

REVISIÓN DEL GÉNERO *ABDERITES* AMEGHINO, 1887 (MARSUPIALIA, PAUCITUBERCULATA)



MARÍA ALEJANDRA ABELLO¹ y DAVID RUBILAR-ROGERS²

¹Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE), Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), Paseo del Bosque s/nº, B1900FWA, La Plata, Argentina. mabello@fcnym.unlp.edu.ar

²Área Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile. Casilla 787, Santiago. drubilar@mnhn.cl

Resumen. En esta contribución se presenta una revisión taxonómica del género *Abderites* Ameghino. Se realizó un análisis morfológico comparativo de la dentición incluyendo una revisión de las homología dentarias. Los caracteres cuantitativos continuos fueron evaluados mediante un análisis morfométrico tradicional. Como resultado se reconocieron tres especies para el Mioceno de Argentina y Chile. De las ocho especies originalmente descritas por Ameghino, solo *A. crispus* Ameghino del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Argentina y *A. meridionalis* Ameghino registrada en el "Pinturense" y Santacrucense (Mioceno temprano tardío) de Argentina son aquí consideradas válidas. Además, este estudio permitió identificar una nueva especie, *Abderites aisenense* sp. nov., registrada en el Friasense s.s. y Colloncurensis (Mioceno medio) de Chile y Argentina respectivamente. *A. pristinus* (Ameghino), previamente reconocida como especie válida, es considerada *nomen dubium*.

Palabras clave. Marsupialia. Paucituberculata. Abderitidae. Mioceno. Patagonia. Argentina. Chile.

Abstract. A REVISION OF THE GENUS *ABDERITES* AMEGHINO, 1887 (MARSUPIALIA, PAUCITUBERCULATA). In this contribution, a taxonomical review for the genus *Abderites* Ameghino is presented. A comparative morphological analysis of the teeth, including a review of the dental homology, was performed. The continuous quantitative characters were evaluated by means of a traditional morphometric analysis. As result, three species were recognized for the Miocene of Argentina and Chile. From the eight species originally described by Ameghino, only *A. crispus* Ameghino from the Colhuehuapian (early Miocene) of Argentina, and *A. meridionalis* Ameghino from the "Pinturan" and Santacrucian (late early Miocene) of Argentina, are considered valid species. In addition, this study allowed to identify a new species, *Abderites aisenense* sp. nov., recorded in the Friasian s.s. and Colloncuran (middle Miocene) from Chile and Argentina respectively. *A. pristinus* (Ameghino) previously recognized as valid species, is considered *nomen dubium*.

Key words. Marsupialia. Paucituberculata. Abderitidae. Miocene. Patagonia. Argentina. Chile.

Los Abderitidae son un grupo monofilético de marsupiales Paucituberculata registrado en América del Sur desde el Oligoceno tardío hasta el Mioceno medio (Abello, 2007). Los representantes de esta familia, que agrupa algunas de las especies más derivadas del orden, se caracterizan por presentar transformados el primer molar inferior, o el último premolar y primer molar inferiores, en estructuras comprimidas y cortantes. Esta particular morfología dentaria es denominada plagiulacoidea (Simpson, 1933) y ocurrió de manera convergente en otros grupos de mamíferos entre los que se cuentan los marsupiales Burramyidae y Polydolopidae, multituberculados Ptilodontoidea y primates Plesiadapiformes (Lazzari *et al.*, 2010).

Actualmente se reconocen siete especies de abderítidos que son agrupadas en tres géneros: *Abderites* Ameghino, 1887, *Pitheculites* Ameghino, 1902 y *Parabderites* Ameghino, 1902 (Abello, 2007). Los análisis filogenéticos que se han llevado a cabo demostraron que *Abderites* se encuentra más cercanamente emparentado a *Pitheculites*, compartiendo

ambos géneros numerosos caracteres derivados, en su mayor parte relacionados a la adquisición de un complejo plagiulacoideo morfológicamente distinto de aquel de *Parabderites* (Ortiz Jaureguizar, 2003; Abello, 2007).

Los abderítidos están principalmente representados por restos mandibulares, maxilares y dientes aislados, que son relativamente abundantes en los yacimientos del Mioceno temprano-medio del extremo sur de América del Sur. En dicho lapso la familia alcanzó su máxima diversidad taxonómica estando representada por los tres géneros arriba mencionados y seis especies (Abello, 2007). El registro temporal de *Abderites* se extiende entre las Edades-mamífero Colhuehuapense (Mioceno temprano) y Colloncurensis (Mioceno medio, Madden *et al.*, 1997). Al igual que *Parabderites* y a diferencia de *Pitheculites*, con registro en Colombia, sur de Chile y Argentina, *Abderites* se restringe a la zona sur del continente. Hasta el momento se han recuperado restos referibles a este género en Argentina (provincias de Neuquén, Chubut y Santa Cruz) y Chile (Alto Río Cisnes, Aisén) (Fig. 1).

Abderites fue objeto de varias revisiones previas (Marshall, 1976, 1980; Dumont *et al.*, 2000) en las que se reconocieron como válidas solo una o dos especies de las ocho descritas originalmente por Ameghino para el género (Ameghino 1887, 1891, 1893, 1900–1902, 1902). Marshall (1976, 1980) sinonimizó las especies de Ameghino en dos, *A. crispus* Ameghino, 1902 y *A. meridionalis* Ameghino, 1887, mientras que Dumont *et al.* (2000) lo hicieron en solo una, *A. meridionalis*. Sumada a las mencionadas, tanto Marshall (1976) como Dumont *et al.* (2000) reconocieron como válida a *A. pristinus* (Ameghino, 1900–1902), la cual surgió de la asignación de *Homunculites pristinus* Ameghino al género *Abderites* (Kraglievich, 1951).

El objetivo de este trabajo es realizar la revisión taxonómica del género *Abderites*. En este contexto, e incluyendo el estudio de numerosos ejemplares inéditos provenientes del Mioceno temprano–medio del extremo sur de América del Sur, se revaluó el estatus taxonómico de las especies reconocidas. Las nuevas diagnósicos propuestas se basaron tanto en caracteres cuantitativos como cualitativos. A fin de evaluar el valor diagnóstico de estos caracteres se realizaron análisis morfométricos y estudios anatómicos comparados de la morfología dentaria sobre la base del establecimiento de homologías primarias (*sensu* de Pinna, 1991).

Abreviaturas. **a**, alvéolo correspondiente a un diente birradiculado; **as**, alvéolo simple correspondiente a un diente unirradiculado de la dentición antemolar; **i**, incisivo inferior; **M1/m1**, **M2/m2**, **M3/m3** y **M4/m4**, molares superiores e inferiores del primero al cuarto, respectivamente; **px**, premolar inferior; **P3/p3**, tercer premolar superior e inferior, respectivamente; **r**, raíz dentaria.

Abreviaturas institucionales. **Duke**, Universidad de Duke, Durham, Carolina del Norte, Estados Unidos; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; **MACN A**, Colección Ameghino; **MACN Pv Sc**, Colección Nacional de Paleovertebrados, colección Santa Cruz; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MPEF-PV**, Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, colección Paleontología de Vertebrados, Trelew, Argentina; **SGO.PV**, Museo Nacional de Historia Natural, colección Paleontología de Vertebrados, Santiago, Chile.

