

DOS NUEVOS MARSUPIALES "PSEUDODIPROTODONTES" DEL EOCENO DE PATAGONIA, ARGENTINA

Francisco J. GOIN¹ y Adriana M. CANDELA¹

ABSTRACT. TWO NEW "PSEUDODIPROTODONT" MARSUPIALS FROM THE EOCENE OF PATAGONIA. *Quirogalestes almagaucha* n. gen. et sp. is an early Eocene Pichipilinae (Paucituberculata, Caenolestidae) distinguished from *Pichipilus* and *Phonocromus* by the larger size of its p3, and by having a lower molar pattern that is primitive with respect to those of *Pichipilus* and *Phonocromus*. The protoconid is less reduced, the anterobasal cingulum is moderately developed, and the paraconid and metaconid are only slightly separated. The holotype, and only known specimen, was recovered from middle levels of Casamayor Fm. (Casamayoran Age; early Eocene) at Cerrito Fructuoso, in Valle Hermoso (Chubut Province, Argentina). It represents the oldest and more generalized pichipiline known to date. The middle Eocene *Hondonadia feruglioi* n. gen. et sp. (?Polydolopimorphia) resembles several polydolopimorphians in the size of its upper canine, the length and width of the incisive vacuities, an upper molar pattern characterized by a well-developed "hypocone" (displaced metaconule), and a (moderate) twinning of the paracone and metacone with stylar cusps B and D, respectively. The holotype, and only known specimen, comes from middle Eocene (Mustersan Age) levels at Gran Hondonada (= "Pozón Grande"; Sarmiento Group), near Paso de Indios (Tehuelches Department, Chubut Province, Argentina). It may represent the persistence (into well-advanced Paleogene times) of a relatively generalized polydolopimorphian quadrutubercular molar pattern, which was already established in southern South America by the middle Paleocene.

KEY WORDS. Marsupialia. Paucituberculata. Polydolopimorphia. Systematics. Eocene. Patagonia.

PALABRAS CLAVE. Marsupialia. Paucituberculata. Polydolopimorphia. Sistemática. Eoceno. Patagonia.

INTRODUCCIÓN

Discutiendo las probables homologías del incisivo hipertrofiado y procumbente de los falangeroides australianos, Ride (1962) acuñó el término "pseudodiprotodontia" para referirse a las especializaciones de los cenolestidos, en contraposición con la condición de "diprotodontia verdadera" de los primeros. Con el término "pseudodiprotodontes" también se alude a los polidolópidos, tradicionalmente incluidos en un grupo común con los cenolestoides (véase Marshall, 1980, 1982, 1987, y bibliografía citada). Sin embargo, nuestro conocimiento sobre el origen y evolución de los marsupiales "pseudodiprotodontes" sudamericanos, generalmente agrupados en dos órdenes: Polydolopimorphia y Paucituberculata -véase Marshall *et al.* (1990)-, continúa oscurecido por la falta de respuestas precisas a ciertas cuestiones básicas, a saber: (1) ¿constituyen los Polydolopimorphia y Paucituberculata un grupo monofilético?; (2) ¿cuáles son las relaciones entre los grupos más generalizados de uno u otro con los marsupiales sudamericanos

más extraordinariamente especializados hacia dietas frugívoro-omnívoras, los groebéridos, o folívoros, los patagónidos y los argiolágidos?, y (3) ¿existe alguna relación entre uno u otro linaje, o ambos, con los "verdaderos" marsupiales diprotodontes -Diprotodontia *sensu* Marshall *et al.* (1990)- de Australasia? En nuestra opinión, las respuestas a estas preguntas se encuentran en el análisis de los "pseudodiprotodontes" basales -paleógenos- exhumados en yacimientos sudamericanos (véase también Marshall, 1982: 5-15). En los últimos años hemos comenzado el estudio pormenorizado de algunos restos que, si bien aislados y fragmentarios, han permitido formular hipótesis en este sentido (Candela *et al.*, 1995; Goin y Candela, 1995, 1996; Goin *et al.*, 1998; Oliveira *et al.*, 1996). El presente trabajo continúa esta línea de análisis; en él se describen dos nuevos marsupiales "pseudodiprotodontes" procedentes de distintas localidades y niveles del Eoceno de Patagonia (figura 1). Cada uno de ellos arroja nueva información e interrogantes adicionales sobre la evolución de estos particulares marsupiales sudamericanos.

