

EL NEÓGENO DE LA MESOPOTAMIA ARGENTINA



Diego Brandoni
Jorge I. Noriega
e d i t o r e s



Asociación Paleontológica Argentina
Publicación Especial 14



El Neógeno de la Mesopotamia argentina

Diego Brandoni y Jorge I. Noriega, Editores (2013)

Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14

Asociación Paleontológica Argentina

Comisión Directiva (2012-2013)

Presidente: Dr. Emilio Vaccari

Vicepresidente: Dr. Francisco J. Prevosti

Secretario: Dr. Javier N. Gelfo

Prosecretaria: Dra. Carolina Acosta Hospitaleche

Tesorero: Dr. Leandro Martínez

Protesorero: Dra. Verónica Krapovickas

Vocales titulares:

Dra. Andrea Arcucci

Dra. Raquel Guerstein

Dra. Ana Carignano

Vocales suplentes:

Dra. María Teresa Dozo

Dra. Lucía Balarino

Dr. Oscar Gallego

Órgano de Fiscalización

Titulares:

Lic. Mariano Bond

Dra. Julia Brenda Desojo

Dr. Darío Lazo

Suplente:

Dra. Cecilia Deschamps

ISSN 0328-347X

A.P.A. Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso (C1006ACG)
Ciudad autónoma de Buenos Aires, República Argentina.
Teléfono y fax: 54-(0)11-4326-7463
E-mail: secretaria@apaleontologica.org.ar
<http://www.apaleontologica.org.ar>

COPYRIGHT STATEMENT. Where necessary, permission is granted by the copyright owner for libraries and others registered with the Copyright Clearance Center (CCC) to photocopy an article herein for US\$ 0.50 per page. Payments should be sent directly to the CCC P.O. 222 Rosewood Drive, Danvers, Massachusetts 01923 USA. Copying done for other than personal or internal references use without permission of Asociación Paleontológica Argentina is prohibited. Requests for special permission should be addressed to Maipú 645, 1er piso, 1006 Buenos Aires, Argentina. 0328-347X/07\$00.00+.50

ÍNDICE



LEANDRO M. PÉREZ Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	7
ERNESTO BRUNETTO, JORGE I. NORIEGA y DIEGO BRANDONI Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	13
MARIANA BREA, ALEJANDRO F. ZUCOL y MARÍA JIMENA FRANCO Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Tardío), Cuenca Chaco-Paranaense, Argentina	28
MARÍA JIMENA FRANCO, MARIANA BREA, OSCAR ORFEO y ALEJANDRO F. ZUCOL La paleoflora de la Formación Ituzaingó, Argentina	41
LEANDRO M. PÉREZ, MIGUEL GRIFFIN y MIGUEL MANCENÍDO Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina.....	56
ALBERTO L. CIONE, DANIEL A. CABRERA, MARÍA DE LAS MERCEDES AZPELICUETA, JORGE R. CASCIOTTA y MARÍA JULIA BARLA Peces del Mioceno marino y continental en Entre Ríos, Oriente central de Argentina.....	71
PAULA BONA, DOUGLAS RIFF y ZULMA GASPARINI Los Alligatoridae del Mioceno Tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur	84
JUAN M. DIEDERLE y JORGE I. NORIEGA Las aves del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	97
FRANCISCO J. GOIN, JORGE I. NORIEGA y MARTÍN DE LOS REYES Los Metatheria (Mammalia) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de la Provincia de Entre Ríos, Argentina, y una reconsideración de <i>Philander entrerianus</i> (Ameghino, 1899).....	109
GUSTAVO J. SCILLATO-YANÉ, FLÁVIO GÓIS, ALFREDO E. ZURITA, ALFREDO A. CARLINI, LAUREANO R. GONZÁLEZ RUIZ, CECILIA M. KRMPOTIC, CRISTIAN OLIVA y MARTÍN ZAMORANO Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del “Conglomerado osífero” (Mioceno Tardío) de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos, Argentina.....	118
DIEGO BRANDONI Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío de Entre Ríos, Argentina.....	135
GABRIELA I. SCHMIDT y ESPERANZA CERDEÑO Los ungulados nativos (Litopterna y Notoungulata: Mammalia) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina	145

NORMA L. NASIF, ADRIANA M. CANDELA, LUCIANO RASIA, M. CAROLINA MADOZZO JAÉN y RICARDO BONINI Actualización del conocimiento de los roedores del Mioceno Tardío de la Mesopotamia argentina: aspectos sistemáticos, evolutivos y paleobiogeográficos.....	153
LEOPOLDO H. SOIBELZON y MARIANO BOND Revisión de los carnívoros (Carnivora, Mammalia) acuáticos y continentales del Mioceno de la Mesopotamia argentina	170
DIEGO BRANDONI Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía.....	179
DANIEL PEREA, ANDRÉS RINDERKNECHT, MARTÍN UBILLA, ENRIQUE BOSTELMANN y SERGIO MARTÍNEZ Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay	192
ANA MARIA RIBEIRO, RICHARD HAROLD MADDEN, FRANCISCO RICARDO NEGRI, LEONARDO KERBER, ANNIE SCHMALTZ HSIOU y KAREN ADAMI RODRIGUES Mamíferos fósiles y biocronología en el suroeste de la Amazonia, Brasil.....	207

PRÓLOGO



En el año 2000, los doctores Florencio Aceñolaza y Rafael Herbst editaron *El Neógeno de Argentina*, importante publicación en la que se discutieron diferentes aspectos de la geología y paleontología de la Mesopotamia argentina. Diez años más tarde, decidimos compendiar la información generada en diversas fuentes (Tesis doctorales, artículos, resúmenes, proyectos de investigación) desde aquella contribución en adelante, invitando a los autores a participar del Simposio “Paleontología y Biocronología del Terciario Superior de la Mesopotamia”, en el marco del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología realizado en la ciudad de La Plata durante 2010. A posteriori del citado evento, decidimos plasmar los avances en el abordaje de los temas y los resultados alcanzados por las nuevas revisiones, en la edición de esta Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina.

El Neógeno de la Mesopotamia argentina reúne 15 contribuciones que versan sobre la geología, estratigrafía, cronología y paleobiodiversidad de las formaciones Paraná e Ituzaingó, aflorantes en el área mesopotámica; pero además incluye otros dos artículos sobre la diversidad de mamíferos fósiles del Neógeno de Brasil y Uruguay, regiones vecinas con innegables afinidades faunísticas con la Mesopotamia a lo largo de la historia geológica.