MATERIALES Y METODOS

Homologías y nomenclatura dentaria

Homología serial. La fórmula antemolar de los abderítidos y los problemas generales para el establecimiento de homologías dentarias en los Paucituberculata fueron discutidos recientemente (Abello, 2007; véase también Martin, 2007 sobre la homología serial antemolar de los Caenolestidae). Los Abderitidae presentan seis dientes antemolares, cinco de los cuales son pequeños, unirradiculados y de corona sumamente simplificada lo que dificulta el reconocimiento de sus correspondientes *loci*. El primer diente de la serie inferior, hipertrofiado y procumbente, es seguido inmediatamente por un diente pequeño cuya raíz se encuentra orientada lingualmente y algo acuñada entre los dientes adyacentes. Esta particular ubicación del incisivo es denominada *staggered* e indica su homología con el *i*3 (HersHKovitz, 1982). Por lo tanto, y debido a la relación de continuidad, el primer dien-

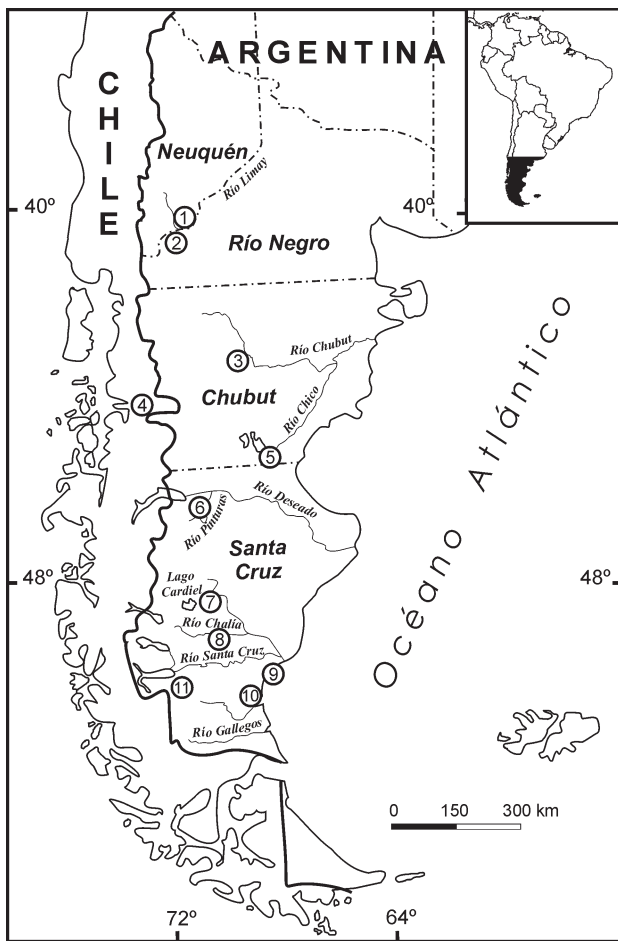


Figura 1. Mapa del extremo Sur de América del Sur indicando las localidades mencionadas en el texto / map of southern South America showing the localities mentioned in the text. **1**, Cañadón del Tordillo; **2**, localidades / localities Ea. Criado y Ea. El Castillo; **3**, El Pajarito; **4**, Alto Río Cisnes; **5**, Gran Barranca; **6**, área del Valle Superior del Río Pinturas / area of the upper valley of Pinturas River (localidades / localities: Cerro de los Monos, Ea. El Carmen, Los Toldos, Cauce Seco, Loma de la Lluvia, Loma de las Ranas, Portezuelo Sumich Norte y Portezuelo Sumich Sur); **7**, Lago Cardiel; **8**, Río Chalfá; **9**, Monte Observación; **10**, La Cueva; **11**, Cerro Centinela.

te de la serie corresponde al i2. El diente anterior al m1 se encuentra ubicado por debajo del trigónido de este molar. En los Paucituberculata el p3 se ubica total o parcialmente por debajo del m1 (Goin *et al.*, 2009), lo que indica que el diente inmediato anterior al m1 en los abderítidos corresponde al p3. Los tres dientes restantes, entre el i3 y el p3, son posiblemente homólogos a los i4, c, p1 o p2. Entre ellos, el diente inmediatamente anterior al p3 se conservó en sólo dos de los especímenes estudiados asignados a *A. crispus*; en uno de ellos (MPEF-PV 5847), la raíz presenta una constricción media que se puede interpretar como el resultado de la fusión de dos raíces, por lo que este diente correspondería a un premolar cuyo *locus* es aún incierto.

Para la serie molar se sigue la propuesta de homologías de Luckett (1993) para los Metatheria (*i.e.*, m1/M1, m2/M2, m3/M3 y m4/M4). Cabe aclarar que de acuerdo a nuestra hipótesis de homologías, el reconocimiento del *locus* ocupado por el P3 y M1 de *Abderites*, difiere de interpretaciones previas (Marshall, 1976, 1980, 1990). De acuerdo a Marshall (1976, 1980), el diente aquí homologado con el P3 fue interpretado como el primer molar (M1) de una serie M1–M4. Posteriormente Marshall (1990), siguiendo la propuesta de homologías dentarias de Archer (1978), homologó el diente aquí reconocido como P3 con el M2 de una serie M2–M5. Finalmente Marshall *et al.* (1990), como en este estudio, reconocieron al P3 como el diente inmediato anterior de la serie molar.

Homología de cúspides y crestas de los molares. La nomenclatura y la homología de cúspides y crestas (Fig. 2) están principalmente basadas en las propuestas de Goin y Candela (2004) y Goin *et al.* (2009). En cuanto a las cúspides de los molares superiores se reconoce la siguiente correspondencia topológica: cúspide anterolabial = StB, cúspide posterolabial = StC+D, cúspide anterolingual = protocono y cúspide posterolingual = metacónulo (Figs. 2.7–8). En cuanto a los molares inferiores y siguiendo a Goin y Candela (2004), se consideró que la paracrístida está formada por dos porciones: la postparacrístida (desde el paracónido hacia el protocónido) y la preprotocrístida (desde el protocónido hacia el paracónido). A diferencia de estos autores, se prefirió el término protocrístida para designar la cresta que une el protocónido y el metacónido (= metacrístida en Goin y Candela, 2004) debido a su uso más generalizado. En la unión entre la postparacrístida y la preprotocrístida se reconoce una necúspide, intermedia en tamaño entre el paracónido y protocónido, denominada cúspide anterolabial (Fig. 2.6; Abello, 2007; fig. 10.A–B). Nótese que esta cúspide fue homologa-

da al paracónido por Simpson (1928) y Kraglievich (1953). Sin embargo, el estudio de ejemplares bien preservados de *A. crispus* y la comparación de la morfología molar de esta especie con la de palaeotentoideos basales (ver Abello, 2007) permitieron determinar que en este género el paracónido es, en realidad, la cúspide ubicada en la esquina anterolingual de los m2–m3. En *A. meridionalis* y *A. aisenense* sp. nov. no hay evidencia de paracónido, pero sí de la postparacrístida.

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

En estudios previos sobre la sistemática y taxonomía de *Abderites* se analizaron los siguientes caracteres cuantitativos continuos: (1) tamaño de los m2–m4; (2) largo y ancho del m1; y (3) tamaño relativo entre los m1 y m2 (Marshall, 1976; Dumont *et al.*, 2000). Los últimos dos caracteres fueron objeto de análisis bivariados por Dumont *et al.* (2000); en este trabajo, en cambio, se optó por explorar la variación morfométrica de *Abderites* en un espacio multivariado.

Para la presente revisión se contó con nuevos ejemplares provenientes de distintas asociaciones del Mioceno de Patagonia (apéndices 1 y 2 del material suplementario). Entre los materiales inéditos se incluye una serie de especímenes proveniente de localidades pinturenses (Mioceno temprano tardío de la Formación Pinturas, Provincia de Santa Cruz y Formación Sarmiento, Provincia del Chubut). Con relación a éstos cabe aclarar que, si bien previamente Dumont *et al.* (2000) estudiaron ejemplares pinturenses, los números de colección y repositorio de los materiales analizados por dichos autores no están especificados en su publicación, por lo tanto y desafortunadamente, no es posible establecer si se trata de los mismos ejemplares que los aquí presentados. Otro importante lote de materiales inéditos corresponde al proveniente de niveles colloncurenses de la Formación Cañadón del Tordillo (Provincia del Neuquén).