ABREVIATURAS. MLP, Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata (provincia de Buenos Aires, Argentina); MPEF-PV: Sección Paleontología Vertebrados, Museo Paleontológico "Egidio Feruglio", Trelew (provincia de Chubut, Argentina);

¹Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.



Figura 1. Mapa de ubicación de las localidades fosilíferas mencionadas en el texto. / Location map showing fossil sites mentioned in the text.

p: premolares inferiores; m: molares inferiores; P: premolares superiores; M: molares superiores; St: cúspide estilar. Sobre la nomenclatura de las cúspides y crestas utilizadas en este trabajo, véase Goin y Candela (1996). Todas las medidas son en mm.

SISTEMÁTICA

Supercohorta MARSUPIALIA Illiger, 1811
Orden PAUCITUBERCULATA Ameghino, 1894
Familia CAENOLESTIDAE Trouessart, 1898
Subfamilia PICHIPILINAE Marshall, 1980

Quirogalestes n. gen.

ESPECIE TIPO. *Quirogalestes almagaucha* n. sp.

ETIMOLOGÍA. *Quiroga-*, en homenaje a Juan Carlos Quiroga (1951-1988), colector del material tipo, amigo de los autores y padre de la paleoneurología en la Argentina; *-lestes*, voz latina cuya extensión (*lestikos*), significa "carnívoro"; término con que se completa el nombre genérico de varios marsupiales Paucituberculata fósiles y vivientes.

ESPECIES INCLUIDAS. La especie tipo solamente.

DISTRIBUCIÓN. Eoceno temprano, Valle Hermoso, Patagonia central.

DIAGNOSIS. Como la de la especie tipo.

A.P.A. Publicación Especial 5, 1998

Quirogalestes almagaucha n. sp.

Figura 2

ETIMOLOGÍA. *almagaucha*, por el boliche-almacén "Alma Gaucha", en cercanías del cual fue encontrado el holotipo.

HOLOTIPO. MLP 83-III-1-161, un fragmento mandibular izquierdo con la raíz posterior del p3, las raíces del m1 y los m2-3 completos, aunque gastados (figura 2). Colectado por Juan C. Quiroga y José L. Laza en febrero de 1983.

HIPODIGMA. El tipo solamente.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA. Cerrito Fructuoso, en el faldeo sur de Valle Hermoso, en proximidades del boliche "Alma Gaucha", provincia de Chubut (figura 1). Términos medios de la Fm. Casamayor, Grupo Sarmiento; Eoceno temprano (edad mamífero Casamayorensis).

MEDIDAS (en mm). m1 (raíces): largo= 1,4; m2: largo= 1,8; ancho (trigónido)= 1,16; ancho (talónido)= 1,28; m3: largo= 1,84; ancho (trigónido)= 1,24; ancho (talónido)= 1,28.

DIAGNOSIS. Se diferencia del resto de los Pichipilinae por el mayor tamaño del p3, menor altura relativa del protocónido, menor proximidad entre el para- y el metacónido, escaso acortamiento y estrechamiento del trigónido en relación al talónido, menor desarrollo del cingulo anterobasal y porque el metacónido no está "adelantado" (implantado algo más anteriormente) respecto del protocónido.