Entendemos que esta contribución, tal como lo fue para nosotros el tradicional trabajo de Aceñolaza y Herbst, debe considerarse como un nuevo punto de partida o hito para incrementar los estudios geopaleontológicos del área mesopotámica. Desde esta visión, *El Neógeno de la Mesopotamia argentina* no agota el estudio de los temas sino, por el contrario, constituye una actualización del conocimiento y una indicación de lo que aún resta por hacer.

Como editores deseamos expresar nuestro agradecimiento a los autores y árbitros de las distintas contribuciones; a la Asociación Paleontológica Argentina por el auspicio; al Comité Editor de *Ameghiniana* por colaborar en la edición de los artículos; al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por el financiamiento de la publicación.



Diego Brandoni y Jorge I. Noriega, Editores
Diamante, Entre Ríos, Argentina, noviembre de 2013

LOS METATHERIA (MAMMALIA) DEL “MESOPOTAMIENSE” (MIOCENO TARDÍO) DE LA PROVINCIA DE ENTRE RÍOS, ARGENTINA, Y UNA RECONSIDERACIÓN DE *PHILANDER ENTRERIANUS* (AMEGHINO, 1899)



FRANCISCO J. GOIN^{1,2}, JORGE I. NORIEGA^{1,3} y MARTÍN DE LOS REYES⁴

¹CONICET, Argentina.

²División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina. fgoin@fcnym.unlp.edu.ar

³Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET), Materi y España, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina. cidnoriega@infoaire.com.ar

⁴Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Avenida 60 y 122, B1900FWA La Plata, Argentina. delosreyes@yahoo.com.ar

Resumen. Didelphimorphia y Sparassodonta son dos de los linajes de Metatheria más conspicuos del Neógeno sudamericano. Ambos grupos están representados en las secciones más basales de la Formación Ituzaingó (= “Mesopotamiense”) del Mioceno Tardío (Edad Huayqueriense) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. Revisiones previas acerca de la taxonomía de los Metatheria del “Mesopotamiense” resaltaron dos cuestiones: (1) la entidad específica de algunos de los taxones registrados y (2) la edad de los sedimentos portadores. Son buenos ejemplos de ello la cuestionada identidad de *Philander entrerianus* (Ameghino), así como la edad a la que son referibles los materiales de este taxón y aquellos de *Chironectes* sp. también hallados en esta unidad. El reciente hallazgo de nuevo material de *Philander entrerianus* permite ampliar el conocimiento de la especie, así como también abordar la edad de los sedimentos portadores de éste y otros taxones. Adicionalmente, se presenta un repaso actualizado y resumido de las especies de Metatheria hasta ahora reconocidas para el “Mesopotamiense” de Entre Ríos.

Palabras clave. Metatheria. *Philander entrerianus*. Mioceno Tardío. “Mesopotamiense”. Argentina.

Abstract. THE METATHERIA (MAMMALIA) FROM THE “MESOPOTAMIENSE” (LATE MIOCENE) OF ENTRE RÍOS PROVINCE, ARGENTINA, AND A RECONSIDERATION OF *PHILANDER ENTRERIANUS* (AMEGHINO, 1899). Didelphimorphia and Sparassodonta are two of the most important lineages of Metatheria from the Neogene of South America. Both groups are recorded at the most basal sections of the Ituzaingó Formation (= “Mesopotamian”) from the late Miocene (Huayquerian Age) of Entre Ríos Province, Argentina. Earlier revisions dealing on the taxonomy of “Mesopotamian” metatherians focused on two subjects: (1) The specific status of some of the registered taxa and (2) the age of the fossil bearing sediments. The controversial identity of *Philander entrerianus* (Ameghino) and its temporal assignment, as well as that of the also recorded *Chironectes* sp., are good examples. The recent finding of new material belonging to *Philander entrerianus* allows to broaden the knowledge of the species and brings information about the age of sediments containing this and other taxa. Additionally, an upgraded summary of the species of Metatheria until now known from the “Mesopotamian” at Entre Ríos Province is presented.

Key words. Metatheria. *Philander entrerianus*. Late Miocene. “Mesopotamian”. Argentina.

LA radiación neógena de los mamíferos sudamericanos comenzó hacia el Oligoceno más temprano vinculada con una serie de eventos de naturaleza abiótica que habrían de cambiar los escenarios evolutivos en todo el mundo. Entre el Eoceno medio y el tardío se produjo la sucesiva apertura del Canal de Drake (Scher y Martin, 2006), un hecho de consecuencias globales en las circulaciones oceánica y atmosférica, así como también en los patrones climáticos básicos. La formación de la Corriente Circumpolar Antártica generó o aceleró el englazamiento antártico permanente y el consiguiente enfriamiento de comienzos del Oligoceno (Livermore *et al.*, 2004), el más

acentuado de toda la Era Cenozoica. En efecto, hacia los 33 Ma se produjo un brusco descenso en las temperaturas superficiales, hecho corroborado por un cambio significativo en los valores isotópicos del oxígeno en los carbonatos marinos (evento conocido como “Oi-1”; Miller *et al.*, 1991).

Este cambio sustancial en los parámetros abióticos habría de reconfigurar el panorama evolutivo en todo el planeta. Goin *et al.* (2010) acuñaron el término “Bisagra Patagónica” (*Patagonian Hinge*) para dar cuenta del profundo evento de recambios ocurrido en las asociaciones de mamíferos de la parte austral de América del Sur a

comienzos del Oligoceno. Dicho evento habría sido, en opinión de los autores, la expresión regional de un fenómeno global, conocido en otras partes del mundo como *Grande Coupure* (Europa; Stehlin, 1909) o *Mongolian Remodelling* (Asia central; Meng y McKenna, 1998). Entre los mamíferos sudamericanos, los metaterios fueron indicadores de primer orden (los “canarios de la mina”) sobre la magnitud de estos fenómenos. Los cambios más salientes en la composición de este grupo de mamíferos en las asociaciones de La Cancha y La Cantera (Goin *et al.*, 2010), en Patagonia central (Oligoceno temprano) son los siguientes: (1) último registro de Caroloameghiniidae (Didelphimorphia); (2) último registro de Sternbergiidae (“Didelphimorphia”); (3) último registro de Glasbiidae (Polydolopimorphia, Hatcheriiformes); (4) último registro de Bonapartherioidea (Polydolopimorphia, Bonapartheriiformes); (5) último registro de Polydolopidae (Polydolopimorphia, Polydolopiformes); (6) primer registro de Argyrolagoidea (Polydolopimorphia, Bonapartheriiformes); (7) rápida diversificación de los Paucituberculata; (8) aparición de linajes modernos de Borhyaenoidea (Sparassodonta) (Goin *et al.*, 2010). Además, se hipotetizaron cuatro cambios mayores adicionales (véase Goin *et al.*, en prensa): (9) aceleración de la radiación moderna de Microbiotheriidae (Microbiotheria); (10) declinación y posterior extinción de los Proborhyaenidae (Sparassodonta) y de la mayor parte de los linajes considerados como Sparassodonta basales por Forasiepi (2009); (11) origen de los Thylacosmilidae (Sparassodonta); (12) finalmente, la extinción de todos los linajes de “Ameridelphia” típicos del Paleógeno, previamente referidos a los Didelphimorphia (*e.g.*, Derorhynchidae, Protodidelphidae).