Para cumplir con los objetivos planteados en primer lugar, se llevaron a cabo dos análisis de componentes principales (ACP) considerando las siguientes variables: largo del m1 (L m1), largo el trigónido del m1 (L trig. m1), ancho del trigónido del m1 (A trig. m1), ancho del talónido del m1 (A tal. m1), largo del m2 (L m2), largo del trigónido del m2 (L trig. m2), ancho del talónido del m2 (A tal. m2), largo del trigónido del m3 (L trig. m3) y ancho del trigónido del m3 (A trig. m3) (Fig. 3). Debido al carácter fragmentario de los especímenes y a fin de comparar la mayor cantidad posible de ejemplares, se realizaron dos ACP separados, uno considerando las variables de los m1–m2 (ACP 1) y otro las de los m2–m3 (ACP 2). Posteriormente, y sobre la base de los resultados

de los ACP, se elaboraron dos índices: ancho trigónido del m3/ancho talónido del m3 y área m1/área m2 (calculando las áreas como el producto del largo por el ancho máximo de cada molar). En cuanto a estos índices y para testear la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre los grupos, se realizó un análisis no paramétrico de la varianza (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$) seguido de una comparación multigrupo mediante el test *post hoc* de Dunn ($p < 0.05$).

Los ACP fueron desarrollados a partir de matrices de varianza-covarianza, previa transformación de los datos a logaritmo en base 10. Los análisis se llevaron a cabo utilizando los paquetes estadísticos MVSP versión 3.1 (Kovach, 1999) y BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007). Se realizaron mediciones de la casi totalidad de los materiales adicionales de cada especie. Debido a su escaso grado de preservación algunos no pudieron ser medidos (en su totalidad o parcialmente) y

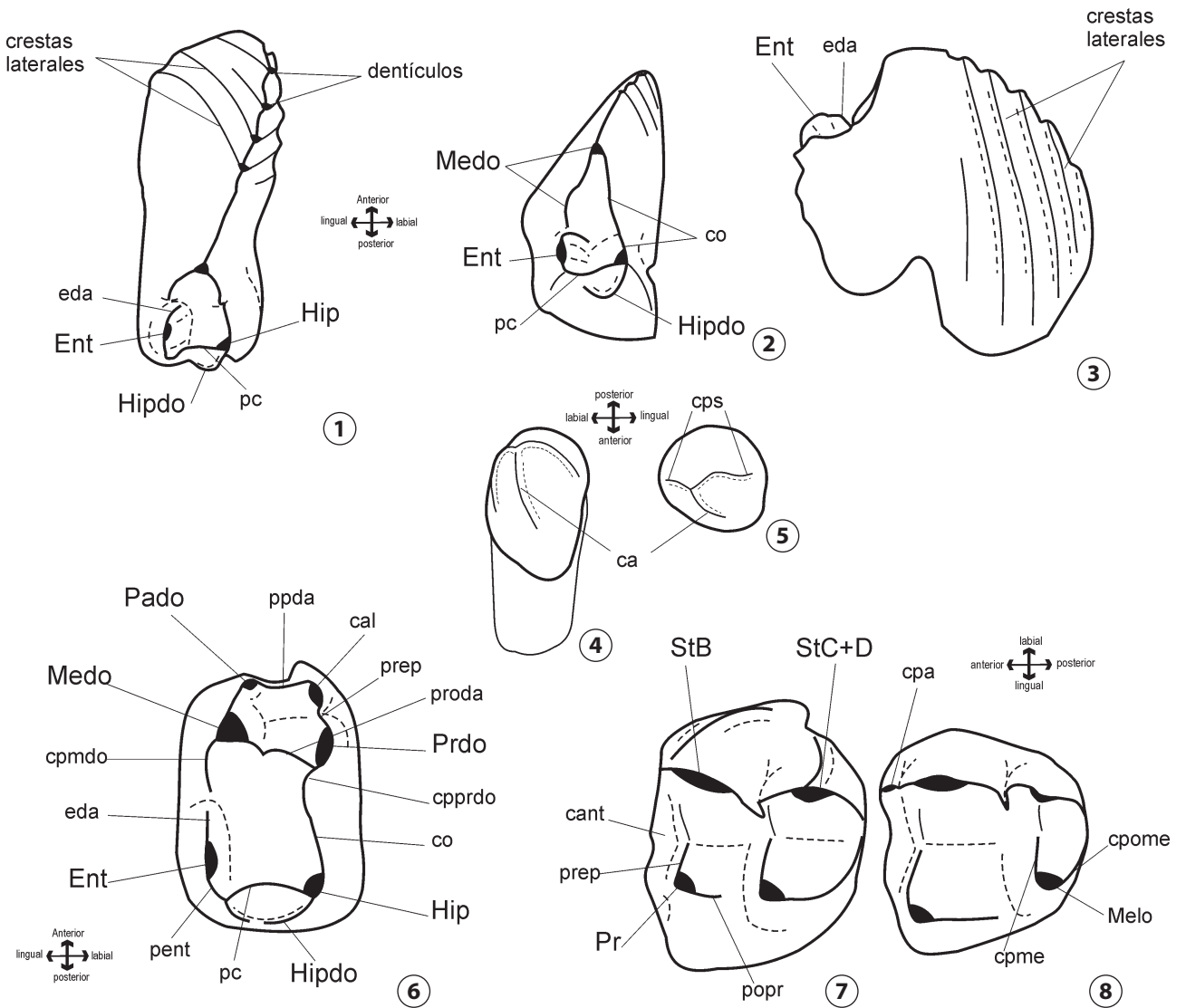


Figura 2. Nomenclatura dentaria. 1-3, m1 derecho en vistas oclusal (1), posterior (2) y labial (3); 4-5, p3 derecho en vistas en vistas anterior (4) y oclusal (5); 6, m2 derecho en vista oclusal; 7, M1 izquierdo en vista oclusal; 8, M2 izquierdo en vista oclusal / dental nomenclature. 1-3, right m1 in occlusal (1), posterior (2) and labial (3) views; 4-5, right p3 in anterior (4) and occlusal (5) views; 6, right m2 in occlusal view; 7, left M1 in occlusal view; 8, left M2 in occlusal view. **ca**, cresta anterior / anterior crest; **cal**, cúspide anterolabial del trigónido / anterolabial cusp of the trigonid; **cant**, cíngulo anterior / anterior cingulum; **co**, cristida oblicua / cristid obliqua; **cpa**, cúspide parastilar / parastilar cusp; **cpmdo**, cresta posterior del metaconido / posterior crest of the metaconid; **cpme**, cresta premetaconular / premetaconular crest; **cpome**, cresta postmetaconular / cresta postmetaconular; **cprrdo**, cresta posterior del protoconido / posterior crest of the protoconid; **cps**, crestas posteriores / posterior crests; **eda**, entocristida / entocristid; **Ent**, entocónido / entoconid; **Hip**, hipocónido / hypoconid; **Hipdo**, hipocónulido / hypoconulid; **Medo**, metaconido / metaconid; **melo**, metaconulo / metaconule; **Pado**, paraconido / paraconid; **pc**, postcristida / postcristid; **pent**, postentocristida / postentocristid; **ppda**, postparacristida / postparacristid; **Pr**, protocono / protocone; **Prdo**, protoconido / protoconid; **prep**, preprotocristida / preprotocristid; **proda**, protocristida / protocrist; **popr**, postprotocrista / postprotocrist; **StB**, cúspide estilar B / stylar cusp B; **StC+D**, cúspides estilares C y D fusionadas / fused stylar cusps C and D.

de otros se tomaron medidas aproximadas (señaladas con un asterisco en el Apéndice 1 del material suplementario). Todas las medidas fueron obtenidas mediante el uso de un ocular micrométrico con precisión de 0,1 mm, adosado a una lupa binocular WILD.