DESCRIPCIÓN. El ejemplar MLP 83-III-1-161 está pobremente preservado, conservándose sólo la raíz posterior del p3, las raíces del m1, el m2 parcialmente roto en su cara lingual y el m3 completo aunque muy gastado, al igual que el m2. A juzgar por la morfología de su raíz posterior, el p3 estaba moderadamente desarrollado, algo más grande que el de *Pichipilus* y *Phonocromus*. Según se desprende de sus dimensiones alveolares, el m1 era algo más corto que el m2. Este último muestra su trigónido apenas más corto y angosto que el talónido; por el contrario, en el m3 el trigónido y el talónido son subiguales en largo y en ancho. El m3 tiene el entocónido más grande y robusto que el del m2. En ambos molares el protocónido es más bajo que el para- y el metacónido. Si bien en el m2 el metacónido está parcialmente roto, en el m3 se aprecia que el para- y el metacónido son de tamaño similar, aunque el metacónido es apenas más grande. Por detrás del trigónido de este molar, sobre la arista posterolingual del metacónido, se aprecia una expansión o cresta vestigial, orientada hacia abajo y posteriormente. Los hipocónulidos de ambos molares son muy reducidos y los hipocónidos muestran fuertes facetas de desgaste.

COMENTARIOS. El nuevo resto aquí descrito constituye una forma sumamente generalizada de Paucituberculata pichipilino. Comparado con los otros miembros de este grupo, *Quirogalestes almagaucha* comparte los siguientes rasgos: protocónido más bajo que el paracónido y metacónido, paracónido y metacónido apareados,

entocónido grande, talónido poco alargado ánteroposteriormente, hipoconúlido presentando una muesca en su contacto con el entocónido. Si bien el segundo de estos rasgos puede verse en *Caenolestes*, el conjunto de los mismos distingue claramente a los Pichipilinae de los Caenolestinae, usualmente considerados como grupos hermanos (pero véase la discusión). Por otra parte, *Quirogalestes almagaucha* muestra estados primitivos en varios de estos caracteres: el protocónido es apenas más bajo que el para- y el metacónido, el apareamiento entre estas dos últimas cúspides es incompleto, el cingulo ánterobasal muestra un desarrollo moderado -esto es, no se extiende posteriormente formando una plataforma labial al molar- y el metacónido no está "adelantado" con respecto al protocónido, por lo que el eje que une ambas cúspides es transversal al eje dentario. Otro rasgo presente en los pichipilinos *Phonocromus* y *Pichipilus*, y que parece estar ya anticipado en *Quirogalestes almagaucha*, es la expansión aliforme del borde posterolingual del metacónido, bien desarrollada en aquéllos y que en esta última especie aparece como una pequeña y corta cresta rígida hacia la entocrístida.

Orden ?POLYDOLOPIMORPHIA (Ameghino, 1897)

Archer, 1984

Hondonadia n. gen.

ESPECIE TIPO. *Hondonadia feruglioi*, n. sp.

ESPECIES INCLUIDAS. La especie tipo solamente.

ETIMOLOGÍA. *Hondonadia*, por Gran Hondonada, localidad de procedencia del Holotipo.

DISTRIBUCIÓN. Eoceno medio, Gran Hondonada, Patagonia central.

DIAGNOSIS. Como la de la especie tipo.

Hondonadia feruglioi n. sp.

Figuras 3, 4

ETIMOLOGÍA. *feruglioi*, en homenaje al Dr. Egidio Feruglio, insigne conocedor de la Patagonia y sus paisajes.

HOLOTIPO. MPEF-PV 1004, varios restos craneanos y postcraneanos asociados, muy fragmentarios, incluyendo una porción rostral izquierda con los I₂-5?, C y P1-2 completos (figura 3) y un M?1 izquierdo aislado, completo (figura 4). Colectado por J. Ibarlucea el 1° de enero de 1993.

HIPODIGMA. El tipo solamente.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA. Gran Hondonada (= "Pozón Grande"), 15 km al NNE de Laguna del Mate, y al SO de la localidad de Paso de Indios, departamento Tehuelches, provincia de Chubut, Argentina (figura 1). Grupo Sarmiento, Eoceno medio (edad márfero Mustersense).

