una parte del prisma posterior. El hipofléxido es ancho y profundo, y se extiende por toda la superficie labial preservada.

Tabla 4. Medidas de las piezas dentales SGO.PV.21036 y SGO.PV.21037 (L_{ap} = Largo antero-posterior; A= Ancho bucolingual; pa= prisma anterior; pp= prisma posterior)

	$L_{ap(Total)}$	$L_{ap(pa)}$	$A_{(pa)}$	$L_{ap(pp)}$	$A_{(pp)}$
SGO.PV.21036	4.77 mm	1.83 mm	3.54 mm	2.78 mm	3.46 mm
SGO.PV.21037	-	2.08 mm	3.67 mm	-	-

Comentarios: Si bien la diferenciación genérica entre "*Eocardia*" y *Schistomys* es dificultosa a partir sólo de los molares, Pérez (2010) menciona que *Schistomys erro* de similar tamaño a "*Eocardia*" *montana*, posee la prolongación posterior del M3 más desarrollada que *E. montana*, pero menos desarrollada que *E. robusta*; por su parte, *Schistomys rollinsi* es de menor tamaño que *S. erro* y "*E. montana*".

La asignación a nivel específico de SGO.PV.21036 está sustentada por el desarrollo de la proyección posterior del M3, levemente oblicua en nuestro material, mientras que en "*Eocardia*" *fissa* es más desarrollada y se curva hacia el lado labial; en "*Eocardia*" *excavata* se curva levemente hacia adentro; en "*Eocardia*" *robusta* la prolongación posterior está muy desarrollada y es perpendicular al lóbulo posterior y en "*Eocardia*" *robertoi* también se dispone perpendicular al lóbulo posterior.

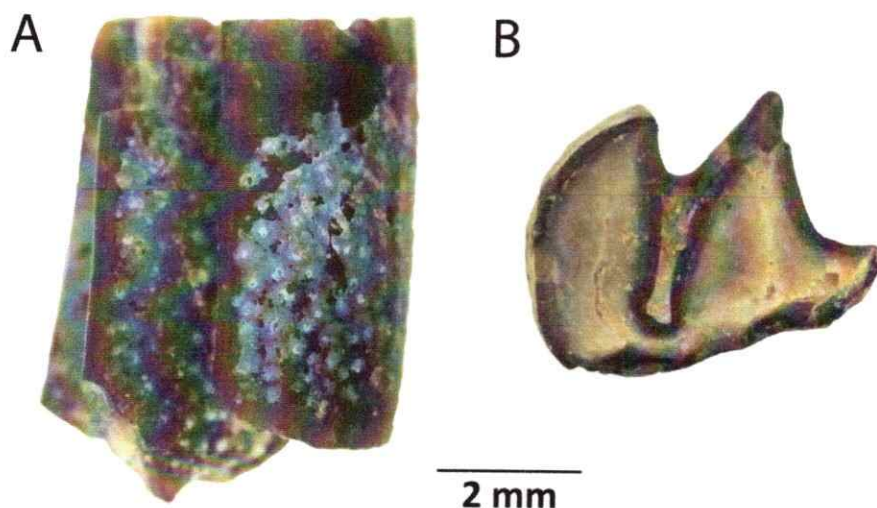


Figura 38. "*Eocardia*" *montana*. SGO.PV.21036: M3 aislado.

A) Vista lingual; B) Vista oclusal.

Familia **DASYPROCTIDAE** Smith, 1842

Género **NEOREOMYS** Ameghino, 1887

Especie tipo: *Neoreomys australis* Ameghino, 1887

Especies incluidas: La especie tipo, *N. huilensis* Fields, 1957; *N. pinturensis* Kramarz, 2006.

Diagnosis: *Neoreomys* se diferencia de *Scleromys* en una serie de rasgos craneales y mandibulares. Entre los rasgos dentales se encuentra: presentar un hipoflexo más ancho; incisivos superiores curvados más suavemente, ligeramente acanalados, y con la cara esmaltada más aplanada e incisivos inferiores más cortos.

Distribución: En Argentina: Formación Pinturas, Mioceno temprano tardío; Formación Santa Cruz, Santacrucense SALMA; Formación Collon Curá, Colluncureense SALMA, Mioceno Medio. En Colombia: Formación La Victoria, Laventense SALMA (Mioceno medio tardío. En Chile: Formación Santa Cruz, Santacrucense SALMA (Mioceno temprano tardío) (En pampa castillo)

Comentarios: Ameghino reconoce nueve especies de *Neoreomys*, agrupados en los subgéneros *Neoreomys* y *Pseudoneoreomys*, todos de la Fm. Santa Cruz. Scott (1905) sólo reconoce como válidas a *N. pachyrhynchus*, *N. decisus*, *N. variegatus* y *N. australis* son válidas. Fields (1957) considera sólo *N. australis* como especie válida,

y menciona que las diferencias observadas por los autores anteriores no son significativas. Kramarz (2006) utiliza la propuesta de Fields y atribuye las diferencias observadas a variación ontogenética.

Neoreomys australis Ameghino, 1887

(Figura 39-40)

Sinónimos: *Neoreomys decisus* Ameghino, 1887; *N. indivisus* Ameghino, 1887; *N. variegatus* Ameghino, 1894; *Neoreomys (Pseudoneoreomys) leptorhynchus* Ameghino, 1891; *Neoreomys (Pseudoneoreomys) pachyrhynchus* Ameghino, 1891.

MATERIAL ESTUDIADO

SGO.PV.21040 (Figura 38): Porción media de rama mandibular izquierda con p4 aflorando, m1-2 e incisivo roto. La sección transversal del incisivo, fracturado por delante del P4, es triangular y exhibe un adelgazamiento de la capa de esmalte hacia la cara lingual de la pieza dental. El p4 casi no posee desgaste, y se encuentra aún en eclosión, alcanzando la altura media de los molares preservados; su contorno es trapezoidal, con el Entocónido extendido hacia la cara lingual. Los molares son tetralofodontes (Lm1=6.13 mm; Lm2=6.15 mm). Los cónidos labiales son anchos y están separados por un hipofléxido profundo, que se extiende desde la parte media de la cara labial de cada pieza dental, orientado sub-perpendicularmente al eje antero-posterior de los molares.

En el m1 está presente una anterofosétida alargada; se observan el mesofléxido y metafléxido abiertos lingualmente, paralelos entre sí, y levemente curvados hacia anterior. La anterofosétida es alargada y muy cercana a la cara lingual del molar, lo que indicaría que ha alcanzado el aislamiento recientemente, ya que con un mayor grado de desgaste es esperable que se vuelva más redondeada y medial, hasta desaparecer en estadios más avanzados de desgaste. El esmalte tiene un grosor relativamente uniforme, con un leve adelgazamiento hacia la porción anterior del metalofúlido 1.

En el m2 se observa la presencia de una anterofosétida alargada, la cual está conectada en su extremo más lingual con el mesofléxido; El metafléxido es profundo, tanto así que se encuentra con el hipofléxido, dejando aislado el posterolófido.

La condición observada en los molares 1 y 2, así como en el p4 en eclosión, evidencian el temprano estadio ontogenético del espécimen.

La rama mandibular es robusta, y alcanza una altura de 12.47 mm por debajo del p4.

SGO.PV.21041 (Figura 39): Fragmento mandíbula con dentición completa, porción de otro diente y huesos fragmentarios (rodados, probablemente asociados). Rama mandibular izquierda fragmentada, con serie dental completa (Lm1=6.01 mm; Lm2= 5.72 mm; Lm3=5.40 mm), incisivo roto y p4 en erupción. La morfología general de los molares es muy similar a la observada en SGO.PV.21040, aunque en

los tres molares se observa la anterofosétida completamente aislada; este rasgo nos permite reconocer un estadio ontogenético más avanzado en SGO.PV.21041 que en SGO.PV.21040, aunque ambos corresponden a juveniles. En el m3 el hipofléxido está orientado levemente hacia posterior, lo que se ve acentuado debido al poco desgaste de la pieza, la cual se inserta en la mandíbula inclinada hacia anterior; al igual que en el m2, el metafléxido contacta al hipofléxido, aislando al posterolófido.

SGO.PV.21042 (Figura 39): Dos molares y dos fragmentos. Uno de los molares corresponde a un m3 con desgaste equivalente al observado en SGO.PV.21041; la otra pieza dental es un molar o premolar sin desgaste que pareciera no haber eclosionado aún. El tamaño es consistente con los otros restos de *N. australis* analizados en este trabajo.

SGO.PV.21043 (Figura 39): m2 derecho aislado, fragmentado en su parte más anterior, y con restos de rama mandibular adosado por la cara lingual. El molar exhibe un estado de desgaste similar a lo observado en SGO.PV.21040, donde el posterolófido aún se encuentra aislado.

SGO.PV.21044 (Figura 39): m1 derecho con tamaño y desgaste equivalente al de SGO.PV.21041.

SGO.PV.21045 (Figura 40): Los restos consisten dos ramas maxilares con sus series molares completas (P4-M3); los restos se encontraron asociados, y exhiben las mismas características de preservación así como el mismo grado de desgaste, lo que hace presumir que se trataría de un único individuo. En los molares el hipoflexo penetra profundamente en la parte media de cada pieza dental; los flexos labiales ya están cerrados, generando fosetas alargadas.

SGO.PV.21046 (Figura 40): Fragmentos maxilares con molares P4-M2 derecho, y P4-M1 izquierdo. Ambos restos exhiben alto grado de desgaste de los premolares y M1, careciendo de fléxidos, y mostrando sólo dos fosétidas alargadas. En el fragmento derecho se observa el M2 con hipoflexo persistente.

SGO.PV.21047: Restos maxilares aislados muy erosionados, con cinco piezas dentales asociadas, que por tamaño y grado de desgaste corresponden a un solo individuo. La morfología de los molares se asemeja notablemente a la observada en SGO.PV.21045.