Resultados

ACP 1 (Tab. 1, Fig. 4.1). En este ACP, el componente principal 1 (CP 1) no pudo ser considerado, como es usual, un buen estimador general de tamaño debido a que, si bien explica un porcentaje importante de la varianza total (64,7%), los coeficientes de las variables no son todos del mismo signo. Por un lado, las variables relacionadas al m1, excepto A tal. m1, presentan coeficientes positivos y, por el otro, las relacionadas al m2 una correlación negativa. En relación al componente principal 2 (CP 2), en cambio, todas las variables poseen coeficientes de valores semejantes y positivos. De esta manera, puede interpretarse que el CP 2 es el componente que refleja principalmente diferencias de tamaño. En el diagrama de dispersión CP 1 vs. CP 2 (Fig. 4.1) se

agrupan por un lado los especímenes referidos a *A. meridionalis*, con los m1 proporcionalmente pequeños en relación al m2, y por otro lado, los especímenes referidos a *A. crispus* con los m1 proporcionalmente grandes en relación a los m2. El ejemplar referido a *A. aisenense* sp. nov. se separa del resto por presentar el mayor tamaño proporcional del m2 respecto al m1. Entre los especímenes de *A. meridionalis* de la Formación Santa Cruz (morfortipo santacrucense) y aquellos de la Formación Pinturas (morfortipo pinturense) existe una discriminación a lo largo del CP 2 que indica una tendencia al menor tamaño de los individuos provenientes de la Formación Pinturas.

ACP 2 (Tab. 2, Fig. 4.2–3). A diferencia del ACP 1, aquí el CP1 es un factor discriminador de tamaño presentando todas las variables correlacionadas de manera positiva y explicando el 81% de la varianza total. En el CP 2 las variables de mayor aporte son L trig. m2 con coeficiente positivo y A trig. m2 y A trig. m3, ambas con coeficientes negativos. En el diagrama de dispersión CP 1 vs. CP 2 (Fig. 4.2) se aprecian dos agrupamientos mayores, *A. crispus* por un lado y *A. meridionalis* más un ejemplar de *A. aisenense* sp. nov. (proveniente del Colloncurensis) por el otro. Un ejemplar referido a *A. aisenense* sp. nov. (procedente del Friasense s.s.; Flynn *et al.*, 2002) queda separado de los restantes debido al mayor tamaño de sus m2–m3. Los individuos referidos a *A. meridionalis* de la Formación Santa Cruz se diferencian del morfortipo pinturense a lo largo del CP 2 por el mayor ancho proporcional de los m2–m3. En el CP 3 las variables de mayor aporte son L trig. m3 con coeficiente positivo, y

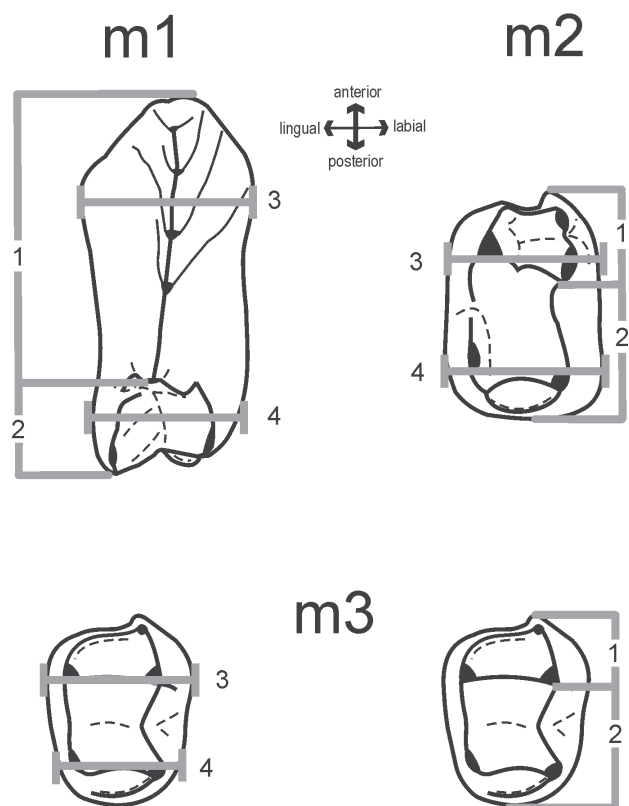


Figura 3. Medidas dentarias de los m1, m2 y m3: 1- largo del trigónido, 2- largo del talónido, 3- ancho del trigónido, 4- ancho del talónido / dental measurements of m1, m2 and m3. 1- trigonid length, 2- talonid length, 3- trigonid width, 4- talonid width.

TABLA 1. Resultados del análisis de componentes principales 1 (ACP 1) mostrando para cada componente los scores de las variables medidas y sus correspondientes eigenvalores y porcentajes de varianza explicada acumulada y total / Results from the principal component analysis 1 (ACP 1), showing the scores of the measured variables for each of the component and their respective eigenvalue and percentage of total and accumulated variance explained.

	CP 1	CP 2	CP 3
L m1	0.24	0.34	0.23
A trig. m1	0.4	0.16	0.47
L trig. m1	0.48	0.48	-0.64
A tal. m1	-0.013	0.53	0.19
L m2	-0.51	0.31	0.14
L trig. m2	-0.47	0.23	-0.43
A tal. m2	-0.26	0.44	0.26
Eigenvalor	0.005	0.002	0
Porcentaje	64.7	24.59	4.8
Porcentaje acumulado	64.7	89.3	94.1

Lm2 y A trig. m3, con coeficientes negativos. Respecto de este componente, existe dentro de los grupos cierta variación en cuanto al largo del trigónido del m3. El extremo de acortamiento del trigónido de este molar está presente en *A. aisenense* sp. nov., donde además el trigónido es más ancho que en los restantes agrupamientos. En el diagrama de dispersión CP 2 vs. CP 3 (Fig. 4.3) se observa el solapamiento en la distribución de *A. crispus* y el morfotipo santacruicense de *A. meridionalis*. Ambos grupos comparten el mayor ancho proporcional de sus m2–m3 en comparación con los m2–m3 del morfotipo pinturense.

Análisis de los índices (Tab. 3). Los resultados del ACP 1 indican que existe una diferenciación en cuanto a tamaño relativo entre el m1 y m2, por lo que se elaboró un índice área m1/área m2. En la comparación multigrupos entre *A. crispus*, y los morfotipos de *A. meridionalis* se puede observar que existen diferencias significativas entre *A. crispus* y *A. meridionalis*, pero no así entre los morfotipos santacruicense y pinturense de *A. meridionalis*.

Del análisis ACP 2 surge que *A. aisenense* sp. nov. se aparta de las restantes especies por el menor largo y mayor ancho del trigónido del m3. De acuerdo a este resultado se construyó un índice que expresa la relación ancho del trigónido/ talónido de este molar. El análisis multigrupo indica que *A. aisenense* sp. nov. difiere significativamente de las restantes especies, presentando un trigónido proporcionalmente más ancho que el talónido.