MEDIDAS (en mm). M?1: diámetro ánteroposterior= 2,44; diámetro transversal= 2,76. Longitud I?2-P2: 15,32.

DIAGNOSIS. Se distingue de (¿el resto de?) los Polydolopimorphia por la menor proximidad del para- y el metacónido con las cúspides estilares B y D respectivamente, y por el mayor tamaño y altura relativa de la cúspide estilar D.

DESCRIPCIÓN. Además de una serie de restos craneanos y postcraneanos extremadamente fragmentarios, el ejemplar MPEF-PV 1004 incluye parte del premaxilar y la parte anterior del maxilar izquierdo (figura 3) y un molar izquierdo aislado, presumiblemente el primero de la serie (figura 4). A juzgar por los restos óseos preservados el cráneo era corto y alto. El premaxilar es muy corto, y la sutura entre este hueso y el maxilar termina lateralmente entre el anteúltimo y el último incisivo -y no, como es usual entre los marsupiales, a la altura del canino. Se distinguen cuatro incisivos de tamaño subigual, si bien el último de ellos es algo más pequeño. Las coronas de estos dientes no son estiliformes sino que están comprimidas labiolingualmente y tienen un aspecto espatulado. Por delante del incisivo más anterior el premaxilar está roto, por lo que es imposible apreciar si el número real de incisivos era de cuatro o cinco.

Por delante del canino se encuentra una fosa paracarina moderadamente desarrollada. Inmediatamente por detrás se aprecia el canino, muy grande, de sección suboval -con el diámetro mayor en sentido ánteroposterior-

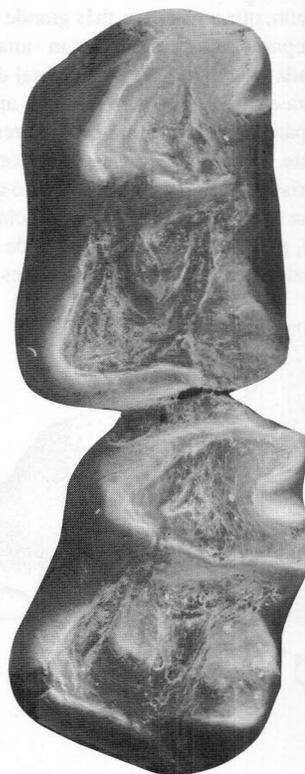


Figura 2. *Quirogalestes almagaucha* n. gen. et sp. MLP 83-III-1-16 (holotipo), un fragmento mandibular izquierdo con los m2-3 casi completos; vista oclusal. Escala: 1 mm. / MLP 83-III-1-16 (holotype), a left mandibular fragment with almost complete m2-3: occlusal view. Scale: 1 mm..

implantado en forma subvertical. Inmediatamente por detrás de este diente y algo lingualmente a él aparece el primer premolar, pequeño, bajo y con una sola cúspide central. Por detrás de éste, e implantado paralelamente al eje dentario, se aprecia el segundo premolar, idéntico al primero aunque algo más grande. Por detrás de este diente sólo se ha preservado la pared anterior del alvéolo del P?3.

A la altura de los P1-2, el maxilar se expande lateralmente de un modo notorio, probablemente limitando el borde interno de un foramen infraorbitario de notables dimensiones. En vista palatal puede apreciarse el gran tamaño de las fenestras incisivas, las que se extienden prácticamente desde el primer incisivo hasta el P1. Estas fenestras no sólo son largas sino que, a juzgar por el borde posterior dirigido hacia el plano sagital del cráneo, también son aparentemente muy anchas.