SGO.PV.21048: Molar superior aislado correspondiente a un M1 o M2 derecho, con similar morfología y estado de desgaste observado en SGO.PV.21045.

SGO.PV.21049 (Figura 40): M2 derecho aislado de un ejemplar juvenil, asociado a una porción de otro molar, y a una porción de incisivo. El incisivo posee sección

entre oval y triangular, con esmalte sólo en la cara labial; la cara mesial del incisivo es recta, mientras que las caras labial y distal son más curvadas.

El M2 aislado es tetralofodonte. Posee un hipoflexo profundo y ancho, que se extiende desde la parte media de la cara lingual, levemente orientado hacia anterior. En vista lingual se puede observar que con mayor desgaste, el hipoflexo se volverá menos profundo y más angosto, pero que permanecerá presente hasta un alto grado de desgaste. El paraflexo, mesoflexo y metaflexo permanecen abiertos labialmente, aunque este último se encuentra próximo a cerrar (en aproximadamente 1.0 mm de desgaste). El esmalte recubre todo el contorno de la pieza dental, mostrando un engrosamiento en la zona que rodea el hipoflexo.

El plano generado por la superficie de oclusión del M2 indica que éste se encontraba inserto inclinado en la maxila (Largo anteroposterior=5.61 mm).

La porción de molar aislado podría corresponder a un premolar deciduo, ya que hacia la base de la pieza dental se puede observar el cierre del hipoflexo; en la cara labial permanece levemente abierto lo que he interpretado como el metaflexo; La condición de los flexos observada en el M2 de SGO.PV.21049, permite inferir que se trata de un ejemplar en un estadio temprano de desgaste.

Comentarios: Ameghino (1887) menciona que en *Neoreomys* el último verdadero molar sale cuando el animal ya ha alcanzado su completo desarrollo, mientras que el reemplazo del premolar de leche por el premolar definitivo ocurre cuando el m3

ya está en función. Estas observaciones son consistentes con lo observado en las muestras SGO.PV.21040 y SGO.PV.21041, donde el m3 se encuentra completamente eclosionado y funcional, mientras ocurre el reemplazo del p4.

Para la asignación específica se revisaron restos asignados a *N. pinturensis* (MACN-PV Sc-2211 (Holotipo); MACN-PV Sc-2177, MACN-PV Sc-2174, MACN-PV Sc-2175 y MACN-PV Sc-2214 (Paratipos), y fueron comparados con los materiales provenientes de Pampa Guadal; la principal diferencia observada fue que los restos de Pampa Guadal presentan corona más alta que aquellos asignados a *N. pinturensis*, y que la morfología de los flexos se asemejaba más a la de *N. australis* en todos los especímenes comparados.

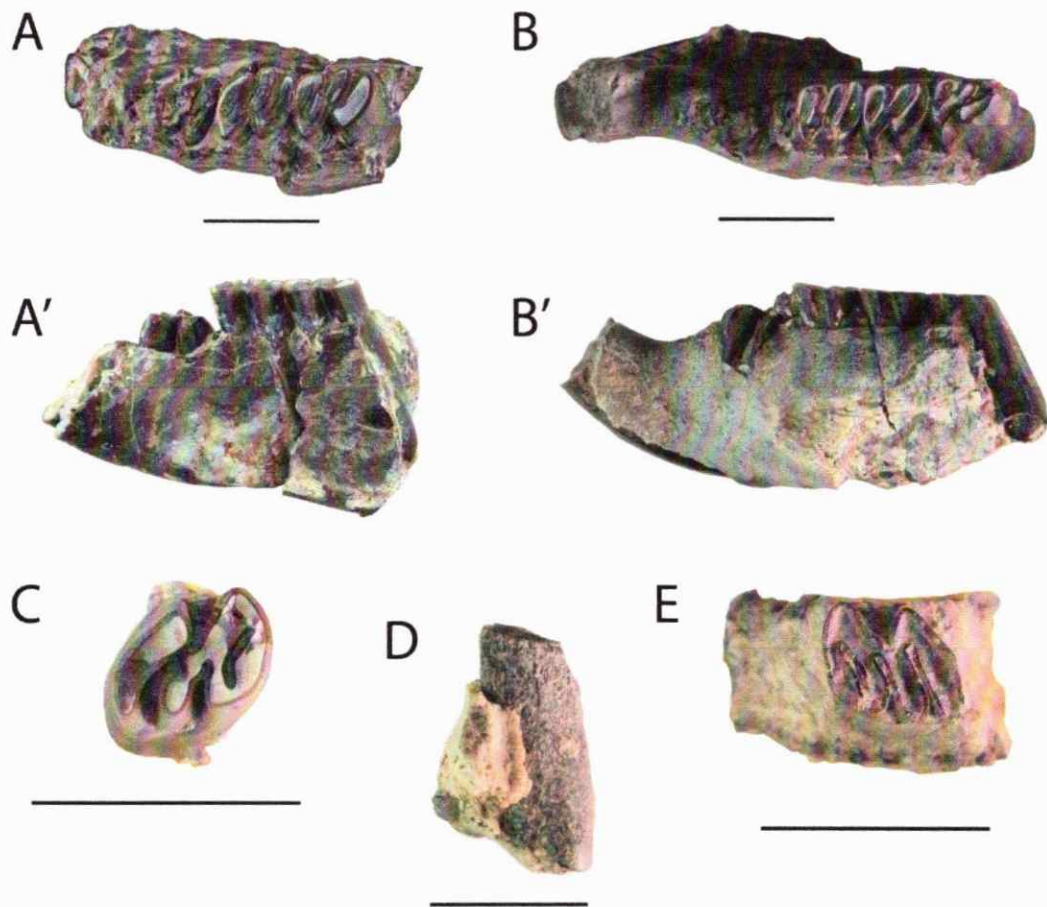


Figura 39. *Neoreomys australis*. A) SG0.PV.21040 Vista oclusal; A') vista labial; B) SG0.PV.21041, vista oclusal; B') vista labial; C) SG0.PV.21042, vista oclusal; D)SG0.PV.21043, vista lingual; E) SG0.PV.21044, vista oclusal.

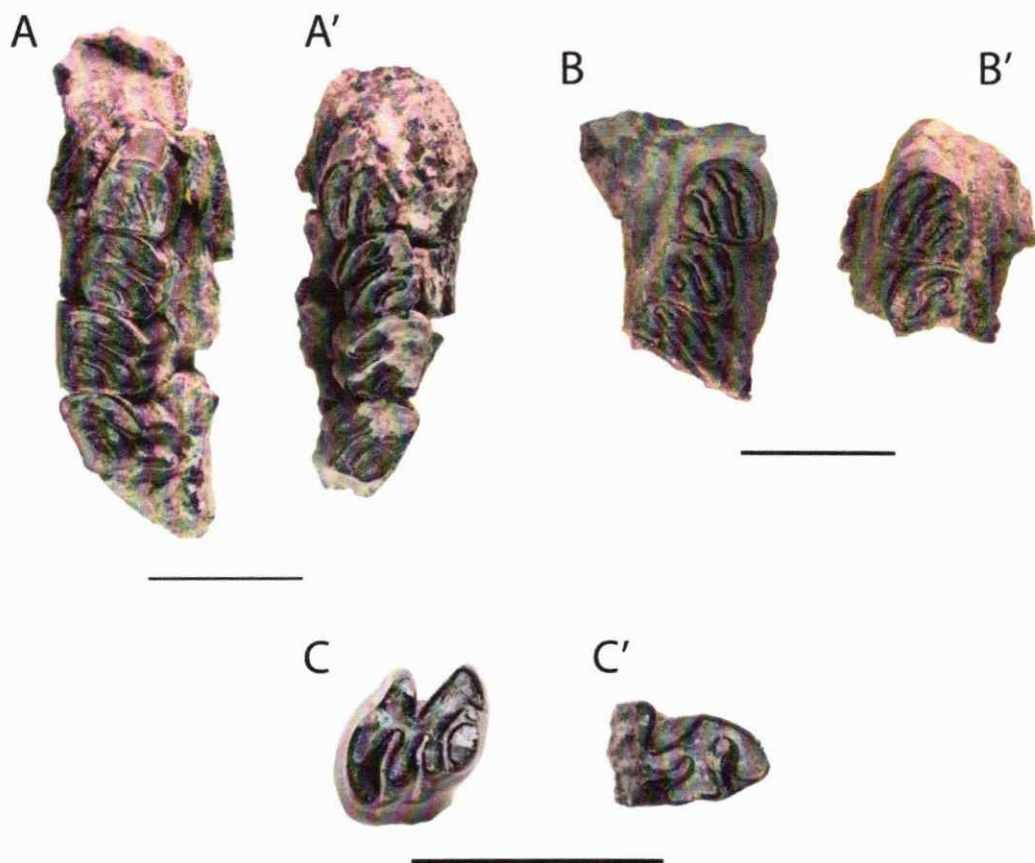


Figura 40. *Neoreomys australis*. A) SGO.PV.21045, vista oclusal; B) SGO.PV.21046, vista oclusal; C) SGO.PV.21049, vista oclusal.

Superfamilia **OCTODONTOIDEA** Simpson, 1945

Familia **ACAREMYIDAE** Wood, 1949

Género ***Sciamys*** Ameghino, 1887

Especie tipo: *Sciamys principalis* Ameghino, 1887

Especies incluidas: *S. principalis*; *S. latidens*.

Diagnosis: Octodontoideo de tamaño mediano, con coronas más altas que en *Galileomys* y *Acaremys*. Posee hipsodoncia unilateral, más marcada que en *Galileomys* y *Acaremys*. En los molares inferiores el posterolófido es largo, como en *Acaremys*. El *M. massetermedialis pars anterior* (mma) está bien desarrollado. La fosa masetérica mandibular es menos profunda anteriormente que en *Galileomys* y *Acaremys*.