Discusión

En su revisión de los Abderitinae (=Abderitidae) Marshall (1976) diagnosticó a *A. crispus* por presentar los m2–m4 más pequeños y el m1 más largo y ancho que *A. meridionalis*. En contraposición, diagnosticó a *A. meridionalis* por presentar el m1 más corto y estrecho y los m2–m4 más grandes y robustos que *A. crispus*. Las mismas conclusiones acerca de estas diferencias entre *A. crispus* y *A. meridionalis* fueron al-

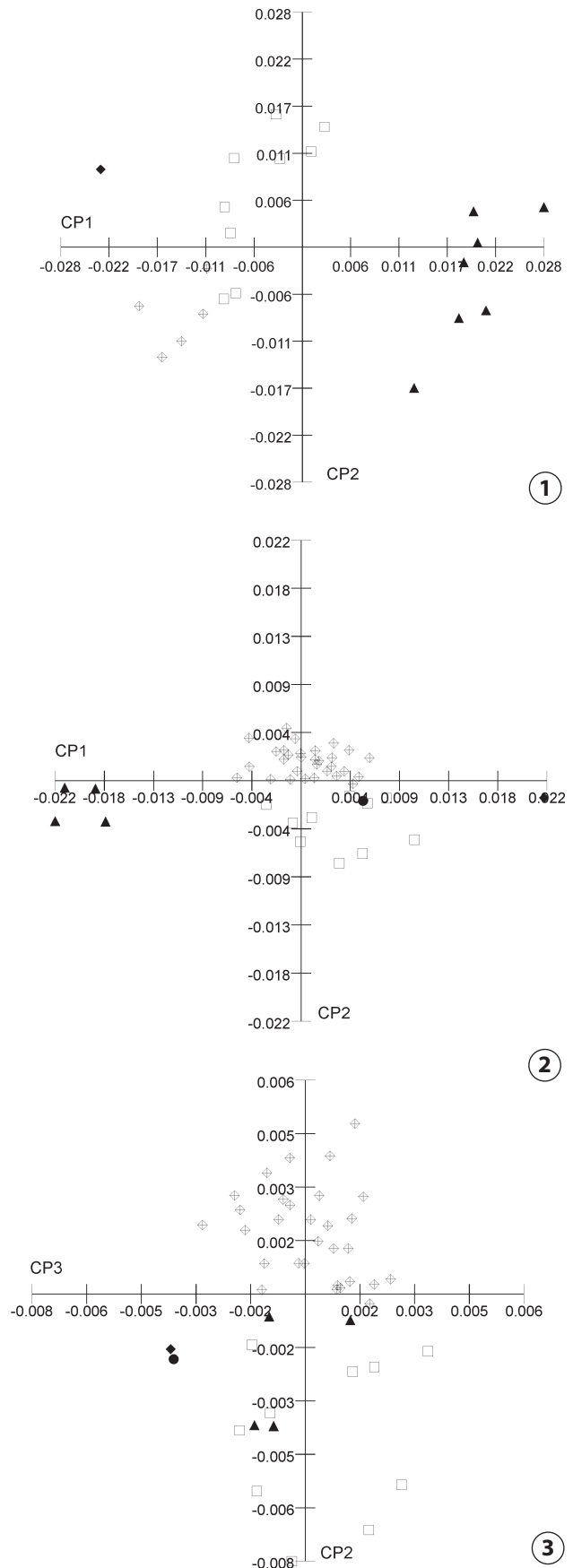


Figura 4. Análisis de Componentes Principales 1 (ACP 1) y 2 (ACP 2): diagramas de dispersión de los scores de **A. meridionalis** (□ morfotipo santacruicense; ⊕ morfotipo pinturense), **A. aisenense** (◆ morfotipo friasense; ● morfotipo colloncureense) y **A. crispus** (▲). **1**, ACP 1, componente principal 1 (CP 1) versus componente principal 2 (CP 2); **2**, ACP 2, componente principal 1 (CP 1) versus componente principal 2 (CP 2); **3**, ACP 2, componente principal 2 (CP 2) versus componente principal 3 (CP 3) / *Principal Component Analysis 1 (PCA 1) and 2 (ACP 2): Plot of scores for A. meridionalis* (□ santacruician morphotype; ⊕ pinturan morphotype), *A. aisenense* (◆ friasian morphotype; ● colloncurean morphotype) and *A. crispus* (▲). **1**, ACP 1, principal component 1 (CP1) against principal component 2 (CP2); **2**, ACP 2 principal component 1 (CP1) against principal component 2 (CP2); **3**, ACP 2, principal component 2 (CP2) against principal component 3 (CP3).

canzadas por Dumont *et al.* (2000), pero estos últimos interpretaron que se trataban de los extremos de un gradiente de variación y consideraron ambas especies sinónimas. Dumont *et al.* (2000) estudiaron de manera conjunta los especímenes referidos hasta ese momento a *A. meridionalis*, provenientes de la Formación Santa Cruz (localidades Monte Observación y Monte León), y otros nuevos procedentes de las formaciones Santa Cruz y Pinturas. En relación a los materiales pinturenses, Dumont *et al.* (2000) señalaron que, si bien tienden a ser más pequeños en tamaño total, se aproximan más a *A. meridionalis* que a *A. crispus* en cuanto al tamaño relativo de los m1–m2. Estos autores concluyeron que la diferenciación entre *A. meridionalis* y *A. crispus* en base al tamaño total y tamaño relativo de los m1–m2 no resulta clara, tal como había sido propuesta por Marshall (1976), sino que en su lugar existe una variación morfológica continua.

Los resultados de este estudio soportan la observación de Marshall (1976, 1980) respecto de la distinción entre *A. meridionalis* y *A. crispus* sobre la base de la diferencia en tamaño entre los m1–m2 y la morfología del m1, y concuerdan con los de Dumont *et al.* (2000) en la existencia de las mismas relaciones de tamaño entre los m1–m2 en los ejemplares de *A. meridionalis* pinturenses y santacrucenses. Sin embargo, no apoyan la propuesta variación continua existente entre *A. crispus* y *A. meridionalis* ya que se demostró la existencia de diferencias significativas, respecto al índice m1–m2, entre ambas especies.

Este estudio aporta, además, información acerca de otros rasgos morfométricos de *A. meridionalis*, *A. crispus* y la nueva especie reconocida *A. aisenense*. En cuanto a *A. meridionalis*,

se ha observado que los especímenes pinturenses constituyen un morfotipo referible a esta especie sobre la base de características morfométricas (y también cualitativas, véase Paleontología sistemática) y se diferencia del morfotipo santacrucense por su menor tamaño y en el menor ancho proporcional de los m2–m3. En relación a *A. crispus* se determinó que adicionalmente al mayor tamaño relativo del m1, esta especie se diferencia de los restantes *Abderites* por el mayor ancho proporcional del trigónido del m1. Tanto *A. crispus* como *A. meridionalis* muestran cierta variación en el largo del trigónido del m3, siendo el extremo acortamiento de éste un carácter propio de *A. aisenense* sp. nov. *A. aisenense* sp. nov. se diferencia además de ambas especies por el mayor ancho relativo del trigónido del m3 y se asemeja a *A. meridionalis* en la relación de tamaños m1–m2. En cuanto al tamaño total, *A. aisenense* sp. nov. presenta una marcada diferencia entre los especímenes colloncurenses, de los que en este estudio se pudo incluir sólo un ejemplar, y los friasenses, también representados en el ACP por un solo espécimen (véase también Tabla 4). Sin embargo, en tamaño promedio *A. aisenense* sp. nov. se muestra como la especie de mayor tamaño del género.

PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Orden PAUCITUBERCULATA Ameghino, 1894

Familia ABDERITIDAE (Ameghino, 1889)

Género *Abderites* Ameghino, 1887

1887. *Abderites* Ameghino, p. 5; Ameghino, 1889, p. 269.