La magnitud de estos cambios no sólo se aprecia en el panorama taxonómico sino también en el de las tendencias adaptativas y, en varios linajes (como en los últimos Polydolopidae o algunos Borhyaenoidea), en una tendencia al aumento de la masa corporal. El predominio de tipos adaptativos omnívoros, frugívoros e insectívoros (o una combinación de estos hábitos alimentarios) durante el lapso Paleoceno–Eoceno dio lugar a una diversificación de los tipos carnívoros (Sparassodonta), herbívoros y/o granívoros (*e.g.*, Argyrolagoidea), si bien persistieron las formas insectívoras a omnívoras (Didelphimorphia). Varios de los tipos vegetarianos muestran tendencias (*e.g.*, hipsodancia unilateral de los molares) indicativas de un tratamiento pormenorizado de alimentos relativamente duros, como frutos de pericarpio leñoso o semillas (Goin *et al.*, 2010 y en prensa). En algunos linajes (*e.g.*, Argyrolagoidea), el patrón tribosfénico básico de los molares se vio profunda-

mente transformado por la adición de estructuras neomórficas (Zimicz, 2011; Goin y Abello, 2013).

Una reciente revisión de los más tempranos Metatheria del Neógeno argentino sugiere que todos los linajes y tipos adaptativos característicos de este período ya estaban presentes en el Mioceno Temprano (Edad Colhuehuapense; Goin *et al.*, 2007; Goin y Abello, 2013). Por ejemplo: Necrolestidae (?Metatheria; primer registro conocido); Didelphidae (Didelphimorphia; primer registro conocido de un “marmosino”, de un didelfino y, posiblemente, de un caluromino); gran radiación de los linajes carnívoros (Sparassodonta: Hathliacynidae, Borhyaenidae y primer registro conocido de un Thylacosmilidae); importante radiación de los Microbiotheriidae (Microbiotheria; la mayor diversidad para todo el Cenozoico), etc.

De los linajes señalados, los Didelphimorphia y los Sparassodonta se convertirán en dos de los grupos más conspicuos de todo el Neógeno. Precisamente, se trata de los dos grupos representados en las secciones más basales de la Formación Ituzaingó (= “Mesopotamiense” o “Conglomerados osíferos, arenas fluviales y medanosas”, *sensu* Frenguelli, 1920) del Mioceno Tardío (Edad Huayqueense; véase más abajo) de la provincia de Entre Ríos. Varios autores revisaron previamente la taxonomía de los Metatheria del “Mesopotamiense” de Entre Ríos (véase Cione *et al.*, 2000, y bibliografía allí citada). Dos cuestiones saltan a la vista: (1) la entidad específica de algunos de los taxones registrados en esta Formación y (2) la edad de los sedimentos portadores (ver Goin en Cione *et al.*, 2000, p. 204). Se destacan, por ejemplo, la (cuestionada) identidad de *Philander entrierianus* (Ameghino, 1899) así como también la edad a la que son referibles los materiales tanto de este taxón como de *Chironectes* sp., también procedente de niveles del “Mesopotamiense”. El reciente hallazgo de un nuevo material de *Philander entrierianus* permite conocer mejor a los representantes de esta especie, así como también confirmar su procedencia estratigráfica. Adicionalmente, se presentan en forma resumida las especies de Metatheria hasta ahora reconocidas para el “Mesopotamiense” de Entre Ríos. El desarrollo y repaso de estos temas constituyen los objetivos del presente trabajo.

Abreviaturas. FCP-V-M, Fundación Casa del Pueblo, Firmat (provincia de Santa Fe); MACN, Colección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires; MLP, Museo de La Plata; **p**, premolares; **m**, molares; **L**, largo; **A**, ancho. Todas las medidas están expresadas en milímetros.

LOS METATHERIA DEL “MESOPOTAMIENSE”

Un listado de las especies hasta el momento representadas en niveles de la Formación Ituzaingó se ofrece en el Apéndice 1. Se trata de tres especies carnívoras del Orden Sparassodonta, de mediano a gran tamaño, así como también tres especies de pequeño a mediano tamaño del Orden Didelphimorphia. *Notictis ortizi* Ameghino, 1889 (Hathliacynidae) es el más pequeño de los esparasodontes aquí registrados (algo menos de 1 kg de masa corporal; Prevosti *et al.*, 2012). Sus hábitos alimentarios han sido estimados como hipercarnívoros (Prevosti *et al.*, 2012). *Stylocynus paranensis* Mercerat, 1917, había sido referido previamente (*e.g.*, Marshall, 1979) a los Borhyaenidae “Prothylacyninae” (agrupamiento no natural; Forasiepi, 2009). Al analizar un resto procedente de niveles del Mioceno Tardío de la Formación India Muerta (Tucumán), el que muestra notables similitudes con *Stylocynus paranensis*, Babot y Ortiz (2008) lo clasificaron como un “Borhyaenoidea aff. *Stylocynus*” (Babot y Ortiz, 2008, p. 36). Uno de los rasgos salientes de *Stylocynus* Mercerat, 1917, al igual que otros “Prothylacyninae”, es el gran desarrollo del talónido de los molares inferiores. Esto ha sugerido a varios autores (*e.g.*, Marshall, 1979; Babot y Ortiz, 2008) hábitos omnívoros para los representantes de este género. En un reciente análisis filogenético de los Sparassodonta, Forasiepi (2009) incluyó a *Stylocynus paranensis* entre los Sparassodonta basales, no referibles a ninguno de los agrupamientos familiares allí reconocidos (Hathliacynidae, Borhyaenidae, Thylacosmilidae y Proborhyaenidae). Comentando la extensión de los linajes fantasma entre los representantes del orden, la autora señaló que el hallazgo de formas basales como *Stylocynus* en niveles relativamente jóvenes del Cenozoico sudamericano “...could be explained as a relict of basal stem taxa persisting in association with specific biogeographic environments” (Forasiepi, 2009: 108). Finalmente, el tilacosmílido *Thylacosmilus atrox* Riggs, 1933 (referido como *Achlysictis lelongi* Ameghino, 1891, por Goin en Cione *et al.*, 2000, p. 204; pero véase Goin y Pascual, 1987; Forasiepi y Carlini, 2010) era un hipercarnívoro de tamaño algo menor que el de un puma (Prevosti *et al.*, 2012), con notables especializaciones en su anatomía cráneo-dentaria (Riggs, 1934; Goin y Pascual, 1987). El biocrón de la especie se extiende desde el Mioceno Tardío (Edad Huayqueriense) hasta el Plioceno Tardío del centro y norte de la Argentina y el Uruguay. Otros registros de Thylacosmilidae extienden el registro de representantes de la familia hasta el Mioceno Temprano (véase una revisión en Forasiepi y Carlini, 2010).