El único molar preservado, asociado a este ejemplar, es un M?1 izquierdo fuertemente desgastado, si bien todas sus estructuras han sido preservadas. La plataforma estililar está formada principalmente por dos cúspides estilares, StB y StD, grandes y altas. La StD es la cúspide más alta del diente. Le sigue en tamaño la StB, más grande que el metacono, que a su vez es más grande que el paracono. La preparacrista contacta con una cúspide minúscula ubicada en el extremo anterolabial del diente. La postmetacrista está presente pero es corta, apenas más larga que la preparacrista, y termina en el extremo posterolabial del diente. Vista desde la cara posterior del diente, la postmetacrista no corre paralela al plano oclusal sino que sigue una trayectoria descendente hacia la esquina posterolabial, pegada a la cara posterior de la prominente StB. Labialmente a las StB y StD se desarrolla un

pequeño cingulo central que aloja a una cúspula muy baja. La StD está algo comprimida labiolingualmente, de modo tal que las caras anterior y posterior se desarrollan como aristas. La arista anterior presenta una marcada faceta de desgaste, lo que sugiere un fuerte componente transversal en la acción masticatoria.

El protocono es bajo y se continúa hacia el extemo anterolabial del diente por un estrecho cingulo. Sobre la cara anterior del protocono se aprecia un segundo cingulo, el cingulo pre-protocanal, reducido y ubicado en la base de la corona. El protocono se separa del "hipocono" -metacónulo desplazado- por medio de un flexo lingual. El metacónulo está menos desarrollado que el protocono y, al igual que este último, se conecta con el extremo posterolabial del diente por un estrecho cingulo.

En vista oclusal, el diente muestra cierta simetría entre sus mitades anterior y posterior, con tres cúspides equidistantes de cada lado: StB, paracono y protocono en la mitad anterior, y StD, metacono y metacónulo en la mitad posterior. Ambas mitades están separadas por un surco profundo producido por desgaste. El tipo de desgaste presente en las caras labiales del para- y metacono le confieren al diente un aspecto vagamente selenodonte. Las raíces se implantan en forma vertical, muy juntas entre sí. Las raíces labiales son subiguales y de sección subcircular. La raíz lingual es más grande y está ensanchada en sentido ánteroposterior.

COMENTARIOS. *Hondonadia feruglioi* es un marsupial de difícil asignación a alguno de los órdenes de "pseudodiprotodontes" conocidos (Polydolopimorphia y Paucituberculata) debido al carácter fragmentario del holotipo y único ejemplar conocido de esta especie. Sin embargo, algunos rasgos permiten una mayor aproximación preliminar: (1) Las fenestras incisivas son grandes y anchas, y bien retraídas posteriormente. En los cenoléstidos vivientes estas fenestras son muy alargadas y angostas, y llegan aún más posteriormente que en *Hondonadia*, hecho relacionado con el notable alargamiento del rostro. En los Polydolopimorphia en que se conocen fenestras incisivas (como en *Epidolops ameghinoi*), éstas son de contorno similar a las de *Hondonadia*, aunque algo más cortas, ya que terminan posteriormente a la altura del canino (Paula Couto, 1952, fig. 2). (2) El canino superior es grande, tal como ocurre en varios Polydolopimorphia (*Epidolops*, *Bonapartherium*). (3) El M?1 muestra al protocono bien separado del "hipocono" por un flexo lingual. Este es un rasgo característico de los Polydolopimorphia (excepto en *Prepidolops*), en donde ambas cúspides forman sendos lóbulos sobre la cara lingual de los molares. En los Paucituberculata, por el contrario, a pesar de haberse diferenciado un "hipocono" éste forma, sobre la cara lingual del molar, un ancho lóbulos único al no distinguirse un flexo entre ambas cúspides. (4) Tanto el paracono como el metacono muestran un grado incipiente de apareamiento con las cúspides estilares B y D respectivamente. Si bien el fuerte desgaste presente en las caras labiales de ambas cúspides impide apreciar con precisión su proximidad