Especie tipo. *Abderites meridionalis* Ameghino, 1887.

TABLA 3. Resultados del test de Dunn. / Results of Dunn's test

Índice	<i>A. meridionalis</i> (s)	[10]	<i>A. meridionalis</i> (s)	<i>A. meridionalis</i> (p)
	<i>A. meridionalis</i> (p)	[8]	<i>A. crispus</i>	[11]
area m1/m2	1.75		3.05*	4.66*
	<i>A. meridionalis</i>	[58]	<i>A. aisenense</i>	[12]
	<i>A. crispus</i>	[11]	<i>A. meridionalis</i>	<i>A. crispus</i>
ancho trig/tal m3	0.23		5.28*	3.82*

Se muestran los valores de Q calculados para cada comparación y se indican con asterisco las diferencias estadísticamente significativas (Q = 2.394, p < 0.05). Para cada grupo se indica entre corchetes la cantidad de especímenes analizados. *A. meridionalis* (s) = morfotipo santacrucense, *A. meridionalis* (p) = morfotipo pinturenses / Q-value for each comparison. Asterisk indicates significant differences (Q = 2.394, p < 0.05). Values between square brackets indicate sample size group. *A. meridionalis* (s) = santacrucian morphotype, *A. meridionalis* (p) = pinturan morphotype.

TABLA 4. Medidas dentarias de las especies de Abderites / Dental measurements of Abderites species.

	Abderites crispus					Abderites meridionalis					Abderites aisenense				
	n	Min.	Max.	M	Des.	n	Min.	Max.	M	Des.	n	Min.	Max.	M	Des.
LP3	10	3.92	5.78	4.92	0.56	5	4.05	4.95	4.58	0.37	9	4	4.13	4.03	0.06
AP3	10	2.16	2.89	2.57	0.25	5	2.21	2.39	2.28	0.07	9	2	2.31	2.12	0.11
LM1	9	2.2	2.44	2.29	0.1	2	2.7	3.15	2.93	0.31	4	2.6	3.14	2.91	0.22
AM1	9	2.6	3.15	2.85	0.18	2	2.88	3.15	3.02	0.2	4	2.6	3.06	2.77	0.2
LM2	9	2.2	2.4	2.31	0.06	1	3.11	-	-	-	4	2.8	3	2.9	0.08
AM2	9	2.6	2.88	2.69	0.09	2	3.06	3.33	3.2	0.2	4	2.89	3	2.95	0.06
LM3	7	1.8	2	1.91	0.08	-	-	-	-	-	1	1.9	-	-	-
AM3	8	1.92	2.25	2.12	0.11	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-
Lm1	20	5.21	6.08	5.72	0.24	40	4.79	5.72	5.17	0.28	7	4.9	5.38	5.15	0.16
A trig. m1	20	2.3	2.93	2.7	0.15	40	1.98	2.73	2.29	0.17	8	1.85	2.4	2.18	0.18
L trig. m1	20	3.72	4.87	4.34	0.26	38	3.14	4.28	3.58	0.28	8	2.61	3.72	3.36	0.35
A tal. m1	21	1.94	2.6	2.2	0.14	41	1.9	2.52	2.18	0.16	7	2.02	2.4	2.21	0.16
Lm2	23	2.48	3	2.79	0.11	78	2.93	3.65	3.4	0.13	16	3.42	3.96	3.68	0.15
A trig. m2	22	1.88	2.16	2.05	0.08	75	1.98	2.7	2.38	0.12	17	2.4	2.89	2.58	0.15
L trig. m2	14	0.88	1.12	0.98	0.06	62	1.13	1.4	1.29	0.07	15	1	1.76	1.31	0.26
A tal. m2	22	1.84	2.28	2.12	0.09	77	2.03	2.7	2.47	0.12	16	2.29	2.81	2.51	0.13
Lm3	14	1.84	2.48	2.17	0.14	62	2.66	3.38	2.91	0.14	12	2.9	3.63	3.23	0.17
A trig. m3	14	1.6	1.88	1.76	0.07	60	1.94	2.7	2.16	0.14	12	2.3	2.89	2.47	0.17
L trig. m3	8	0.64	0.8	0.74	0.05	47	0.99	1.35	1.13	0.08	12	1	1.4	1.16	0.09
A tal. m3	12	1.6	1.92	1.75	0.08	58	1.98	2.61	2.16	0.11	12	2	2.48	2.2	0.13
Lm4	4	1.72	1.8	1.75	0.04	12	2.03	2.39	2.24	0.1	-	-	-	-	-
Am4	3	1.28	1.4	1.35	0.06	4	1.62	1.94	1.78	0.09	-	-	-	-	-
Li2-p3	3	6.5	7	6.7	0.26	3	7.9	9.4	8.57	0.76	-	-	-	-	-
Lm1-4	3	11.6	12.58	12.22	0.56	6	12.6	14.34	13.81	0.64	1	14.74	-	-	-
Lm1-3	6	10.1	11.17	10.74	0.34	13	10.9	12.38	11.64	0.61	1	12.5	-	-	-
Área m2	23	4.56	6.84	5.94	0.46	73	5.95	9.72	8.44	0.64	15	8.05	11.13	9.2	0.77
						Morfotipo santacrucense					Morfotipo friasense				
Área m2						16	7.44	9.72	8.79	0.59	6	8.36	11.13	9.57	1.02
						Morfotipo pinturense					Morfotipo colloncurense				
Área m2						57	5.95	9.4	8.34	0.62	9	8.05	9.62	8.95	0.46

Abreviaturas. A, ancho; L, largo; trig., trigónido; tal., talónido; n, tamaño muestral; Min., valor mínimo; Max., valor máximo; M, media; Des., desviación estándar. Todas las medidas son en mm. / Abbreviations. A, width; L, length; trig., trigonid; tal, talonid; n, sample size; Min., minimum value; Max., maximum value; M, mean; Des., standard deviation. Measurements are in mm.

Especies incluidas. La especie tipo, *Abderites crispus* Ameghino, 1902, y *Abderites aisenense* sp. nov..

Procedencia cronológica y geográfica. Mioceno. Sur de América del Sur.

Ameghino (1899) mencionó la existencia de restos indeterminados de *Abderites* provenientes de la "formación patagónica del Deseado y del lago Musters" (Ameghino 1899, p. 7). Sin embargo, en el transcurso de este trabajo no se hallaron en las colecciones del MACN, donde deberían estar alojados, ejemplares referibles a este taxón con la procedencia mencionada.

Diagnosis enmendada. *Abderites* se diferencia de los restantes géneros de la familia por la siguiente combinación de caracteres: extremo anterior del dentario proyectado dorsalmente, serie m1–m4 muy oblicuamente orientada respecto de la antemolar, P3 hipertrofiado, presencia de crestas labiales en el P3, p3 reducido y unirradicado, ausencia de cúspide anterobasal del p3, cíngulo anterior del M1 largo y ancho con su extremo lingual ubicado en la superficie oclusal del molar, raíz anterolabial del M1 comprimida anteroposteriormente, presencia de cúspide parastilar en el M2, ausencia de para- y metacono, crístida oblicua de los m2–m3 con el borde oclusal agudo, y hipocónido no comprimido anteroposteriormente.

Emended diagnosis. *Abderites* differs from all other genera of the family in the following combination of features: anterior end of the dentary dorsally projected, m1–m4 obliquely oriented with respect to the antemolar series, hypertrophied P3, presence of labial crests on P3, reduced and single-rooted p3, absence of p3 anterobasal cusp, anterior cingulum of M1 long and broad with its lingual end on the occlusal surface of the molar, anterolabial root of M1 anteroposteriorly compressed, presence of M2 parastilar cusp, absence of para- and metacone, sharp cristid oblique on m2–m3, and hypoconid not anteroposteriorly compressed.