El registro de los Didelphimorphia de la Formación Ituzaingó es llamativo por la presencia de no menos de dos taxones, *Philander entlerianus* y *Chironectes* sp., representados a nivel genérico en la fauna de metaterios sudamericanos vivientes. Un tercer taxón, *Zygolestes paranensis* Ameghino, 1898, fue relacionado con los representantes vivientes de *Gracilinanus* Gardner y Creighton, 1989 (Goin, 1997). *Chironectes* sp. está representado por dos materiales (MACN 2464 y MACN 3515), posiblemente pertenecientes a un mismo individuo (Reig, 1958). Sobre estos materiales Reig señaló: “...*Chironectes* y casi seguramente la especie viviente *Chironectes minimus* Zimmermann, 1780 se encuentra en nuestro país al estado fósil” (Reig, 1958, p. 262). Marshall (1977) también los refirió a la especie viviente, mientras que Goin (1991) los refirió a *Chironectes* sp. (Goin en Cione *et al.*, 2000, p. 204) señaló que los restos eran probablemente referibles a la especie viviente. Sin embargo, y a falta de nuevos estudios y materiales, aquí preferimos mantener la asignación de estos especímenes a *Chironectes* sp. La especie viviente (*Chironectes minimus*) es conocida como “cuica de agua” y su historia de vida es única entre los marsupiales sudamericanos vivientes. Con una masa corporal de entre 550 y 800 gramos, presenta adaptaciones específicas para la vida semiacuática (*e.g.*, membranas interdigitales en las patas posteriores); se alimenta de peces, ranas, cangrejos, moluscos e insectos acuáticos. Su distribución se restringe a selvas y bosques tropicales y subtropicales, siempre asociada a ríos y arroyos (Canevari y Vaccaro, 2007).

Zygolestes paranensis es un muy pequeño didélfido con una morfología molar que sugiere hábitos alimentarios básicamente insectívoros. Comparado con las dimensiones de algunos de los más pequeños didélfidos vivientes (*e.g.*, *Gracilinanus agilis* Burmeister, 1854), es posible conjeturar que los representantes de *Z. paranensis* no sobrepasaban los 20 gramos de peso corporal en la edad adulta. Los equívocos en torno a su asignación original a los “diprotodontes” (Ameghino, 1900) fueron ya señalados por Reig (1957). Una segunda especie referible a este género, *Zygolestes tatei* Goin, Montalvo y Visconti, 2000, procede de niveles del Mioceno Tardío de la Formación Cerro Azul, en la provincia de La Pampa (Goin *et al.*, 2000). Goin (1997) argumentó sobre las afinidades de *Zygolestes* con *Gracilinanus*. Algunas peculiaridades del holotipo (y único material conocido) de la especie tipo del género (como la reducción del tercer premolar inferior) llevaron a Marshall *et al.* (1990) a reconocer a la Tribu Zygolestini para la inclusión de *Zygolestes* entre

los didélfidos de pequeño tamaño. Debe notarse que, si se confirman las afinidades de *Zygolestes* con *Gracilinanus*, la prioridad para la referencia tribal de los mismos es *Zygolestini* Marshall *et al.*, 1990, no *Thylamyini* Hershkovitz, 1992 (*contra* Voss y Jansa, 2009).

La tercera especie de *Didelphimorphia* de la Formación Ituzaingó, *Philander entrerianus*, se comenta a continuación.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758

Orden DIDELPHIMORPHIA Gill, 1872

Superfamilia DIDELPHOIDEA Gray, 1821

Familia DIDELPHIDAE Gray, 1821

Subfamilia DIDELPHINAE Gray, 1821

Género *Philander* Tiedemann, 1808

Especie tipo. *Philander opossum* Linnaeus, 1758.

Philander entrerianus (Ameghino, 1899) Reig, 1955

Figuras 1.1–6

Zygolestes entrerianus Ameghino, 1899, p. 7; 1900, p. 240.

Material referido. Una mandíbula derecha incompleta, con el p2 y los m1–4 completos (FCP-V-M-055; Fig. 1.1–3), perteneciente a las colecciones de la Fundación Casa del Pueblo, Firmat, provincia de Santa Fe, Argentina.

Procedencia geográfica y estratigráfica. El ejemplar FCP-V-M-055 fue colectado en la localidad de La Celina, situada aproximadamente a 30 kilómetros al norte de la ciudad de Paraná, procedente de la sección más basal de la Formación Ituzaingó (= “Mesopotamiense”) que aflora discontinuamente sobre las barrancas de la margen izquierda del río Paraná en la provincia de Entre Ríos, Argentina (ver Brunetto *et al.*, 2013).

Edad. La edad de la Formación Ituzaingó ha sido largamente debatida, siendo considerada como representativa del lapso Mioceno Tardío–Plioceno (Cione *et al.*, 2000; Aceñolaza, 2004) o del Plio–Pleistoceno (Herbst, 2000). Particularmente, el “Mesopotamiense” ha sido asignado al Mioceno Tardío en base a la biocronología de los mamíferos registrados (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall *et al.*, 1983; Cione *et al.*, 2000; Brunetto *et al.*, 2013).

Medidas. Lm1–4: 13,7; Lp2: 4,1; Ap2: 1,15; Lm1: 3,4; Am1: 1,2; Lm2: 3,4; Am2: 1,5; Lm3: 3,85; Am3: 1,6; Lm4: 3,9; Am4: 1,85; alto mandibular por debajo del m3 (cara lingual): 6,6; ancho mandibular por debajo del m3: 2,0.