Distribución: En Argentina: Provincia de Santa Cruz, Mioceno temprano, edades Pinturense y Santacrucenses SALMA. En Chile: Pampa Castillo, Mioceno temprano tardío, Santacrucense SALMA;

Sciamys principalis Ameghino, 1887

Sinónimos: *Sciamys varians* Ameghino, 1887; *Acaremys messor* Ameghino, 1889; *Sciamys robustus* Ameghino, 1894; *Sciamys rostratus* Scott, 1905.

MATERIAL ESTUDIADO:

SGO.PV.21038 (Figura 41) Porción de rama mandibular derecha con p4 roto, m1-2 e incisivo roto. Roedor mediano a pequeño, con coronas altas e hipsodoncia unilateral sutil.

En el m1 y m2 el hipofléxido es amplio, y está orientado oblicuamente hacia posterior; el mesolófido se encuentra abierto lingualmente, y penetra profundamente en la superficie oclusal. El ectolófido se extiende oblicuo desde el protocónido en dirección postero-lingual. En el m1 se observa un vestigio de la anterofosétida, mientras que en el m2 se encuentra presente, y aún alargada.

Comentarios: La diagnosis propuesta por Arnal (2011) incluye rasgos como: las cúspides no diferenciadas de sus crestas; parafoseta y posterofoseta cerradas en individuos juveniles y ausente en adultos; Premolar superior tetralofodonte, con metalofo bien desarrollado; hileras dentarias superiores paralelas (como en *Acaremys*).

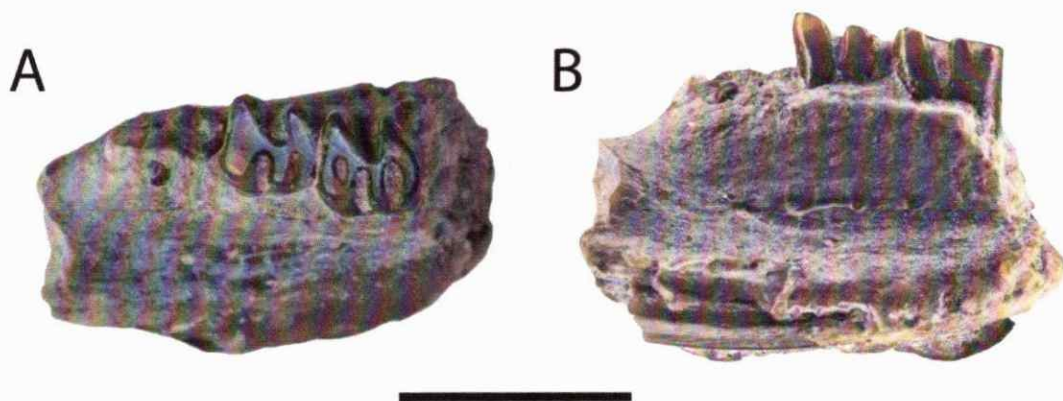


Figura 41. *Sciamys principalis*. SGO.PV.21038 A), vista oclusal; B) vista lingual.



2 mm

Figura 42. *Acarechimys minutissimus*. SGO.PV.21039, vista oclusal.

Superfamilia Octodontoidea Waterhouse, 1839

Género *Acarechimys* Patterson, 1965 (en J.L. Kraglievich, 1965)

Especie tipo: *Acaremys minutus* Ameghino, 1887

Especies incluidas: *Acarechimys minutus*, *Acarechimys minutissimus*, *Acarechimys constans*, *Acarechimys pulchellus*

Diagnosis: (tomado de Arnal 2011) Octodontoideo de tamaño pequeño a muy pequeño. Molariformes de coronas más altas que en *Protacaremys*, de paredes convexas en vista lateral; las cúspides se distinguen de sus respectivas crestas, las que son delgadas, y se encuentran separadas por valles amplios. Molares superiores tetralofodontes, con lofos transversos y ángulo antero-lingual redondeado; el anterolofos y el posterolofos se unen a las extremidades labiales del protolofos y metalofos en individuos juveniles delimitando las parafoseta y posterofoseta respectivamente. Molares inferiores con el metalofúlido II de desarrollo variable; interrumpido o ausente en el m1-m2, ausente o interrumpido en el m3. dp4 con metalofúlido II de desarrollo variable y mesolófido unido al metacónido, o a veces cerca de él. Mandíbula con la muesca para la inserción del tendón del *M. masseter medialis pars anterior* (mma) ubicada en la mitad superior de la mandíbula; cresta masetérica bien desarrollada y fosa masetérica moderadamente profunda o muy profunda anteriormente.

Distribución: Provincia del Chubut, Argentina, Mioceno Temprano (Colhuehuapense SALMA); Provincia de Santa Cruz, Argentina, Mioceno Temprano ("Pinturense" SALMA y Santacrucense SALMA); provincia de Neuquén, Argentina, Mioceno medio (Colloncurense SALMA); La Venta, Colombia, Mioceno medio (Laventense SALMA). Pampa Castillo, Patagonia Chilena, Mioceno Temprano (Santacrucense SALMA).

Acarechimys minutissimus (Ameghino, 1887)

Sinónimos: *Stichomys diminutus* Ameghino, 1891; *Sciamys tenuissimus* Ameghino, 1894.

SGO.PV.21039 (Figura 42): Fragmento mandibular con m1 y m2, muy pequeños. Ambos molares son trilofodontes con el metalofúlido I recto y orientado levemente hacia anterior (debido a que el metacónido está ubicado un poco hacia anterior del protocónido); el metalofúlido II está ausente en m1 y m2, mientras que el mesolofúlido se dispone recto. En ambas piezas dentales, el anteroflécido y mesoflécido confluyen, formando un amplio flécido anterior; el hipoflécido es profundo, y se orienta hacia posterior; el posteroflécido también es profundo, y se dispone levemente orientado hacia posterior en el m2. Se observa la presencia de una pequeña cúspide accesoria en el flécido anterior de ambos molares, siendo un poco más evidente en el m1. No se observa la presencia de un brazo posterior del metacónido.

La ausencia de metalofúlido II y de brazo posterior del metacónido, la presencia de cúspides accesorias en el fléxido anterior, así como la talla del material, permiten sustentar su asignación a *A. minutissimus*. Si bien *A. minutus* también presenta metalofúlido I recto en los molares, esta especie presenta un brazo posterior del metacónido bien desarrollado, rasgo que no se observa en SGO.PV.21039. Se puede distinguir de *A. constans* por la talla (mayor en *A. constans*), la presencia de metalofúlido II bien desarrollado en el m1, y por poseer el metalofúlido I convexo anteriormente en el dp4 y los molares, mientras que SGO.PV.21039 lo presenta recto y levemente orientado hacia anterior, y carece de metalofúlido II.

4.4 Composición del ensamble de mamíferos fósiles de Pampa Guadal

A partir de la identificación taxonómica de los restos fósiles provenientes de la localidad de Pampa Guadal, se elaboró el siguiente listado compilatorio de la fauna de mamíferos fósiles (Tabla 5).

Tabla 5. Listado de la fauna de mamíferos fósiles presente en Pampa Guadal

METATHERIA

- Paucituberculata
- Palaeothentiidae
- Palaeothentes intermedius*

XENARTHRA

- Pilosa
- Megatheroidea indet.
- Cingulata
- Dasypodidae
- Stenotatus planus*
- Proeutatus carinatus*
- Proeutatus oenophorum*
- Glyptodontidae
- Glyptodontidae indet.
- Propalaeohoplophorinae indet.

ASTRAPHOTHERIA

- Astrapotheriidae
- Astrapotherium magnum*

LITOPTERNA

- Protherotheriidae
- Protherotheriinae indet.

NOTOUNGULATA

- Toxodontia
- Toxodontidae
- Nesodon imbricatus*
- Adinotherium ovinum*
- Typotheria
- Interatheriidae
- Protypotherium australe*
- Interatherium robustum*
- Hegetotheriidae
- Hegetotherium mirabile*

RODENTIA

- Eocardiidae
- "Eocardia" montana*
- Dasyproctidae
- Neoreomys australis*
- Acaremyidae
- Sciamys principalis*
- Echimyidae
- Acarechimys minutissimus*

4.5 Análisis faunístico

Con ensamble de mamíferos fósiles de Pampa Guadal, se realizó un análisis de agrupamiento, incluyendo faunas de otras localidades sudamericanas del Oligoceno-Mioceno (detalle en el anexo 1). La representación gráfica de los resultados de este análisis se presenta en la figura 43.

En el cladograma de la figura 43 se observa el agrupamiento de las localidades santacruceses (Monte Observación, Monte León, Puesto Estancia La Costa, Estancia La Costa, Pampa Castillo y Pampa Guadal) en un único clado; como grupo hermano de este clado se encuentra la localidad de Alto Río Cisnes (Friasense); por fuera de ese agrupamiento se encuentra a Sierra Baguales (Notohippidense), Quebrada Honda (Laventense), La Venta (Laventense) y Salla (Deseadense).

La prueba SIMPROF (en Figura 43, líneas rojas) realizada a los nodos del dendograma obtenido en el análisis de agrupamiento, arroja que la distancia entre el clado compuesto por las localidades santacruceses con las demás localidades analizadas es significativo, mientras que no existirían diferencias significativas (nivel de significancia del 5%) entre los siguientes grupos de localidades santacruceses:

- Monte Observación y Monte León.
- Fm. Santa Cruz (compilado), Estancia La Costa y Puesto Estancia La Costa.
- Pampa Castillo y Pampa Guadal.

Los resultados del PERMANOVA se detallan en la Tabla 6. El resultado de la prueba se alcanzó de forma satisfactoria con 5580 permutaciones, obteniendo un valor de p significativo ($P < 0.05$).