***Abderites meridionalis* Ameghino, 1887**

Figura 5.1–6

1887. *Abderites meridionalis* Ameghino, p. 5; Ameghino, 1889, p. 269, pl. I, figs. 6–8; 1890, figs. 1–3; 1894, p. 339, fig. 31; 1898, p. 186, figs. 49 I–II; 1900–1902, p. 222; 1903, figs. 64, 78, 105, 107; 1904, p. 44, fig. 29; Kraglievich, 1953, p. 52, figs. 5H, B; Marshall, 1976, p. 64, figs. 4–6; 1980, p. 49, fig. 11.

1891. *Abderites crasignathus* Ameghino, p. 248.

1891. *Abderites serratus* Ameghino, p. 248; 1894, p. 340; 1898, p. 186.

1893. *Abderites crassinamis* Ameghino, p. 80, fig. 4; Ameghino, 1894, p. 339, fig. 30; 1898, p. 186, fig. 49III; 1903, figs. 4, 39.

1906. *Abderites crasignathus* Ameghino; Sinclair, p. 439, figs. LXIV 3–3a; Kraglievich, 1953, p. 52, figs. 5A, G.

Diagnosis enmendada. *Abderites meridionalis* se diferencia de *A. crispus* por presentar un diastema por delante del diente inmediato anterior al p3, P3 proporcionalmente más pequeño en relación al M1, ausencia de crestas posterolaterales y anterior en el p3, M1–M2 con el protocono menos saliente y el metacónulo más desarrollado, menor tamaño relativo del m1 en relación al m2, ausencia de paracónido en el m2, hipocónido del m1 más robusto y saliente y metacónido de los m2–m3 menos adelantado con relación al protocónido; se diferencia de *A. aisenense* por su menor tamaño, el menor tamaño proporcional del metacónulo del M2, la mayor gracilidad de los molares, el menor ancho proporcional del trigónido del m3 en relación al talónido y el menor tamaño proporcional del protocónido de los m2–m3.

Emended diagnosis. *A. meridionalis* differs from *A. crispus* in having a diastema in front of the tooth anterior to p3, P3 proportionately smaller in relation to M1, absence of anterior and posterolateral crests on p3, less salient protocone and more developed metaconule on M1–M2, m1 proportionately smaller in relation to m2, absence of m2 paracónid, m1 hypoconid more robust and salient, and metaconid less anteriorly placed with respect to the protoconid on m2–m3; it differs from *A. aisenense* in being smaller and having proportionately smaller M2 metaconule, slenderer molars, m3 trigonid narrower in relation to the talonid, and proportionately smaller protoconid on m2–m3.

Holotipo. MACN A 12, fragmento mandibular derecho con m1–m3 y alvéolos del m4 (Fig. 5.1, 3).

Material adicional. Véase Apéndice 2 (material suplementario).

Procedencia geográfica. Argentina, Provincia del Chubut, localidad Gran Barranca y Provincia de Santa Cruz, localidades Monte Observación, La Cueva (sobre la ubicación de esta localidad véase Bown y Fleagle, 1993), Río Chalia (= Río Sehuen, ver Bown y Fleagle, 1993), Cerro Centinela (Marshall y Pascual, 1977), Ea. La Bajada (Este del Lago Cardiel), Cerro de los Monos, Cauce Seco, Los Toldos, Estancia El Carmen, Loma de la Lluvia, Loma de las Ranas, Portezuelo Sumich Norte y Portezuelo Sumich Sur (Kramarz y Bellosi, 2005).

Procedencia estratigráfica. Niveles cuspidales de la Formación Sarmiento (Kramarz *et al.*, 2010), Formación Pinturas (véase Kramarz y Bellosi, 2005) y Formación Santa Cruz (Bown y Fleagle, 1993).

Medidas. Véase Apéndice 1 (material suplementario).

Discusión. *Abderites meridionalis* fue la primer especie de Paucituberculata descrita por Ameghino (1887). Años después, este autor (Ameghino, 1891) dio a conocer dos nuevas especies, *A. crasignathus* y *A. serratus* que fueron entonces caracterizadas con relación a *A. meridionalis*; la primera de ellas de mayor tamaño, con la mandíbula más robusta y el “p4” (=m1 de este trabajo) más oblicuamente orientado y la segunda con un número mayor de crestas laterales en el trigónido del m1. En este trabajo se juzgó que las diferencias

mencionadas por Ameghino (1891) son una expresión de la variabilidad intraespecífica de *A. meridionalis*. Por ejemplo, la cantidad de crestas laterales labiales en el trigónido del m1 varía entre cinco y seis; algunos ejemplares, como el tipo de *A. meridionalis*, presentan cinco crestas labiales y cinco linguales mientras que otros, como el tipo de *A. serratus* y el MACN 11650, presentan seis labiales y cinco linguales. En cuanto al tamaño existe una variación continua entre formas pequeñas (e.g., tipo de *A. meridionalis* y los ejemplares pinturenses) y grandes (e.g., tipo de *A. crasignathus*). La sino-