Descripción. El cuerpo mandibular del ejemplar FCP-V-M-055 es relativamente grácil, con la altura de la rama horizontal disminuyendo en forma marcada en la porción antemolar. La cara lingual es relativamente plana; la sínfisis mandibular llega posteriormente hasta un punto por debajo de la raíz posterior del p2. A la altura del p1, sobre la cara articular de la sínfisis se aprecia un pequeño foramen. Labialmente, la rama horizontal es convexa; se aprecian dos forámenes mentonianos, uno por debajo del alvéolo correspondiente a la raíz posterior del p1, y el segundo por debajo de aquél de la raíz posterior del p3. A juzgar por su alvéolo, el canino era bien desarrollado y procumbente. Sobre el plano alveolar de la serie postcanina se aprecia que la raíz mesial del p1 era muy pequeña en relación con la distal. El p2 está completo; es alto (más que los molares) y no muestra una cúspide secundaria en su borde anterior; la cúspide principal es alta, robusta y vertical; sobre el borde distal del diente se desarrolla un amplio talón. La serie molar está completa y los dientes muestran un escaso desgaste. Excepto en el m1 (con el trigónido más largo), los trigónidos son subiguales en ancho y largo. En todos los molares el protocónido es de aspecto grácil y puntiagudo, mucho más alto que el para y el metacónido. Los talónidos son de longitud similar a los trigónidos (en el m4 el talónido es apenas más largo) y su cuenca es relativamente profunda. Los entocónidos están bien diferenciados; la pre-entocristida se dirige mesialmente hacia el extremo basal y lingual del metacónido. En vista oclusal se aprecia que en los m1–3 el hipocónido es más saliente labialmente que el protocónido; en el m4 ambas estructuras son igualmente salientes. Los hipoconúlidos están bien desarrollados y se ubican inmediatamente por detrás aunque algo labialmente a los entocónidos.

Comentarios. La especie extinta *Philander entrerianus* fue originalmente descrita por Ameghino (1899) en el género *Zygolestes*, siendo este último erigido por Ameghino (1898) para incluir a *Z. paranensis*. Una breve descripción de estas especies se encuentra en Ameghino (1900). Ambos taxones, inicialmente descriptos como cenoléstidos, fueron transferidos más tarde por Reig (1957) a la familia Didelphidae. Reig (1955, 1957) consideró a *Z. paranensis* como un género y especie válidas, pero transfirió *Z. entrerianus* al género *Philander*.

El holotipo de *Philander entrerianus* consiste en un único molar inferior (m1) derecho completo (MACN 8888) (Fig. 1.4–6). De esta forma, la mandíbula aquí reportada es útil para confirmar el estatus sistemático de *P.*

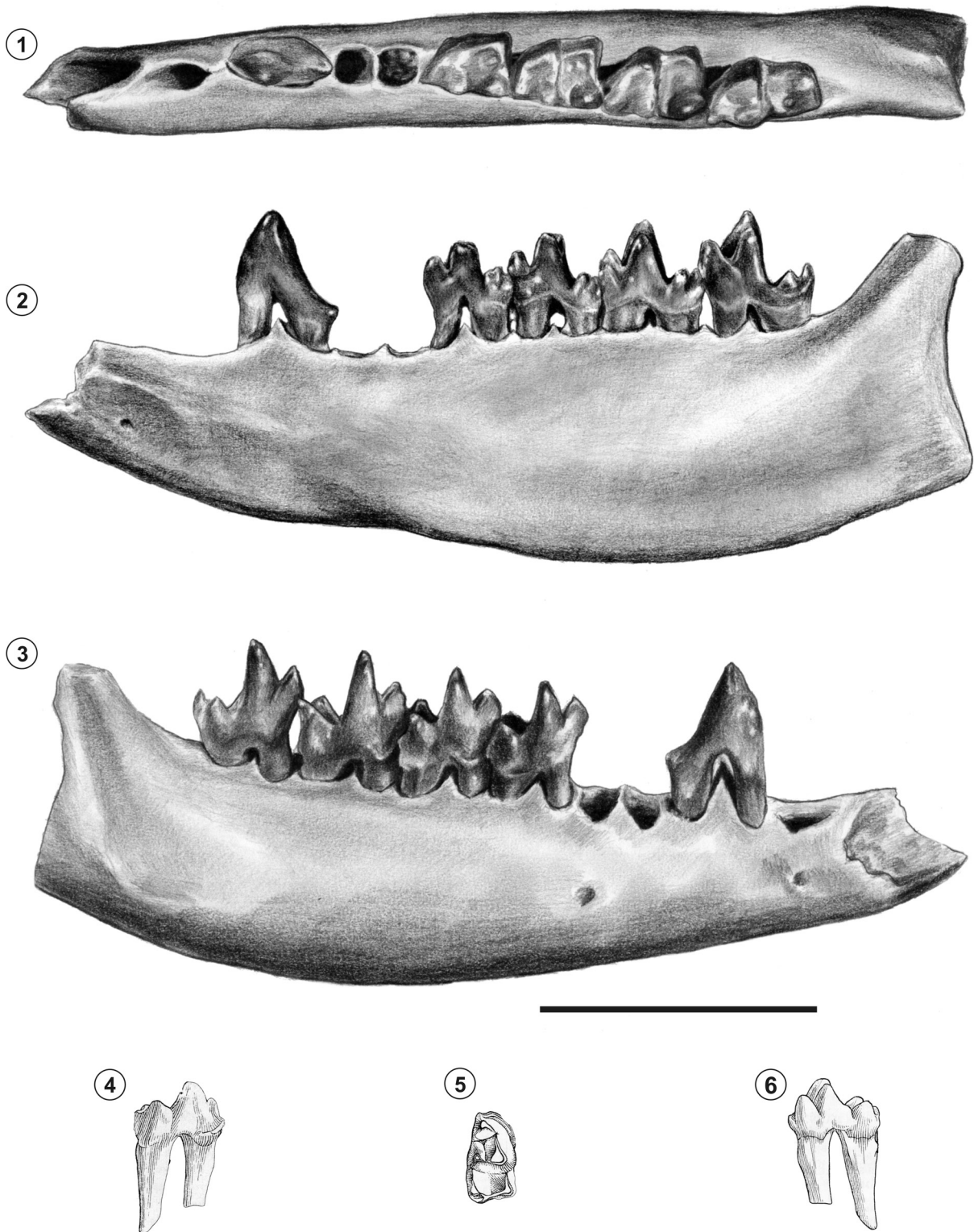


Figura 1. *Philander entrecarianus* (Ameghino, 1899). 1-3, ejemplar FCP-V-M-055, rama mandibular derecha con el segundo premolar y la dentición molar completa; 1, vista oclusal; 2, vista lingual; 3, vista labial. 4-6, Holotipo, MACN 8888, m1 derecho completo; 4, vista labial; 5, vista oclusal; 6, vista lingual. Escala, 10 mm.

entrierianus, así como para ampliar el conocimiento acerca de la morfología del taxón.