Tabla 6. Resultados del análisis de PERMANOVA

Fuente	df	SS	MS	<i>Pseudo-F</i>	<i>P(perm)</i>	Perm únicas	<i>P(MC)</i>
SA	4	19397	4849,4	3,2884	0,0017	5580	0,0006
Res	7	10323	1474,7				
Total	11	29720					

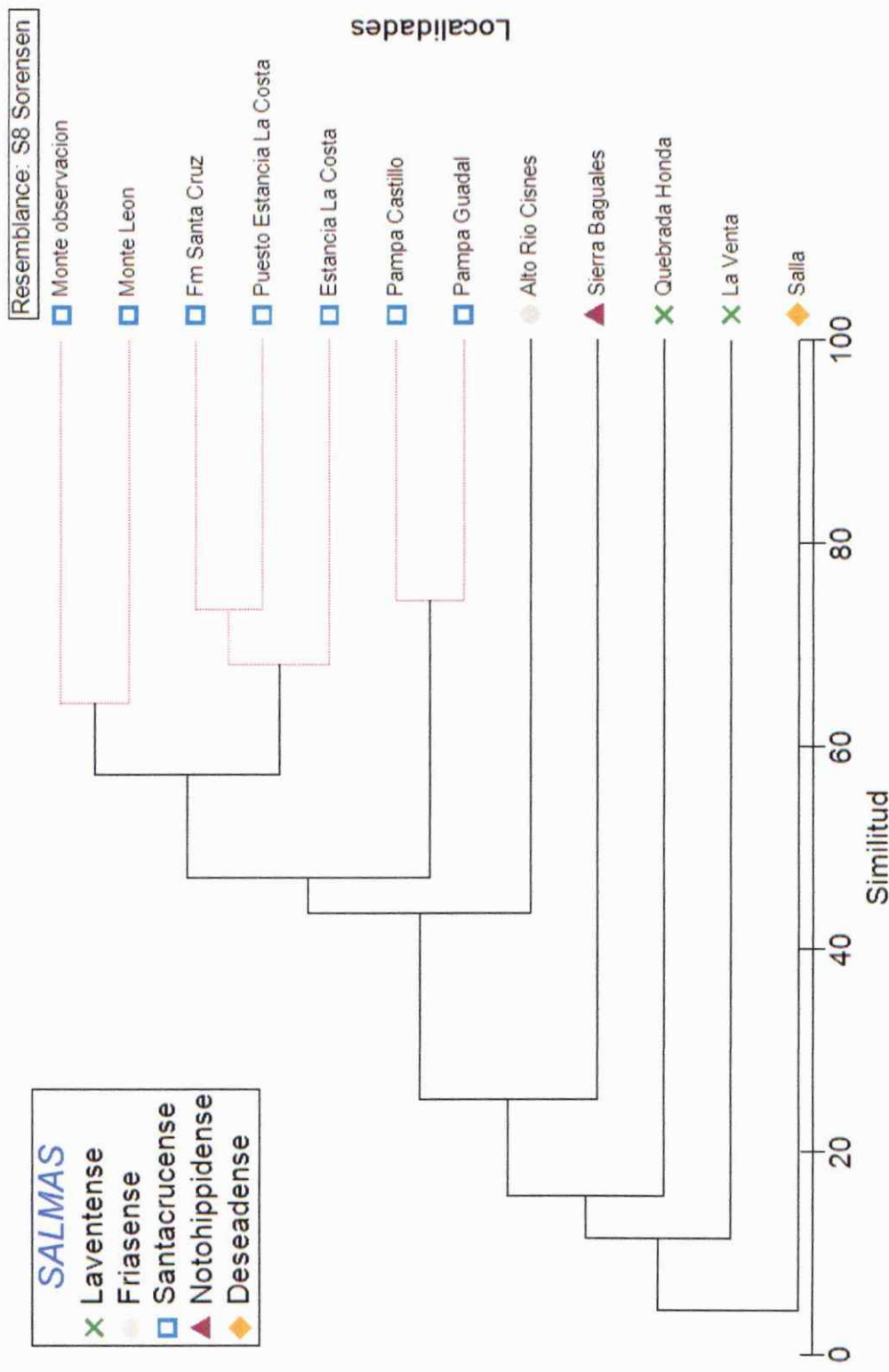


Figura 43. Resultados del análisis de agrupamiento. La línea roja indica que no hay diferencias significativas entre las muestras, según los resultados de la prueba SIMPROF (5% de significancia).

5. DISCUSIÓN

5.1 Geocronología

Los resultados del análisis de circones detríticos en los cuatro niveles de arenisca muestreados, acotan la edad de la Formación Santa Cruz, en la porción estudiada, entre los 18.41 ± 0.24 Ma para la base de la columna, y los 17.50 ± 0.17 Ma para el techo (YMP e YDZ). Como la datación obtenida para el techo de la Fm. Guadal se acerca bastante al de la base de la Fm. Santa Cruz, podemos deducir que no existe mayor hiato temporal entre ambas formaciones, por lo que estaríamos apreciando un paso transicional desde el ambiente marino de la Fm. Guadal, al ambiente continental de la Fm. Santa Cruz. Además, a partir de la edad obtenida para el techo de la Fm. Santa Cruz en la porción estudiada de Pampa Guadal, es posible afirmar que ésta correspondería a la parte más basal de la Formación, ya que en las localidades Argentinas ésta se extiende hasta los 16 y 14 Ma en la Costa Atlántica y piedemonte andino, respectivamente.

Tanto la Formación Pinturas, como la Formación Santa Cruz en sus localidades Argentinas, se caracterizan por poseer abundantes tefras y sedimentos tobáceos, cuya fuente ha sido atribuida a los volcanes asociados al emplazamiento del batolito del Cenozoico tardío del sur de Patagonia. En contraposición, para los niveles de la Fm. Santa Cruz estudiados en este trabajo, se reconoce un único nivel tobáceo, sugiriendo que el aporte sedimentario habría ocurrido de forma diferencial entre las localidades orientales, de las más occidentales. Esto es consistente con lo descrito por Cuitiño *et al.* (2014) quienes mencionan que “la

naturaleza de los depósitos piroclásticos muestra una clara disminución del tamaño de grano hacia el este. Sin embargo, el espesor de estos depósitos evidencia una compleja relación con el área fuente (el arco andino) y en ocasiones se observa un incremento del espesor hacia el este, sugiriendo que, además de la lluvia de cenizas, los procesos de retrabajo y reacumulación de cenizas ha sido un factor importante”.

Análisis tefrocronológicos de la Fm. Santa Cruz (Perkins *et al.*, 2012) indican que la tasa de sedimentación en sus distintas localidades estudiadas (n= 26) es en promedio de entre 100 y 200 m/Ma; Para la localidad de Pampa Guadal obtenemos una tasa de sedimentación un poco menor al dividir la potencia de la columna estratigráfica (75,8 m) y lapsus de tiempo (0,91 Ma) obtenido con las dataciones, entregando un valor de 83,3 m/Ma. Si bien este es un valor preliminar, y proveniente de un único muestreo, es un punto de partida interesante para futuros estudios sobre la variación de los ambientes deposicionales de la Fm. Santa Cruz en sus distintas localidades, así como sus fuentes de sedimentos.

5.2 Ambiente deposicional

Al integrar los datos sedimentológicos de una transecta Este-Oeste de localidades de la Fm. Santa Cruz en Patagonia Argentina, Cuitiño y colaboradores (2014) reconocen dos Facies principales que representan un sistema fluvial:

a) *Facies de Planicie de inundación*: compuestas por depósitos de grano fino, desde arcillitas hasta areniscas finas, predominantemente macizas (Fsm, Sm);

b) *Facies de Canal*: consisten en cuerpos arenosos de geometría lenticular o lentiforme, de base erosiva y arreglo interno granodecreciente, con espesores variables entre 0,5 y 12 m.

En Pampa Guadal destacan las Facies de areniscas y limolitas macizas (Fsm, Sm), asociadas a planicies de inundación. La interpretación de las litofacies observadas en Pampa Guadal sugieren un paso desde un sistema de ríos anastomosados (en el tercio inferior de la columna) a uno meandriforme (hacia el tercio superior de la columna) (Ugalde *et al.*, 2015), lo que es coherente con las interpretaciones previas del ambiente deposicional realizadas por diversos autores (Niemeyer 1976; Flint *et al.*, 1994; De la Cruz y Suárez, 2006), y a lo descrito para las distintas localidades argentinas de la Fm. Santa Cruz (Matheos & Raigemborn, 2012; Cuitiño *et al.*, 2014; Raigemborn, 2015).

Si bien hasta ahora las zonas donde se encontraron los fósiles corresponden a áreas planas expuestas a la erosión, es posible que aquellas zonas que aún no han sido erosionadas posean un alto contenido fosilífero. Esto sugiere que la presencia de fósiles podría ser continua entre el nivel de SGO.PV.21007 y el nivel de los otros restos.

5.3 Asociación faunística

El ensamble de mamíferos fósiles descritos para la localidad de Pampa Guadal posee una composición clásica santacrucense. Los elementos que la componen son en su mayoría típicos del mioceno temprano, y en Patagonia. Al someter esta hipótesis al análisis de agrupamiento (Figura 42) se obtuvo el resultado esperado, el cual consistía en que Pampa Guadal quedaría agrupada con las otras localidades santacrucenses incluidas en el análisis. Este resultado es relevante, ya que podría haber habido diferencias significativas en la composición faunística, dada la distancia existente entre las localidades santacrucenses atlánticas, y Pampa Guadal. Esto sugiere que la variación en la composición de las faunas de las localidades patagónicas de la Fm. Santa Cruz no responde exclusivamente a un patrón de distribución este-oeste.

Como el ensamble estudiado corresponde a mamíferos terrestres, el encontrar elementos (taxa) compartidos entre la Pampa Guadal (localidad andina) y las localidades atlánticas de la Fm. Santa Cruz (Monte León, Puesto Estancia La Costa, y Estancia La Costa) sugiere que no existieron barreras geográficas que impidieran el paso de estos organismos.