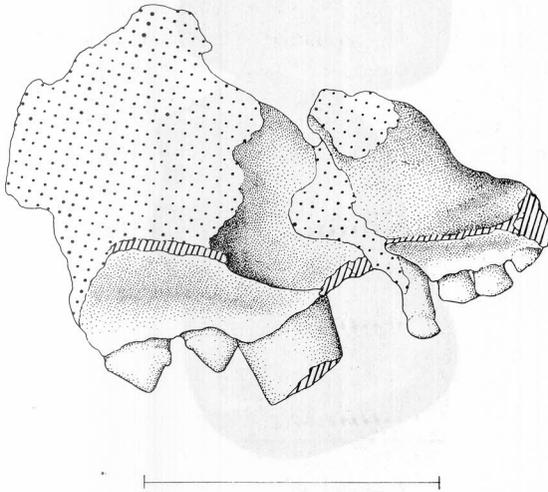


Figura 3. *Hondonadia feruglioi* n. gen. et sp. MPEF-PV 1004 (holotipo), porción rostral con parte del premaxilar y el maxilar, incluyendo cuatro incisivos, el canino y los dos primeros premolares; vista lingual. Escala: 1 mm. / MPEF-PV 1004 (holotype), facial part of a skull including parts of the premaxilla and maxilla, four incisors, the canine, and the first two premolars, lingual view. Scale: 1 mm.

a las cúspides estilares, el paracono no parece estar más próximo a la StB que lo que el metacono lo está de la StD, como podría esperarse de un Paucituberculata generalizado, sino que ambas cúspides equidistan, y se aproximan, a las estilares, como cabría esperar en un primitivo Polydolopimorphia.

Por los motivos expuestos, *Hondonadia feruglioi* parece constituir más probablemente un primitivo Polydolopimorphia que un primitivo Paucituberculata; sin embargo, debe señalarse, tal como consta en la diagnosis, que el tamaño de la StD en esta especie es muy grande, comparativamente más que en los Polydolopimorphia conocidos. Este rasgo, sumado al apareamiento sólo incipiente del para- y del metacono con las StB y D, respectivamente, ponen en duda su pertenencia a este último orden de marsupiales.

DISCUSIÓN

Quirogalestes almagaucha y *Hondonadia feruglioi* constituyen dos nuevos y primitivos marsupiales "pseudodiprotodontes" del Paleógeno de Patagonia. El primero de ellos, exhumado en niveles de edad mamífero Casamayorensis (Eoceno temprano), representa al más antiguo y generalizado Paucituberculata pichipilino hasta ahora conocido. El segundo, procedente de niveles de edad mamífero Mustersense (Eoceno medio), podría representar un generalizado Polydolopimorphia, aunque el carácter fragmentario del holotipo vuelve imposible su asignación a alguna de las familias reconocidas para este orden. Se comenta la significación de cada uno de estos taxones por separado.

(1) A partir de la revisión por parte de Marshall (1980) de los Caenolestoides sudamericanos se ha considerado a los pichipilinos ("Pichipilini" de aquél análisis, incluyendo a *Pliolestes* Reig, 1955, *Phonocdromus* Ameghino, 1894 y *Pichipilus* Ameghino, 1890) como el grupo hermano de los Caenolestinae ("Caenolestini" de Marshall, 1980). Sin embargo, un análisis reciente sugiere que: (1) los pichipilinos podrían constituir el grupo hermano de los Palaeothentidae + Abderitidae, antes que de los Caenolestinae, y (2) *Pliolestes* parece ser no un pichipilino sino un caenolestino emparentado con *Rhyncholestes* Osgood, 1924 (Oliveira *et al.*, 1996). En efecto, ninguno de los rasgos considerados por Marshall (1980) como diagnósticos de los Caenolestidae constituyen sinapomorfías de este grupo o están incuestionablemente presentes en todos sus miembros. Por el contrario, son varias las sinapomorfías que agrupan a *Pichipilus* y *Phonocdromus* con los Paleothentidae y Abderitidae. En lo que respecta a la dentición inferior, las sinapomorfías que reúnen a *Pichipilus* y *Phonocdromus* con los Palaeothentidae y Abderitidae incluyen la existencia de un protocónido más bajo que el para- y el metacónido en los m2-3, el para y el metacónido muy próximos o fusionados en los m2-4 y el desarrollo de una incipiente expansión aliforme sobre el borde posterolingual del metacónido