No habiéndose hecho aún una comparación entre el holotipo de *Philander entrierianus* y el material referido aquí descripto (FCP-V-M-055) con especímenes representativos de todas las especies vivientes del género, es imposible argumentar en forma inambigua sobre su validez específica. Lo que sí puede descartarse es la asignación de *P. entrierianus* a *P. frenatus* Olfers, 1818, tal como había sido sugerido previamente (Reig 1957, Goin en Cione *et al.*, 2000, p. 204). El ejemplar FCP-V-M-055 de *P. entrierianus* difiere de los ejemplares de *P. frenatus* estudiados por nosotros en varios aspectos (además de su mayor tamaño; véase más abajo): (1) los cíngulos anteriores de los trigónidos de los molares están más desarrollados; (2) la cresta anterior del entocónido (pre-entocrística) es más conspicua y de aspecto más afilado; por último (3) el hipocónulo es de tamaño proporcionalmente mayor. En todos estos caracteres el ejemplar FCP-V-M-055 coincide ajustadamente con el holotipo de *Philander entrierianus*.

Con respecto al tamaño, *P. entrierianus* ocupa una posición intermedia entre los de las especies vivientes del género. Lew *et al.* (2006) ofrecieron los resultados de varias medidas craneodentarias para una amplia muestra de especímenes de *Philander* procedentes del norte de América del Sur, incluyendo datos sobre la longitud de la serie molar (m1–4). De sus resultados se desprende que *P. entrierianus* (longitud m1–4 del ejemplar FCP-V-M-055: 13,7 mm) es más pequeña que *P. mcilhenyi* Gardner y Patton, 1972, *P. opossum* Linnaeus, 1758, *P. andersoni* Osgood, 1913, y *P. deltae* Lew, Pérez-Hernández y Ventura, 2006, cayendo dentro del rango de tamaños de *P. mondolfii* Lew, Pérez-Hernández y Ventura, 2006. A su vez, la longitud m1–4 de *P. entrierianus* es mayor que la de los ejemplares estudiados por nosotros de la colección MLP, referibles a *P. frenatus*. Por último, el cráneo de esta última especie es similar en tamaño al de *P. olrogi* Flores, Barquez y Díaz, 2008 (véase Flores *et al.*, 2008, fig. 3), lo que sugiere que también es más pequeña que *P. entrierianus*.

En síntesis, y hasta tanto no se realicen comparaciones detalladas con especímenes referibles a todas las especies vivientes de *Philander*, optamos por mantener a *P. entrierianus* como especie válida del género.

Taxonomía, distribución, hábitos y hábitats de las especies vivientes de *Philander*

Hasta la década de 1990 *Philander* era considerado como un género monotípico, incluyendo solamente a *P. opossum*, con varias subespecies (Patton y da Silva, 2007).

En la actualidad se reconocen seis especies adicionales: *P. andersoni*, *P. deltae*, *P. frenatus*, *P. mcilhenyi*, *P. mondolfii* y *P. olrogi* (véase Patton y da Silva, 2007, Flores *et al.*, 2008).

Previamente considerada como una subespecie de *P. opossum*, *P. frenatus* fue reconocida como especie válida del género a partir de los estudios de Patton y da Silva (1997) y Patton *et al.* (2000). En esta especie se incluyen los únicos representantes vivientes del género que habitan el territorio argentino. Las referencias de Reig (1957) y Goin (en Cione *et al.*, 2000, p. 204) en torno a la probable sinonimia de *P. entrierianus* con *P. opossum*, deben entenderse ahora como relativas a *P. frenatus* (pero véase más arriba). Patton y da Silva (2007) incluyeron a *Zygolestes entrierianus* y a *Philander entrierianus* en la lista de sinónimos de *P. frenatus*, si bien en el mismo trabajo los autores (Patton y da Silva, 2007, p. 28) señalan que *P. entrierianus* es la única especie extinta conocida. Los mismos autores (Patton y da Silva, 2007, p. 30) hicieron notar el *lapsus calami* de Reig (1957; y también, apuntamos nosotros, de Goin 1991, 1997, Goin en Cione *et al.*, 2000, p. 204) al mencionar el epíteto específico *entrierianus* en lugar del original *entrierianus* (Ameghino, 1899).

Según Patton y da Silva (2007), *P. andersoni* se distribuye por el sur de Venezuela y Colombia, este de Ecuador, norte y centro de Perú y norte de Brasil. La distribución conocida de *P. deltae* se restringe a los ambientes selváticos del noroeste de Venezuela. *Philander mcilhenyi* habita en los ambientes amazónicos del oeste de Brasil y este de Perú. *Philander opossum* se distribuye por América Central, el noroeste de Colombia, oeste de Ecuador y la Amazonia brasileña, peruana y boliviana. *Philander olrogi* es conocida solamente de una localidad en el departamento de Loreto (extremo norte de Perú) y de dos localidades del centro-oeste de Bolivia (Beni y Santa Cruz; Flores *et al.*, 2008). Finalmente, *P. frenatus* es la especie con distribución más meridional en América del Sur, incluyendo el este de Paraguay, sudeste de Brasil y las provincias de Chaco, Formosa y Misiones en la Argentina.

En el contexto de los didélfidos neotropicales vivientes, las especies de *Philander* son de tamaño mediano, con una masa corporal que oscila entre los 240 y 600 gramos. Son más pequeñas y de aspecto más grácil que las especies de *Didelphis*. Habitan en ambientes selváticos y bosques en galería de tierras bajas, frecuentemente en cercanías de cuerpos de agua. Son nocturnas y mayormente terrestres, aunque son capaces de trepar. Sus hábitos alimentarios son omnívoros, incluyendo frutos, flores, semillas, invertebrados y vertebrados (Patton y da Silva, 2007 y bibliografía citada).