Si bien la prueba SIMPROF indicó que no existe una diferencia significativa (5% de significancia) entre las muestras provenientes de Pampa Guadal y Pampa Castillo, se pueden observar varias diferencias de composición taxonómica entre estas localidades. Si bien las diferencias observadas para la mayoría de los órdenes

de mamíferos pudieran atribuirse al esfuerzo de muestreo y al detalle de las asignaciones taxonómicas, para el grupo de los roedores se tiene una diversidad específica y genérica significativamente menor en Pampa Guadal (4 familias; 4 géneros; 4 especies) que en Pampa Castillo (7 familias; 11 géneros; 19 especies), siendo el dasipróctido *Neoreomys australis* el taxón mayormente representado en la primera, y el neopiblérido *Perimys* con cinco especies, en la segunda localidad. Es de esperar que al aumentar el esfuerzo de muestreo en Pampa Guadal, se encuentren restos de *Perimys*.

A continuación se discuten algunos aspectos puntuales respecto a la fauna santacrucense y las faunas intermedias- post Colhuehuapense pre Santacrucense- "Pintureense" y Notohippidense.

5.3.1 Santacrucense típico

Para la edad Santacrucense se han reconocido una gran diversidad de taxa, considerando 81 géneros de mamíferos fósiles (Marshall *et al.*, 1983). Si bien el ensamble observado en Pampa Guadal es bastante menos diverso a nivel de género, se puede observar que a nivel de familia están representadas casi la mitad de las listadas por Marshall *et al.*, (1983), lo que seguramente se incrementará al desarrollar más actividades de prospección en la zona. Si bien no se puede decir que en Pampa Guadal estén presentes todos los elementos santacrucenses, sí se

puede afirmar que todos los componentes del ensamble están presente en la edad Santacrucense típica.

5.3.2 Notohippidense

La fauna Notohippidense fue descrita originalmente por Ameghino para tipificar la "*etage Notohippideen*". El horizonte más relevante estaría dado por la localidad de Karaiken, en el borde noreste del Lago Argentino, razón por la cual Kraglievich (1930) la llamaba "karaikense", e incluía en ella la fauna "*astrapothericulan*" de Ameghino. Algunos autores (Ameghino, 1900, 1906; Simpson, 1940) la consideraban inicialmente como una fauna transicional pre-Santacrucense, mientras otros (Feruglio, 1949; Pascual & Odreman Rivas, 1971; Marshall & Pascual, 1977; Marshall *et al.*, 1983; Pascual *et al.*, 1996, 2002) la han considerado como un ensamble local de taxa santacrucenses basales.

Dataciones Ar/Ar de tefras en Karaiken, indican un rango de edad que va entre los 18,5 y los 15,7 Ma. (Marshall *et al.*, 1986; Perkins *et al.*, 2012).

En Argentina se puede ver la presencia de fauna notohippidense en Estancia Quien Sabe y en Cerro Centinela, mientras que en Chile es posible reconocer este ensamble en la localidad de Sierra Baguales, Región de Magallanes, Patagonia Chilena (Bostelmann *et al.*, 2013).

En el análisis faunístico (Figura 42) la localidad de Sierra Baguales quedó ubicada como grupo externo al clado conformado por las localidades de la Fm. Santa Cruz (en Chile y Argentina) y Alto Río Cisnes, lo que refleja que existen similitudes con la fauna santacrucense, pero diferencias significativas, que permiten sustentar esta edad mamífero como una independiente del Santacrucense.

En la localidad de Pampa Guadal, no hay elementos que sugieran una edad Notohippidense.

5.3.3 "Pinturense":

El Pinturense está constituido por la "*fauna Astrapotericulense*" de Ameghino; en base a los listados faunísticos provistos por Ameghino (1900–1902, 1906), Wood y Patterson (1959) consideraron que la "*fauna Astrapotericulense*" no presentaba elementos suficientemente distintivos como para ser considerada más que una fauna local santacrucense (Chornogubsky y Kramarz, 2012). Varios autores han defendido el reconocimiento de la Edad Pinturense (Kramarz, 2010; Chornogubsky y Kramarz, 2012), describiendo más elementos relevantes para la diferenciación (Kramarz, 2010; Chornogubsky y Kramarz, 2012; Brandoni *et al.*, 2016).

La asociación faunística "pinturense" está presente en las sucesiones inferiores y medias de la Formación Pinturas, en Argentina. Kramarz y colaboradores (2010) establecen que la edad pinturense iría desde 18,75 a 16,50 ma. En las localidades

argentinas las unidades litoestratigráficas de la Formación Pinturas coexisten parcialmente con las de la Formación Santa Cruz. Además, el miembro Colhue-huapi de la Fm. Sarmiento en Gran Barranca presenta un horizonte fosilífero referible al pinturense en su porción más alta (18.7 to 19.7 Ma) (Ré *et al.*, 2010).

Independientemente de su categoría como Edad Mamífero Sudamericana (Pinturense, o Santacrucense local), ningún elemento presente en el ensamble faunístico de Pampa Guadal pareciera sugerir una mayor correlación con la fauna Pinturense, que con aquella típica Santacrucense.

5.4 Paleoambiente

La fauna de mamíferos fósiles de Pampa Guadal, está representada por un conjunto de herbívoros de diversos hábitos ecológicos inferidos. Algunos estudios (Tauber 1999) utilizan a aquellos grupos taxonómicos que tienen representantes actuales (por ejemplo a nivel de familia), o bien cercanía filogenética robustamente demostrada, infiriendo el comportamiento paleoecológico de los taxa fósiles, a partir de los hábitos de sus representantes actuales o afines.

Otro mecanismo para aproximarse al comportamiento de los organismos extintos, es la biomecánica, y la correlación morfológica-funcional. A la fecha ya se han llevado a cabo diversos estudios ecomorfológicos de las fauna Santacrucense, cuyo registro resulta ser bastante adecuado para este tipo de estudios, dada su abundancia y calidad de preservación.

Uno de los rasgos más característico de la fauna Santacrucense, es su tendencia al aumento del alto de las coronas, tanto en los roedores como en los ungulados. Esto había sido tradicionalmente asociado a la dieta de estos organismos, relacionándolos con ambientes abiertos, como pastizales y savannas (Webb, 1978; Flynn & Wyss 1998; Flynn et al., 2003; MacFadden, 2000; Jaureguizar & Cladera, 2006). Sin embargo, un estudio del polen realizado recientemente por Palazzesi y Barreda (2012) reveló una transición florística pronunciada desde el intervalo 26-16 Ma (Oligoceno tardío-Mioceno medio) al 10 Ma- 18 Ka (Mioceno tardío- Cuaternario), revelando que durante el Oligoceno tardío-Mioceno medio habrían sido dominantes las especies selváticas, y que las praderas estuvieron ausentes en Patagonia antes del Cuaternario (Palazzesi & Barreda, 2012). Otros autores (Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990) han sugerido a la hipsodoncia como una respuesta a la abundante actividad volcánica que caracterizaba los ambientes dónde se observa el aumento del alto de las coronas dentales de los herbívoros.

También se han realizado estudios del esmalte dental (MacFadden *et al.*, 1996) y del microdesgaste dental (Townsend *et al.*, 2008) revelando dietas generalizadas para los Notoungulados (*Nesodon imbricatus*, *Adinotherium ovinum*, *Protypotherium australe*), con posibles diferenciaciones de nicho ecológico entre ellos: (*Nesodon imbricatus* como ramoneador (*browser*) de hojas duras, e incluso cortezas; *Adinotherium ovinum* como ramoneador (*browser*) sólo de hojas, y *Protypotherium* como un ramoneador tradicional, de hojas y frutos blandos. (Townsend *et al.*, 2008). Los valores de isótopos de carbón para *Nesodon*, caen en el

rango de los mamíferos herbívoros que se alimentan exclusivamente de plantas C3 (MacFadden *et al.*, 1996).

Estudios paleomorfológicos (Candela y Vizcaíno, 2007) proponen a *Neoreomys australis* como un roedor cursorial, similar a las Paca actuales.; también es posible que compartiera la capacidad de moverse con agilidad y velocidad con *Dasyprocta* (Nowak, 1991), y que tuviera habilidades natatorias (Candela *et al.*, 2012).

Tauber (1999) le atribuye a los Paleothentidae la preferencia de hábitats diversos con vegetación densa, lluviosos y fríos, o en árboles 'achaparrados' adyacentes a praderas, debido a su cercanía filogenética con los Caenolestoideos vivientes que ocupan dichos hábitats. Bajo la misma lógica, afirma que los Megalonychidae serían buenos indicadores de climas cálidos y húmedos, y de la presencia de áreas boscosas; mientras que *Sciamys* podría presentar adaptaciones a climas áridos o semiáridos.

El estudio anatómico comparativo de húmero, ulna y radio de *Interatherium robustum* concluyen que el conjunto de rasgos del brazo, son compatibles con hábitos trepadores (Muñoz *et al.*, 2013).

Finalmente, queda en evidencia la necesidad de estudios integrados, que den luces del escenario Paleoambiental y Paleoclimático durante el Santacrucense.

6. CONCLUSIONES

La localidad de Pampa Guadal presenta abundantes restos fósiles de mamíferos continentales, de edad mamífero Santacrucense.

El análisis estratigráfico confirmó un ambiente de depositación asociado a planicies de inundación, y río meandriforme, mientras que la datación a través del análisis de circones detríticos (U-Pb) acota la edad (YMP e YDZ) de los niveles entre 18.41 y 17.5 Ma, durante el Mioceno Temprano tardío.

El ensamble faunístico estudiado es semejante al de Pampa Castillo, y al de otras localidades de la Fm. Santa Cruz en Argentina, reconociendo sólo elementos típicos del santacrucense SALMA. Se identificó una diferencia sustantiva en la composición taxonómica de roedores de Pampa Guadal y Pampa Castillo, haciéndose necesaria una revisión en detalle de las asignaciones taxonómicas, y la estratigrafía de esta última.

El potencial fosilífero de Pampa Guadal, así como la ausencia de trabajos integrativos de geología y paleontología de la zona, hace necesario profundizar los estudios en el área, de modo de integrar estos conocimientos a nivel regional, aportando al entendimiento de fenómenos más globales.