en los m1-3. Los tres rasgos están claramente presentes en *Quirogalestes almagaucha*, lo que confirma su pertenencia, junto con *Pichipilus* y *Phonocdromus*, a un grupo natural. A su vez, tal como se señala en los comentarios a la diagnosis de *Quirogalestes almagaucha*, la expresión de estos rasgos en *Quirogalestes* permite afirmar que este género representa a la vez el más antiguo y generalizado pichipilino conocido.

(2) De confirmarse la pertenencia de *Hondonadia feruglioi* a los Polydolopimorphia, es interesante constatar la persistencia de una forma tan generalizada en niveles asignables al Eoceno medio (edad mamífero Mustersense) de Patagonia. La adquisición del patrón molar básico de los polidolopimorfios ya había sido realizada en tiempos paleocenos -e. g., *Epidolops*, *Gashternia* (Candela *et al.*, 1995)- o, a lo sumo, hacia el Eoceno temprano -Prepidolopidae, Bonapartheriidae (Pascual, 1980a, 1980b, 1983)-. Si *Hondonadia* constituye efectivamente un polidolopimorfio, representaría el segundo caso documentado de persistencia, hasta bien entrados los tiempos paleógenos, de dicho patrón en su estado más generalizado. El primer caso lo constituye *Rosendolops primigenium* Goin y Candela 1996, un primitivo polidolopimorfio procedente de niveles casamayorenses (Eoceno temprano) de Patagonia. En *Rosendolops* puede apreciarse que el metacónulo, hipertrofiado y ya algo desplazado hacia la esquina posterolingual del molar, representa incluso una morfología ancestral al "hipocono" más claramente desarrollado de *Hondonadia*. Por otra parte, sin embargo, *Hondonadia* es más primitivo que *Rosendolops* al no tener tan cercanamente apareados al para- y al metacono con las cúspides estilares StB y StD respectivamente, en la menor compresión labiolingual de sus cúspides estilares, y en la presencia de un cingulo pre-protocónal cerca del borde anterolingual de la base de la corona. Tanto *Hondonadia* como *Rosendolops* parecen representar la persistencia durante el Eoceno de "ensayos" hacia la adquisición del patrón molar cuadrutuberculado de los Polydolopimorphia, patrón que ya había

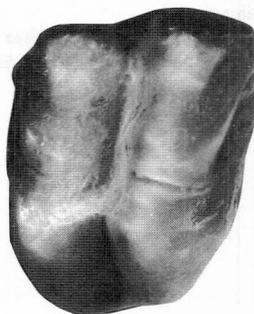


Figura 4. *Hondonadia feruglioi* n. gen. et sp. MPEF-PV 1004 (holotipo), M?1 izquierdo, aislado; vista oclusal. Escala: 1 mm. / MPEF-PV 1004 (holotype), isolated left M?1, occlusal view. Scale: 1 mm..

completado muy tempranamente los pasos esenciales de su evolución (¿Paleoceno temprano-medio?).