COMENTARIOS FINALES

Goin (1997; Goin en Cione *et al.*, 2000, p. 204) consideró la procedencia estratigráfica del holotipo de *Philander entrierianus* altamente dudosa, como un probable caso de un espécimen reciente de *Philander opossum* (verdadamente, *P. frenatus*; ver más arriba y a Patton y da Silva, 2007) mezclado entre los taxones del "Mesopotamiense". Goin (en Cione *et al.*, 2000: 204) también arribó a una conclusión similar respecto al pretendido registro de *Chironectes* sp. de la Fm. Ituzaingó (Reig, 1958; Reig *et al.*, 1987; Marshall, 1987; pero ver Goin, 1991 y este trabajo). Sin embargo, ya no hay razón para sostener tal duda: a pesar de que la procedencia estratigráfica precisa del holotipo de *P. entrierianus* no se conoce con detalles (aunque consta en la ficha de colección del MACN y en la publicación original de Ameghino), el nuevo ejemplar FCP-V-M-055 aquí referido a dicha especie proviene indudablemente del "Mesopotamiense".

Cione *et al.* (2000) infirieron ambientes más cálidos que los actuales para el tiempo de depositación del "Mesopotamiense" en el área de Paraná. Teniendo en cuenta que el clima actual es subtropical a templado, es posible inferir condiciones húmedas, tropicales a subtropicales para fines del Mioceno en esta área. Las faunas de peces, reptiles, aves y mamíferos fósiles indican la presencia de ríos y numerosos cuerpos de agua, de bosques (posiblemente en galería) lindantes con áreas más abiertas, bajo un régimen de humedad alta (ver Diederle y Noriega, 2013).

Cione *et al.* (2000) también señalaron que la asociación de vertebrados del "Mesopotamiense" sugiere importantes conexiones entre las cuencas hidrográficas del norte y del sur de América del Sur. La distribución, hábitos y hábitats de los representantes vivientes de los didélfidos de la Formación Ituzaingó, referibles a los géneros *Philander* y *Chironectes*, concuerdan ajustadamente con estas apreciaciones.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a A.L. Cecchi (FCP), C. Piña (CI-CYTTP) y A. Kramarz (MACN) por facilitar el acceso y/o préstamo de ejemplares fósiles para su estudio; a D. Brandoni por su invitación a participar de este volumen; a J. González por la realización de las ilustraciones; a G. Vezzosi y M. Tomeo por la composición final de las imágenes; finalmente, a M.A. Abello y a un revisor anónimo por los valiosos comentarios realizados al manuscrito original. F.J. Goin y J.I. Noriega agradecen al CONICET. Los proyectos PICT-ANPCYT 2007-392 y PIP-CONICET 2008-886 financiaron el trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F.G. 2004. Paleobiogeografía de la región Mesopotámica. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II. Miscelánea* 12: 25–30.
- Ameghino, F. 1891. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240–259.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la República Argentina. En: *Segundo Censo de la República Argentina*. Buenos Aires, p. 112–255.
- Ameghino, F. 1899. *Sinopsis geológico-paleontológica de la República Argentina: Suplemento (Adiciones y correcciones)*. Imprenta La Libertad, La Plata, 13 p.
- Ameghino, F. 1900. La presencia de mamíferos diprotodontes en los depósitos terciarios de Paraná. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 49: 235–240.
- Babot, M.J. y Ortiz, P.E. 2008. Primer registro de Borhyaenoidea (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) en la provincia de Tucumán (Formación India Muerta, Grupo Choromoro; Mioceno tardío). *Acta Geologica Lilloana* 21: 34–48.
- Brunetto, E., Noriega, J.I. y Brandoni, D. 2013. Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 13–27.
- Burmeister, H. 1854. *Systematische Uebersicht der Thiere Brasiliens, welche während eines Reise durch die Provinzen von Rio de Janeiro und Minas Gerais gesammelt oder beobachtet werden. Erster Theil Säugethiere (Mammalian)*. Berlin, 1: 139.
- Canevari, M. y Vaccaro, O. 2007. *Guía de mamíferos del sur de América del Sur*. Editorial L.O.L.A. (Literature of Latin America), Buenos Aires, 413 p.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J.I., Scillato Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Diederle, J.M. y Noriega, J.I. 2013. Las aves del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 97–108.
- Flores, D.A., Barquez, R.M. y Díaz, M.M. 2008. A new species of *Philander* Brisson, 1762 (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalian Biology* 73: 14–24.
- Forasiepi, A.M. 2009. Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 6: 1–174.
- Forasiepi, A.M. y Carlini, A.A. 2010. A new thylacosmilid (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) from the Miocene of Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 2552: 55–68.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Gardner, A.L. y Creighton, G.K. 1989. A new generic name for Tate's microtarsus group of South American mouse opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 102: 3–7.