7. REFERENCIAS

- Abello, M. A. 2007. Sistemática y bioestratigrafía de los Paucituberculata (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico de América del Sur. Ph.D. dissertation, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 381 pp. Inédito.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. Boletín del Museo La Plata 1: 1-26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina: Obra escrita bajo los auspicios de la Academia nacional de ciencias de la República Argentina para ser presentada a la Exposición universal de Paris de 1889 (Vol. 6). PE Coni é hijos.
- Ameghino, F. 1900-1902. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. Anales de la Sociedad Científica Argentina.
- 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 (tercera serie) 8: 1-568.
- Bown, T. M., & Fleagle, J. G. 1993. Systematics, biostratigraphy, and dental evolution of the Palaeothentidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America. Memoir (The Paleontological Society), 1-76.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. Anales de la Sociedad Científica Argentina 57: 162-175; 327-341.
- Arnal, M., 2011. Sistemática, filogenia e historia evolutiva de roedores Octodontoidea (Caviomorpha, Hystricognathi) del Oligoceno tardío-Mioceno medio vinculados al origen de la familia Octodontidae). Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 297 pp. Inédito.

- Billet, G., Patterson, B., Muizon, C. 2009. Craniodental anatomy of late Oligocene archaeohyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypotheses. *Zoology Journal of the Linnean Society* 155, 458-509.
- Billet, G. 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(4), 481-497.
- Bondesio, P.; Rabassa, J.; Pascual, R.; Vucetich, M. G.; Scillato-Yané, G. J. 1980. La Formación Collón-Curá de Pilcaniyeu viejo y sus alrededores (Río Negro, República Argentina). Su antigüedad y las condiciones ambientales según su distribución, su litogénesis y sus vertebrados. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* 3: 85-99.
- Bordas, A. F. 1939. Diagnósis sobre algunos mamíferos de las capas con *Colpodon* del Valle del Río Chubut (República Argentina). *Physis* 14 (46): 413-433
- Bostelmann, E.; Bobe, R.; Carrasco, G.; Alloway, B.V.; Santi-Malnis, P.; Mancuso, A.; Agüero, B.; Alem-seged, Z.; Godoy, Y. 2012. The Alto Río Cisnes fossil fauna (Río Frías Formation, early Middle Miocene, Friasian SALMA): a keystone and paradigmatic vertebrate assemblage of the South American fossil record. Abriendo ventanas al pasado. *In* Abriendo ventanas al pasado (Leppe, M.; Aravena, J.C.; Villa-Martínez, R.; editors). *Simposio de Paleontología en Chile, No. 3, Resúmenes*: 46-49.
- Bostelmann, J. E., Le Roux, J.P., F., Vásquez, A., Gutiérrez, N. M., Oyarzún, J. L., Carreño, C., Torres, T., Otero, R.A., Llanos, A., Hervé, F. & Fanning, C. M. 2013. Burdigalian deposits of the Santa Cruz Formation in the Sierra Baguales, Austral (Magallanes) Basin: Age, depositional environment and vertebrate fossils. *Andean Geology* 40 (3): 458-489.
- Bown, T. M.; Fleagle J. G. 1993. Systematics, biostratigraphy and dental evolution of the Palaeothentidae, Later Oligocene to Early-Middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) Caenolestoid Marsupials of South America. *Supp. Journal of Paleontology* 67: 1-76.

- Brandoni, D., González, L.R., Tejedor, M.F., Martín, G., Fleagle, J.G. 2016. Megatherioidea (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada) from the Pinturas Formation (Early Miocene). Santa Cruz Province (Argentina) and their chronological implications.
- Buldrini, K.E; Bostelmann, E. 2011. A well preserved skull of *Protypotherium* cf. *P. australe* Ameghino 1887 (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae), from the Early Miocene of Chile. *Ameghiniana* 48 (4), Suplemento Resúmenes: p. R149.
- Candela, A. M., Rasia, L. L., & Perez, M. E. 2012. Paleobiology of Santacrucian caviomorph rodents: a morphofunctional approach. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, New York, 287-305.
- Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. Freeman and Company, New York, 698 pp.
- Castellanos, A. 1937. Ameghino y la antigüedad del hombre sudamericano. *Asociación Cultural de Conferencias de Rosario, Ciclo de Carácter General* 2: 47-192.
- Cassini, G. H., Mendoza, M., Vizcaino, S. F., & Bargo, M. S. 2011. Inferring habitat and feeding behaviour of early Miocene notoungulates from Patagonia. *Lethaia*, 44(2), 153-165.
- Charrier, R., Linares, E., Niemeyer, H. y Skarmeta, J. 1979. K-Ar ages of basalt flows of the Meseta Buenos Aires in southern Chile and their relation to the southeast Pacific triple junction. *Geology* 7: 436-439.
- Cassini, G. H., Cerdeño, E., Villafañe, A. L., & Muñoz, N. A. 2012. Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata: Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, 243-286.
- Chimento, N. R., Carlini, A. A., Zurita, A. E. y Krmpotic, C. 2009. Morfología comparada de osteodermos en Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata). *Reunión anual de*

- comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Conferencias: "Darwin, Lamarck y la Teoría de la Evolución de las Especies". Resúmenes: 29-30.
- Ciancio, M. R. y Carlini, A.A. 2008. Identificación de ejemplares tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Nueva serie* 10 (2): 221-237.
- Ciancio, M. R., Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 2005. Los primeros Cingulata (Mammalia, Xenarthra) paleógenos de Perú. *Ameghiniana* 42 (4): 65-66R.
- Ciancio, M. R., Krmptotic, C. M., Soibelzon, E. y Urrutia J.J. 2006. Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) de la Formación Lomas de Las Tapias, San Juan, Argentina. Implicancias paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 43 (4): 30R.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la Región Pampeana. Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el mediterráneo occidental. pp. 49-74 En: M. T. Alberdi, Tonni, E.P, Leone, G. (eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Monografías. Madrid.
- Cifelli RL 1993 The phylogeny of the native South American ungulates. En: *Mammal Phylogeny. Volume 2: Placentals* (eds) Szalay FS, Novacek MJ, McKenna MC, pp. 195-216. New York: Springer-Verlag.
- Chick, J.; Croft, D.; Dodson, H.; Flynn, J.; Wyss, A. 2010. The early Miocene rodent fauna of Pampa Castillo, Chile. *Society of Vertebrate Paleontology, Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts Book*: p. 71A
- Chornogubsky, L., & Kramarz, A. G. 2012. Nuevos hallazgos de Microbiotheriidae (Mammalia, Marsupialia) en la Formación Pinturas (Mioceno temprano, Argentina). *Ameghiniana*, 49(4), 442-450.
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N.; 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 192 pp.

- Croft, D. A., Radic, J. P., Zurita, E., Charrier, R., Flynn, J. J., & Wyss, A. R. 2003. A Miocene toxodontid (Mammalia: Notoungulata) from the sedimentary series of the Cura-Mallín Formation, Lonquimay, Chile. *Revista geológica de Chile*, 30(2), 285-298.
- Croft, D.A.; Flynn, J.J.; Wyss, A.R. 2004. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Fieldiana Geology* 50: 1-52.
- Croft, D.A.; Flynn, J.J.; Wyss, A.R. 2007. A new basal Glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (4): 781-797.
- Croft, D. A., & Weinstein, D. 2008. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 269(1), 103-114.
- Croft, D. A., Anaya, F., Auerbach, D., Garziona, C., & MacFadden, B. J. 2009. New data on Miocene Neotropical provinciality from Cerdas, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution*, 16(3), 175-198.
- Croft, D. A., Chick, J. M., & Anaya, F. 2011. New middle miocene caviomorph rodents from Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(4), 245-268.
- Cuitiño, I., Fernicola, J.C., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F. 2014. Variaciones proximales-distales (O-E) en la Formación Santa Cruz, Mioceno de la Cuenca Austral. Libro de resúmenes XIV Reunión Argentina de Sedimentología, Puerto Madryn, pp 89-90.
- De la Cruz, R y Suarez, M. 2006. Geología del área Puerto Guadal-Puerto Sánchez, Región Aisén del General Carlos Ibañez del Campo. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geológica Básica No. 95, 58 p., 1 mapa escala 1:100.000. Santiago.
- De la Cruz, R., Suárez, M., Morata, M., Espinoza, F., Troncoso, A. 2003. El cenozoico del Lago General Carrera, Aysén, Chile (46°30'-47°15'S): Estratigrafía y tectónica. Libro de resúmenes 10° Congreso Geológico Chileno.