AGRADECIMIENTOS

Al personal del Museo Paleontológico "Egidio Feruglio" (Trelew, provincia de Chubut) por permitirnos estudiar el ejemplar MPEF-PV 1004; a M. Lezcano, por la reproducción de dicho ejemplar en la figura 3; a A. Carlini y a un revisor anónimo por la lectura crítica del manuscrito. Finalmente, a R. Urréjola y P. Sarmiento, del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Museo de La Plata, por las fotografías que se reproducen en las figuras 2 y 4 de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F., 1890. Los plagiulacoideos argentinos y sus relaciones zoológicas, geológicas y geográficas. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 11: 143-201. Buenos Aires.
- Ameghino, F., 1894. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia de Ciencias*, 13: 259-452. Córdoba.
- Candela, A. M., Goin, F. J. y Pascual, R., 1995. Los Polydolopimorphia (Mammalia, Marsupialia) de la Formación Las Flores (Paleoceno medio, Patagonia central, Argentina). *11º Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*: 15. Tucumán.
- Goin, F. J. y Candela, A. M., 1995. Una nueva especie de *Epidolops* Paula Couto, 1952 (Marsupialia, Polydolopimorphia, Polydolopidae). Consideraciones sobre el patrón molar inferior de los Epidolopinae. *6º Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía*, 143-148. Trelew.
- Goin, F. J. y Candela, A. M., 1996. A new early Eocene polydolopimorphian (Mammalia, Marsupialia) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(2): 292-296. Lawrence.
- Goin, F. J., Candela, A. M., y López, G., 1998. New, middle Eocene marsupials from Antofagasta de la Sierra, Northwestern Argentina. *Geobios*, 31(1): 75-85. Lyon.
- Marshall, L. G., 1980. Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana, Geology, New Series* 5: 1-145. Chicago.
- Marshall, L. G., 1982. Systematics of the extinct South American marsupial family Polydolopidae. *Fieldiana, Geology, New Series* 12: 1-109. Chicago.
- Marshall, L. G., 1987. Systematics of Itaboraian (middle Paleocene) age "opossum-like" marsupials from the limestone quarry at Sao José de Itaboraí, Brazil. En: Archer, M. (Ed.), *Possums and Opossums: Studies in Evolution. Vol. 1*, pp. 91-160. Surrey Beatty and Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales. Sidney.
- Marshall, L. G., Case, J. A. y Woodburne, M. O., 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. Pp. 433-505. En: Genoways, H. H. (Ed.), *Current Mammalogy. Vol. 2*. Plenum Press. Nueva York.
- Oliveira, E., Goin, F. J. y Candela, A. M., 1996. Un nuevo marsupial "pseudodiprotodonte" del Paleoceno medio de Itaboraí (Brasil). Consideraciones sobre el origen, radiación y heterocronía de los Paucituberculata. *12º Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*: 62-63. Santa Rosa.
- Osgood, W. H., 1924. Review of living caenolestids with a description of a new genus from Chile. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, 14(2): 165-173. Chicago.
- Paula Couto, C. de, 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Polydolopidae and Borhyaenidae. *American Museum Novitates*, 1559: 1-27. Nueva York.
- Pascual, R., 1980a. Nuevos y singulares tipos ecológicos de marsupiales extinguidos de América del Sur (Paleoceno tardío o Eoceno temprano) del Noroeste Argentino. *2º Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía*, 2: 151-173. Buenos Aires.
- Pascual R., 1980b. Prepidolopidae, nueva familia de Marsupialia Didelphoidea del Eoceno sudamericano. *Ameghiniana*, 17(3): 216-242. Buenos Aires.
- Pascual R., 1983. Novedosos marsupiales paleógenos de la Formación Pozuelos (Grupo Pastos Grandes) de la Puna, Salta, Argentina. *Ameghiniana*, 20(3-4): 265-280. Buenos Aires.
- Reig, O. A., 1955. Un nuevo género y especie de cenolestinos del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 10(1): 60-71. Buenos Aires.
- Ride, W. D. L., 1962. On the evolution of Australian marsupials. En: Leeper, G. W. (Ed.), *The evolution of living organisms*, pp. 281-386. Melbourne University Press. Melbourne.

Recibido: 29 de octubre de 1996.

Aceptado: 1º de junio de 1997.