- Gardner, A.L. y Patton, J.L. 1972. New species of *Philander* (Marsupialia: Didelphidae) and *Mimon* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Peru. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, Louisiana State University* 43: 1–12.
- Goin, F.J. 1991. [Los *Didelphoidea* (Mammalia, Marsupialia, Didelphimorphia) del Cenozoico tardío de la Región Pampeana. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 327 p.]
- Goin, F.J. 1997. Sobre la edad y afinidades de *Zygolestes paranensis* Ameghino, 1898 (Marsupialia, Didelphidae, Marmosinae). *Neotropica* 43: 15–19.
- Goin, F.J. y Abello, A. 2013. Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno Temprano, Edad mamífero Colhuehuapense): Microbiotheria y Polydolopimorphia. *Ameghiniana* 50: 51–78.
- Goin, F.J. y Pascual, R. 1987. News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (late Tertiary of Argentina). *Anales de la Academia Argentina de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 39: 219–246.
- Goin, F.J., Montalvo, C. y Visconti, G. 2000. Los Marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (Provincia de La Pampa, Argentina). *Revista Española de Geología* 56: 101–126.
- Goin, F.J., Abello, M.A. y Chornogubsky, L. 2010. Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's *Grande Coupure*. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 71–107.
- Goin, F.J., Zimicz, N., Forasiepi, A.M., Chornogubsky, L.C. y Abello, M.A. En prensa. The Rise & Fall of South American Metatherians: Contexts, Adaptations, Radiations, and Extinctions. En: A.L. Rosenberger y M.F. Tejedor (Eds.), *Origins and Evolution of Cenozoic South American Mammals*. Springer.
- Goin, F.J., Abello, M.A., Bellosi, E., Kay, R., Madden, R. y Carlini, A.A. 2007. Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense). Parte I: Introducción, Didelphimorphia y Sparassodonta. *Ameghiniana* 44: 29–71.
- Herbst, R. 2000. La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 181–190.
- Hershkovitz, P. 1992. The South American gracile mouse opossum, genus *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): a taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana Zoology* 70: 1–56.
- Lew, D., Pérez-Hernández, R. y Ventura, J. 2006. Two new species of *Philander* (Didelphimorphia, Didelphidae) from northern South America. *Journal of Mammalogy* 87: 224–237.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Estocolmo, 824 p.
- Livermore, R., Eagles, G., Morris, P. y Maldonado, A. 2004. Shackleton Fracture Zone: No barrier to early circumpolar ocean circulation. *Geology* 32: 797–800.
- Marshall, L.G. 1977. First Pliocene record of the water opossum, *Chironectes minimus* (Didelphidae, Marsupialia). *Journal of Mammalogy* 58: 434–436.
- Marshall, L.G. 1979. Review of the Prothylacyninae, an Extinct Subfamily of South American “Dog-like” Marsupials. *Fieldiana Geology* 3: 1–50.
- Marshall, L.G. 1987. Systematics of Itaboraian (Middle Paleocene) age “opossum-like” marsupials from the limestone quarry at São José de Itaboraí, Brazil. En: M. Archer (Ed.), *Possums and Opossums, Studies in Evolution, Volume 1*. Surrey Beatty and Sons, Sydney, p. 91–160.
- Marshall, L.G. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca Province, Argentina. *Fieldiana Geology, New Series* 9: 1–80.
- Marshall, L.G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1–93.
- Marshall, L.G., Case, J.A. y Woodburne, M.O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. *Current Mammalogy* 2: 433–502.
- Meng, J. y McKenna, M.C. 1998. Faunal turnovers of Paleogene mammals from the Mongolian Plateau. *Nature* 394: 36–47.
- Mercerat, A. 1917. *Notas sobre algunos carnívoros y actuales de América del sud*. R. Herrando y Cia. Impresores, Buenos Aires, 121 p.
- Miller, K.G., Wright, J.D. y Fairbanks, R.G. 1991. Unlocking the ice house: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *Journal of Geophysical Research* 96: 6829–6848.
- Olfers, I.F.J. 1818. Bemerkungen zu Illiger's Ueberblick der Säugthiere nach ihrer Vertheilung über die Welttheile, rück-sichtlich der Südamerikanischen Arten (Species). *Abhandlungen*. En: W.L. Eschwege (Ed.), *Journal von Brasilien* 15. Neue Bibliothek der wichtigsten Reisebeschreibungen zur Erweiterung der Erd- und Völkerkunde, Weimar, p. 192–237.
- Osgood, W.H. 1913. New Peruvian mammals. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 10: 93–100.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario Argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372–412.
- Patton, J.L. y da Silva, M.N.F. 1997. Definition of species of pouches four-eyed opossums (Didelphidae, *Philander*). *Journal of Mammalogy* 78: 90–102.
- Patton, J.L. y da Silva, M.N.F. 2007. Genus *Philander* Brisson, 1762. p. 27–35. En: A.L. Gardner (Ed.), *Mammals of South America. Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres, 669 p.
- Patton, J.L., da Silva, M.N.F. y Malcom, J.R. 2000. Mammals of the Río Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244: 1–306.
- Prevosti, F.P., Forasiepi, A.M. y Zimicz, N. 2012. The Evolution of the Cenozoic Terrestrial Mammalian Predator Guild in South America: Competition or Replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20: 3–21.
- 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: 60–71.
- Reig, O.A. 1957. Sobre la posición sistemática de *Zygolestes paranensis* Ameg. y de *Zygolestes entrerrianus* Ameg. con una recon-

- sideración sobre la edad y la correlación del "Mesopotamiense". *Holmbergia* 5: 209–226.
- Reig, O.A. 1958. Notas para la actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. II Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia (Marsupialia: Didelphidae, Borhyaenidae). *Acta Geologica Lilloana* 2: 255–283.
- Reig, O.A., Kirsch, J.A.W. y Marshall, L.G. 1987. Systematic relationships of the living and neocenoic American "opossum-like" marsupials (suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleocene New World and European metatherians. En: M. Archer, (Ed.), *Possums and Opossums, Studies in Evolution, Volume 1*. Surrey Beatty and Sons, Sydney, p. 1–89.
- Riggs, E.S. 1933. Preliminary description of a new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina. *Geological Series of Field Museum of Natural History* 6: 61–66.
- Riggs, E.S. 1934. A new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American pliocene marsupials. *Transactions of the American Philosophical Society, new series* 24: 1–31.
- Scher, H.D. y Martin, E.E. 2006. Timing and Climatic Consequences of the Opening of Drake Passage. *Science* 312: 428–30.
- Stehlin, H.G. 1909. Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Basin de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France* 9: 488–520.
- Tiedemann, D.F. 1808. *Zoologie. Zu seinen Vorlesungen entworfen. 1 Allgemeine Zoologie, Mensch und Säugthiere*. Webersthen Buchhandlung, Landshut, 1–426.
- Voss, R.S. y Jansa, S.A. 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 322: 1–177.
- Zimmermann, E.A.W., von. 1778-1783. *Geographische Geschichte des Menschen, und der allgemein verbreiteten vierfüssigen Thiere, nebst einer Hieher gehörigen zoologischen Weltkarte, vol. 2*. Weygandschen Buchhandlung, Leipzig, p. 317.
- Zimicz, A.N. 2011. Patrones de desgaste y oclusión en el sistema masticatorio de los extintos Argyrolagoidea (Marsupialia, Polydolopimorphia, Bonapartheriiformes). *Ameghiniana* 48: 358–379.

Apéndice 1

Lista de los mamíferos Metatheria de la Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos, Argentina. La sistemática de los Sparassodonta sigue a Forasiepi (2009) y la de los Didelphidae a Voss y Jansa (2009) excepto para los Zygolestini (véase el texto de este trabajo).

Infraclase METATHERIA Huxley, 1880

Orden SPARASSODONTA Ameghino, 1884

Stylocynus paranensis Mercerat, 1917

Familia HATHLIACYNIDAE Ameghino, 1894

Notictis ortizii Ameghino, 1889

Familia THYLACOSMILIDAE Riggs, 1933

Thylacosmilus atrox Riggs, 1933

Supercohorta MARSUPIALIA Gill, 1872

Orden DIDELPHIMORPHIA Gill, 1872

Superfamilia DIDELPHOIDEA Gray, 1821

Familia DIDELPHIDAE Gray, 1821

Subfamilia DIDELPHINAE Gray, 1821

Tribu DIDELPHINI Gray, 1821

Chironectes sp.

Philander entrecarianus (Ameghino, 1899)

Tribu ZYGOLESTINI Marshall *et al.*, 1990

Zygolestes paranensis Ameghino, 1898