- Decat, J.; Pomeyrol, R. 1931. Informe geológico sobre las posibilidades petrolíferas de la Región Magallánica (21-VIII-1929). Boletín Minero de la Sociedad Nacional de Minería 43: 763-772.
- Fields, R.W., 1957. Hystricomorph rodents from Late Miocene of Colombia, South America. University of California Publications in Geological Sciences 32: 273-404. Los Angeles.
- Fleagle, J.G.; Brown, T.M.; Swisher, C.; Buckley, G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. In Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, No. 6, Actas 1: 129-135. Trelew.
- Fleagle, J.G.; Perkins, M.E.; Heizler, M.T.; Nash, B.; Bown, T.M.; Tauber, A.A.; Dozo, M.T.; Tejedor, M.F. 2012. Absolute and relative ages of fossil localities in the Santa Cruz and Pinturas Formations. In Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation (Vizcaíno, S.F.; Kay, R.F.; Bargo, M.S.; editors). Cambridge University Press: 41-58. Cambridge.
- Flint, S. S., Prior, D. J., Agar, S. M., & Turner, P. 1994. Stratigraphic and structural evolution of the Tertiary Cosmelli Basin and its relationship to the Chile triple junction. *Journal of the Geological Society*, 151(2), 251-268.
- Flynn, J.J.; Swisher, C.C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. En: *Geochronologies, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation* (eds.) Berggren, W.A.; Kent, D.V.; Hardenbol, J. Society for Sedimentary Geology, Special Publication 54: 317-333.
- Flynn, J., Novacek, M., Dodson, H., Frassinetti, D., McKenna, M., Norell, M., Sears, K., Swisher, C. & Wyss, A. 2002. A new fossil mammal assemblage from the southern Chilean Andes: implications for geology, geochronology and tectonics. *Journal of South American Earth Sciences*, 15: 285-302.
- Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (11): 449-454. Flynn et al., 2003:

- Frassinetti, D., y Covacevich, V. 1999. Invertebrados fósiles marinos de la Formación Guadal (Oligoceno superior-Mioceno inferior) en Pampa Castillo, región de Aisén, Chile. Servicio Nacional de Geología y Minería.
- González, E.; Tapia, G. 1952a. Informe Geológico Preliminar en el Anticlinal Manzano y Área de los Cerros Palomares-Estancia Río Verde. Informe (Inédito) N°1.0100.0049, Empresa Nacional del Petróleo (ENAP): 146 p. Punta Arenas.
- González Ruiz, L.R. 2010. Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Temprano y Medio de Patagonia (Edades Santacruicense y 'Friasense'), revisión sistemática y consideraciones bioestratigráficas. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 471pp. Inédito.
- Heim, A., 1940. Geological observations in the Patagonian Cordillera. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 33 (1), 25-51
- Hemmer, A. 1935. Sobre la presencia de *Astrapotherium magnum* Ameghino, en los estratos de Palomares en la región de Magallanes. *Boletín de Minas y Petróleo*, 5(52), 534.
- Hershkovitz, P. 1971. Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth. *Dental morphology and evolution*, 95-150.
- Keidel, I.; Hemmer, A. 1931. Informe preliminar sobre las investigaciones efectuadas en la región petrolífera de Magallanes en los meses de verano de 1928-1929 (12-XII-1929). *Boletín Minero de la Sociedad Nacional de Minería de Santiago* 48: 706-717.
- Kraglievich, L. 1930. La Formación Friaseana del río Frías, río Fénix, Laguna Blanca, etc., y su fauna de mamíferos. *Physis* 10 (35): 127-161.
- Kraglievich, L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de la comparación con las que le precedieron y sucedieron. *Imprenta El Siglo Ilustrado*, pps. 1-136.

- Kramarz, A.G.; Bellosi, E.S. 2005. Hystricognath rodents from the Pinturas Formation, Early-Middle Miocene of Patagonia; biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 18: 199-212.
- Kramarz, A. G. 2006. *Neoreomys* and *Scleromys* (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, late Early Miocene of Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Nueva Serie* 81 (1): 53-62.
- Kramarz, A.G.; Bond, M. 2010. Colhuehuapian Astra-potheriids (Mammalia) from Gran Barranca south of Lake Colhué Huapi. In *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic* (Madden, R.; Carlini, A.; Vucetich, M.G.; Kay, R.; editors). Cambridge University Press: 182-192. Cambridge.
- MacFadden, B. J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33-59.
- Macfadden, B. J., & Cerling, T. E. 1996. Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 103-115.
- Mckenna MC & Bell SK (1997) *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- Madden, R. H. 1990. Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile.
- Matheos, S. D., & Raigemborn, M. S. 2012. Sedimentology and paleoenvironment of the Santa Cruz Formation. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 59-82). (Eds) Vizcaíno, S.F.; Kay, R.F.; Bargo, M.S. Cambridge University Press.

- Marshall, 1976. Marshall L. G. 1976. Fossil localities for santacrucian (early Miocene) Mammals, Santa Cruz province, southern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 50: 1129-1142.
- Marshall, 1980 Marshall, L. G. 1980. Systematics of the south american marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana Geology* 5: 1-145.
- Marshall, L.G.; Hoffstetter, R.; Pascual, R. 1983. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1-93.
- Marshall, L.G.; Drake, R.E.; Curtis, G.H.; Butler, R.F.; Flanagan, K.M.; Naeser, C.W. 1986. Geochronology of Type Santacrucian (Middle Tertiary) Land Mammal Age, Patagonia, Argentina. *Journal of Geology* 94 (4): 449-457.
- Marshall, L.G.; Salinas, P. 1990a. Stratigraphy of the Río Frías Formation (Miocene), along the Alto Río Cisnes, Aisén, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17 (1): 57-87.
- Marshall, L.G.; Salinas, P. 1990b. Vertebrados continentales del Mioceno inferior de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales* 19 (1): 27-38
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J. C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez-Angel, L.C., Rodríguez-Parra, L.A., Ramirez, V. & Niño, H. 2015. Middle miocene closure of the Central American seaway. *Science*, 348(6231), 226-229.
- Muñoz, N.A., Toledo, N., Candela, A.M., 2013. Morfología y función del miembro anterior de *Interatherium robustum* (Notoungulata, Typotheria, Interatheriidae) del Mioceno temprano de Patagonia, Argentina. Libro de Resúmenes de las XXVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja.
- Niemeyer, H., 1975. Geología de la región comprendida entre el lago General Carrera y el río Chacabuco. Provincia de Aisén, Chile. Tesis (Memoria de Título). Departamento de Geología, Universidad de Chile, Santiago, 309 pp. Inédito.

- Nowak, R. M. 1991. Walker's Mammals of the World, 5th ed. Maryland, Johns Hopkins University Press.
- Oiso, Y. 1991. New Land Mammal Locality of Middle Miocene (Colloncuran) Age from Nazareno, Southern Bolivia. Santa Cruz Bolivia. Revista técnica de YPF 1 (12) 3-4: 653-672.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1996. Paleobiogeografía y paleoecología de los mamíferos continentales de América del Sur durante el Cretácico tardío-Paleoceno: una revisión. Estudios Geológicos, 52(1-2), 83-94.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. Journal of Arid environments 66: 498-532.
- Osborn, H. F. 1888. The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. The American Naturalist, 22(264), 1067-1079.
- Osborn, H.F., 1907. Evolution of mammalian molar teeth. The Mac-Millan Company, New York, 250 pp.
- Paula Couto, J. C. 1979. Tratado de Paleomastozoología. Academia Brasileira de Ciências. Río de Janeiro. 590 pp.
- Palazzesi, L., & Barreda, V. 2012. Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. Nature communications, 3, 1294.
- Parras, A.; Dix, G.R.; Griffin, M. 2012. Sr-isotope chronostratigraphy of Paleogene-Neogene marine deposits: Austral Basin, southern Patagonia (Argentina). Journal of South American Earth Sciences 37: 122-135.
- Pascual, R.; Ortega Hinojosa, E.J.; Gondar, D.; Tonni, E.P. 1965. Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires 6: 165-193.

- Pascual, R.; Odreman Rivas, O. E. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario Argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos asociados. *Ameghiniana* 7: 372-412.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1973. Las unidades estratigráficas del terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *V Congreso Geológico Argentino* (Carlos Paz, Córdoba). Actas 3: 293-338.
- Pascual, R.; Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in the Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R.; Vucetich, M.G.; Scillato-Yané, G.J.; Bond, M. 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. In *The Great American Biotic Interchange* (Stelhi, F.; Webb, S.D.; editors), Plenum Press: 219-247. New York.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Munchner Geowiss* 30: 265-319.
- Pascual, R., Carlini, A. A., Bond, M. y Goin, F. J. 2002. Mamíferos Cenozoicos. pp. 533-544 en: M. J. Haller (ed). *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. XV Congreso Geológico Argentino* (El Calafate). Relatorio II-11.
- Perkins, M.E.; Fleagle, J.G.; Heizler, M.T.; Nash, B.; Bown, T.M.; Tauber, A.A.; Dozo, M.T. 2012. Tephro-chronology of the Miocene Santa Cruz and Pinturas Formations, Argentina. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. (Eds) Vizcaíno, S.F.; Kay, R.F.; Bargo, M.S. Cambridge University Press: 23-40. Cambridge.
- Pérez, M. E. 2010b. Sistemática, ecología y bioestratigrafía de Eocardiidae (Rodentia, Hystrocognathi, Caviioidea) del Mioceno temprano y medio de Patagonia. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Universidad Nacional de La Plata.

- Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42:175-190.
- Raigemborn, M. S., Matheos, S. D., Krapovickas, V., Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F., Fernicola, J.C. y Zapata, L. (2015). Paleoenvironmental reconstruction of the coastal Monte León and Santa Cruz formations (Early Miocene) at Rincón del Buque, Southern Patagonia: A revisited locality. *Journal of South American Earth Sciences*, 60, 31-55.
- Ramos, V.A., 1982b. Geología de la región del Lago Cardiel, Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 37 (1), 23-49.
- Ramos, V.A. 1989. Andean foothills structures in northern Magallenes Basin, Argentina. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 73: 887-903.
- Ré, G. H.; Bellosi, E. S.; Heizler, M.; Vilas, J. F.; Madden, R. H.; Carlini, A. A.; Kay, R. F.; Vucetich, M. G. 2010. A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. En: *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. (Eds.) Madden R. H., Carlini A. A., Vucetich M. G., y Kay R. F. Cambridge University Press, pp 46-58.
- Roth, S. 1908. Beitrag zur Gliederung der Sedimen-tablegerungen in Patagonien und der Pampas region. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 26: 92-150.
- Röse, C. 1892. Ueber die Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. *Anatomischer Anzeiger*.
- Savage, D. E. 1962. Cenozoic Geochronology of the fossil mammals of the western hemisphere." *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales* 8 (4): 53-67.

- Scillato-Yané, G. J. 1975a. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y zoogeográficas sobre los Euphractini. I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán). Actas 2: 449-461.
- Schmidt, G.I. 2013. Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, pp 335 + Anexos. Inédita.
- Scott, W. B. 1903. Mammalia of the Santa Cruz Beds Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. pp. 1-106 (1. Dasypoda) y 107-277 (2. Glyptodonta) en: W. B. Scott (ed). Princeton University, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), Stuttgart Volume V (Paleontology) Part I (Edentata).
- Scott, W.B. 1912. Toxodonta of the Santa Cruz beds. Reports of the Princeton expedition to Patagonia, No. 6, p. 111-286. Princeton.
- Scott, W. B. 1905. The Miocene ungulates of Patagonia. In Report of the Seventy-Fourth Meeting of the British Association for the Advancement of Science held at Cambridge in August (Vol. 1904, pp. 589-590).
- Simpson, G.G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. Proceedings of the American Philosophical Society 83 (5): 649-709.
- Simpson, G. G. 1941. The Eocene of Patagonia. American Museum of Natural History.
- Simpson, G. G. 1948. The beginning of the Age of Mammals in South America. Bulletin of the American Museum of Natural History 91: 1-232.
- Smith, J.B., Dodson, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. Journal of Vertebrate Paleontology 23(1):1-12.

- Sneath, P.H.A y Sokal, R.R.; 1973. Numerical taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco. 573 pp.
- Sokal, R.R. y Sneath, P.H.A.; 1963. Principles of numerical taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco. 359 pp.
- Soria, M. F. 2001. Los Protheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 1: 1-167.
- Stirton, R.A. 1953. A new genus of Interatheres from the Miocene of Colombia. University of California Press.
- Tauber, A. A. 1994. Estratigrafía y vertebrados fósiles de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) de la costa atlántica entre las rías del Coyle y de Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz, República Argentina. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba.
- Tauber, A.A. 1999. Los vertebrados de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior medio) en el extremo sureste de la Patagonia y su significado paleoecológico. Revista Española de Paleontología 14 (2): 173-182.
- Tauber, A. A. 1996. Los representantes del género *Protypotherium* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) del Mioceno temprano del sudeste de la provincia de Santa Cruz, República Argentina. Academia Nacional de Ciencias. Miscelanea 95: 1-29.
- Tejedor, M.F.; Tauber, A.A.; Rosenberger, A.L.; Swisher III, C.C.; Palacios, M.E. 2006. New Primate genus from the Miocene of Argentina. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103 (14): 5437-5441.
- Townsend, K. B., & Croft, D. A. 2008. Diets of notoungulates from the Santa Cruz Formation, Argentina: new evidence from enamel microwear. Journal of Vertebrate Paleontology, 28(1), 217-230.

- Ugalde, R., Bostelmann, E., Buldrini, K. E., & Oyarzún, J. L. Lithofacies, architecture, and depositional environments of the Santa Cruz Formation in Chilean Patagonia. XIV Congreso Geológico Chileno, La Serena.
- Ugarte, F. R. E. 1956. El grupo de Río Zeballos en el flanco occidental de la meseta Buenos Aires (Provincia de Santa Cruz). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 11: 202-216.
- Villafañe, A. 2005. Paleocología de los Protheroheriidae (Mammalia: Litopterna): un estudio basado en los cambios en la masa corporal. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia, pp148.
- Vizcaíno, S.F.; Kay, R.F.; Bargo, M.S. 2012a. Background for a paleoecological study of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene) on the Atlantic Coast of Patagonia. *In* Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation (Vizcaíno, S.F.; Kay, R.F.; Bargo, M.S.; editors). Cambridge University Press: 1-22. Cambridge.
- Vizcaíno, S.F.; Kay, R.F.; Bargo, M.S. 2012b. Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press: 392 p. Cambridge.
- Vizcaíno, S. F., Rinderknecht, A. y Czerwonogora, A. 2003. An enigmatic Cingulata (Mammalia: Xenarthra) from the late Miocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (4): 981-983.
- Webb, S. D. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9, 393-426.
- Wible, J. R.; Wang Yuanqing, Li Chuankui; Dawson, M. R. 2005. Cranial anatomy and relationships of a new Ctenodactyloid (Mammalia, Rodentia) from the early Eocene of Hubei province, China. *Annals of Carnegie Museum* 74: 91-150.

Woods, C. A. 1972. Comparative myology of jaw, hyoid and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147: 115-198.

Woods, C. A.; Howland, E. B. 1979. Adaptative radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy* 60: 95-116

Wood, A. E.; Patterson, B. 1959. The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 120: 281-428.

Anexo 1. Localidades incluidas en el análisis faunístico.

- a) Monte Observación (Patagonia Argentina)
- b) Monte León (Patagonia Argentina)
- c) Puesto Estancia La Costa (Patagonia Argentina)
- d) Estancia La Costa (Patagonia Argentina)
- e) Pampa Castillo (Patagonia Chilena)
- f) Alto Río Cisnes (Patagonia Chilena)
- g) Sierra Baguales (Patagonia Chilena)
- h) Quebrada Honda (Bolivia)
- i) Salla (Bolivia)
- j) La Venta (Colombia)
- k) **Pampa Guadal** (Patagonia Chilena)



Figura 1. Mapa de distribución de las localidades incluidas en el análisis.

Tabla 1. Listado de géneros por localidad utilizado en el análisis faunístico (0= ausencia; 1= presencia).

Género	Pampa Guadal	Pampa Castillo	Alto Río Cisnes	Sierra Baguales	Estancia La Costa	Monte León	Monte observación	Puesto Estancia La Costa	Quebrada Honda	Salla	La Venta	Fm. Santa Cruz
<i>Micoureus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Thylamys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Microbiotherium</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Pachybiotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Hondalagus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Evolestes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Stiloherium</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Pichipillus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palaeothenes</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Propalaeothenes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acdestis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Pitheculites</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aberites</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Dukecynus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Arctodictis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Lycopsis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Fredszalaya</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pharsophorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Notogale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Sallacyon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Paraborhyaena</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Borhyaena</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Prothylacynus</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Lycopsis</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1

METATHERIA

Género	Pampa Guadal	Pampa Castillo	Alto Río Cisnes	Sierra Baguales	Estancia La Costa	Monte León	Monte observación	Puesto Estancia La Costa	Quebrada Honda	Salla	La Venta	Fm. Santa Cruz
<i>Acrocyon</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Necrolestes</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cladisticis</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Acyon</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Sipalocyon</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Pseudonoticis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Perathereutes</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Hondadelphys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pheltephilus</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Stegotherium</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Prozaedyus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Vetelia</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenotatus</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Proeutatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Anadasypus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pedrolypeutes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Nanoastegotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Scirrotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Propalaeohoplophorus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Cochlops</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
<i>Metopotoxus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eucinepeltus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Asterostemma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Neoglyptatelus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

XENARTHRA: CIINGULATA

Género	Pampa Guadal	Pampa Castillo	Alto Río Cisnes	Sierra Baguales	Estancia La Costa	Monte León	Monte observación	Puesto Estancia La Costa	Quebrada Honda	Salla	La Venta	Fm. Santa Cruz
<i>Pseudoglyptodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Lukullus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Xyophorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Prepothierium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Megathericulus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hyperleptus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Schismotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hapalops</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Peleciodon</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Euchaloeops</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Nematherium</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Neonematherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Glossotheropsis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Psudoprepothierium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Protamandua</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Neotamandua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pyrotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Astrapotherium</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Parastrapotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Xenapotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Granapotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

XENARTHRA: PILOSA

PYR.

ASTRAPOTHERIA

Género	Pampa Guadal	Pampa Castillo	Alto Río Cisnes	Sierra Baguales	Estancia La Costa	Monte León	Monte observación	Puesto Estancia La Costa	Quebrada Honda	Salla	La Venta	Fm. Santa Cruz
<i>Hegetotherium</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Pachyrukhos</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Prohegetotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Hemihegetotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cochilius</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Interatherium</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Protypotherium</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Miocochilius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Brucemacfaddenia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Federicoanaya</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Plesiotypotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Trachytherus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Archaeohyrax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Anayatherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Huilatherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Rhynchippus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Adinotherium</i>	1	1	1	1	1		1	1	0	0	0	1
<i>Proadinotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Palyeidodon</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nesodon</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Paratrigodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Pericotoxodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Homalodotherium</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1

NOTUNGULATA

Género	Pampa Guadal	Pampa Castillo	Alto Río Cisnes	Sierra Baguales	Estancia La Costa	Monte León	Monte observación	Puesto Estancia La Costa	Quebrada Honda	Salla	La Venta	Fin. Santa Cruz
<i>Thadanius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Tricoelodus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Adianthus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Diadiaphorus</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Thoatherium</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Licaphrium</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Licaphrops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proterotherium</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tetramerorhinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Anisolophus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Promacrauchenia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Megadolodus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Prototherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Prolicaphrium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Theosodon sp.</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Coniopternium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cephalomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Protosteiomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Branisamyopsis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eosteiomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Steiromys</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Microsteiomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Incams</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Mesoprocta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alloimys</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neoreomys</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Eocardia</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Luantus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

LITOPTERNA

RODENTIA

Género	Pampa Guadalupe	Pampa Castillo	Alto Río Cisnes	Sierra Baguales	Estancia La Costa	Monte León	Monte observación	Puesto Estancia La Costa	Quebrada Honda	Salla	La Venta	Fm. Santa Cruz
<i>Phanomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Schistomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Guimys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Prodolichotis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Migraveramus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Sallamys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Sciamys</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Acaremys</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Spaniomys</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Stichomys</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Adelphomys</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Protacaremys</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acarechimys</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1
<i>Prostichomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galileomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Quebradachondomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Branisamys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Scleromys</i>	0	1	1	0					0	0	1	1
<i>Simplimus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Drytomomys (Olenopsis)</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Perimys</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ptilagostomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Protagostomus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1

RODENTIA

Genero	Pampa Guadal	Pampa Castillo	Alto Rio Cisnes	Sierra Baguales	Estancia La Costa	Monte Leon	Monte observación	Puesto Estancia La Costa	Quebrada Honda	Salla	La Venta	Fm. Santa Cruz
<i>Homunculus</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Mohanamico</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Nuciraptor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cebupithecia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Branisella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Neosaimiri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Stirtonia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

PRIMATES