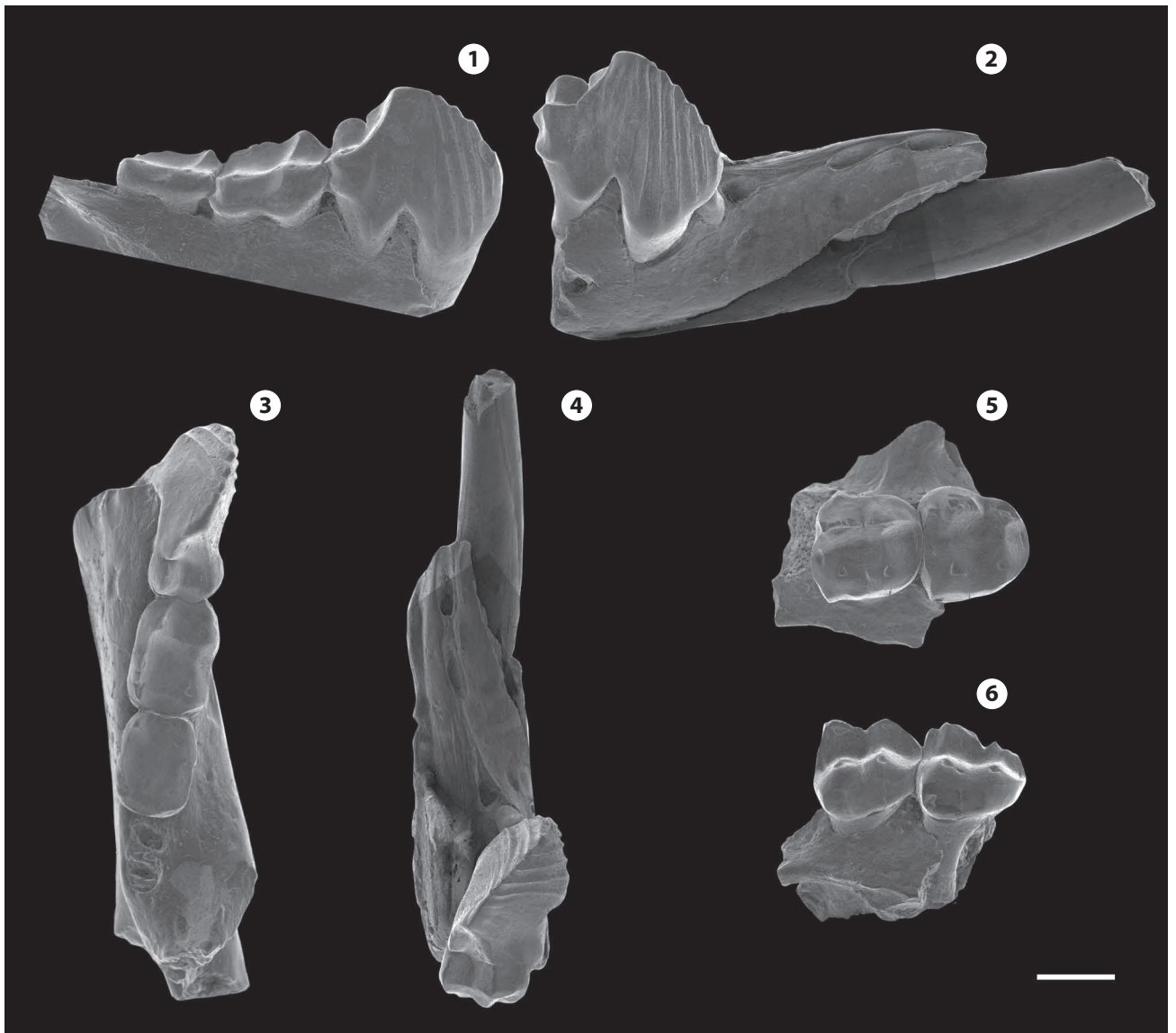


Figura 5. *Abderites meridionalis*. **1, 3**, MACN A 12, fragmento mandibular derecho con m1–m3 y alvéolos del m4 en vistas labial (1) y oclusal (3) / MACN A 12, right mandibular fragment with m1–m3 and alveolus of m4 in labial (1) and occlusal (3) views; **2, 4**, MLP 55-XII-13-145, fragmento mandibular derecho con i2, 4as, p3–m1 en vistas labial (2) y oclusal (4) / MLP 55-XII-13-145, right mandibular fragment with i2, 4as, and p3–m1 in labial (2) and occlusal (4) views; **5–6**, MACN A 5538, fragmento de maxilar izquierdo con M1–M2 en vistas oclusal (5) y lingual (6) / MACN A 5538, left maxilar fragment with M1–M2 in occlusal (5) and lingual (6) views. Escala 2 mm / Scale bar 2 mm.

nimia entre *Abderites meridionalis* y *A. crispus* fue propuesta por Dumont *et al.* (2000) y seguida por Ortiz Jaureguizar (2003). Una discusión al respecto se brinda a continuación en los comentarios sobre *Abderites crispus*.

Las diferencias entre las denticiones de *A. crispus* y *A. meridionalis* se expresan tanto en caracteres cualitativos como cuantitativos (ver análisis morfométrico). En comparación con *A. crispus*, *A. meridionalis* tiene una porción antemolar proporcionalmente más larga (véase Tabla 4) que presenta los alvéolos de los dientes entre el i3 y el p3 alargados en sentido anteroposterior y un diastema por delante del diente anterior al p3. El largo de la serie p3–m4, en cambio, es aproximadamente igual en ambas especies (ligeramente más largo en *A. meridionalis*), aunque existen diferencias de proporciones entre los largos de los molares. Como se demostró en el análisis morfométrico *A. meridionalis* se diferencia de *A. crispus* por el pequeño tamaño proporcional del m1, un rasgo que fue considerado por Marshall (1976) diagnóstico de esta especie. Además de la relación de tamaños entre el m1 y m2, otras diferencias entre ambas especies están relacionadas a la morfología del p3 y de los m1–m3. En el p3 de *A. meridionalis* no se diferencian crestas mientras que en *A. crispus*, en cambio, el p3 presenta crestas posterolaterales y anterior (Figs. 2.4–5 y 6.6–7). En el m1 de *A. meridionalis* la cuenca del talónido es más amplia, el hipocónido es más robusto y saliente, la postcrístida forma un lofo más pronunciado y posteriormente queda delimitada una plataforma más amplia entre la postcrístida y el hipocónido. En el m2 el paracónido está ausente, el protocónido es de mayor tamaño, el metacónido está menos adelantado respecto del protocónido y las esquinas anterolabial y anterolingual están más separadas labiolingualmente. Debido a esta conformación del trigónido del m2, la postparacrístida y la protocrístida presentan aproximadamente el mismo largo y orientación, por lo que en *A. meridionalis*, el trigónido del m2 tiene, en vista oclusal, una forma más rectangular que en *A. crispus*. Excepto por la ausencia del paracónido, el m3 de *A. meridionalis* difiere relativamente poco del de *A. crispus*; las diferencias están, al igual que en el m2, relacionadas a la forma del trigónido: el metacónido está menos adelantado, el trigónido es más largo y el protocónido es más robusto. Todos los rasgos morfológicos mencionados hasta ahora del p3 y trigónidos de los m2–m3 de *A. meridionalis* están presentes también en *A. aisenense*. Los molares inferiores de *A. meridionalis*, se diferencian de los de *A. aisenense* por su mayor gracilidad, el menor tamaño proporcional de los protocónidos y el menor ancho proporcional del trigónido en relación al talónido del m3.

En cuanto a la dentición superior, *A. meridionalis* tiene, a diferencia de *A. crispus*, un P3 mucho más pequeño y M1–M2 proporcionalmente más grandes, repitiendo, de manera complementaria, lo que ocurre con la proporción de tamaños m1–m2. El M1 presenta una menor diferencia de altura entre las cúspides estilares (en *A. crispus* la StB es mucho más alta que la StC+D), las crestas posterior de la StB y anterior de la StC+D no forman una “v” sino que en conjunto son paralelas al eje anteroposterior del molar, en los M1–M2 los cíngulos anteriores están proporcionalmente más desarrollados y la cúspide parastilar del M2 es más pequeña. El M2 es más ancho en su mitad anterior que en la posterior, y labialmente presenta un flexo poco profundo; en *A. crispus* el margen labial de este molar es recto. Otros rasgos distintivos de *A. meridionalis* respecto de *A. crispus* son la mayor saliencia del metacónulo y el menor tamaño proporcional del protocono. Además de las características de la dentición, y algunos aspectos de la mandíbula (*e.g.*, presencia-ausencia de diastema), otro rasgo craneano que puede ser comparado entre ambas especies es el tamaño del foramen infraorbitario, el cual es mayor en *A. meridionalis*.

Comparados con *A. aisenense* los molares superiores de *A. meridionalis* difieren, al igual que los inferiores, por su mayor gracilidad. El metacónulo del M2 es de menor tamaño proporcional y menor largo que aquel de *A. aisenense*.

En *A. meridionalis* se ha observado cierta variabilidad intraespecífica que está expresada en diferencias de tamaño total y dimensiones de los m2–m3. Estos rasgos permiten diferenciar en *A. meridionalis* dos morfotipos, uno santacruicense de mayor tamaño y ancho proporcional de los m2–m3 y uno pinturense de menor tamaño y menor ancho proporcional de los m2–m3.

A. meridionalis presenta distribuciones geográfica y temporal más amplias que las restantes especies del género. Su rango geográfico abarca una localidad en el sur de la Provincia del Chubut y numerosas localidades en la Provincia de Santa Cruz y el temporal se extiende entre el “Pinturense” (Kramarz *et al.*, 2010) y la Edad-mamífero Santacruicense.

***Abderites crispus* Ameghino, 1902**

Figuras 6.1–13 y 7.1–2

- 1900–1902. *Abderites crispus* Ameghino, p. 77, *nomen nudum*.
 1902. *Abderites crispus* Ameghino, p. 120; Marshall, 1976, p. 60, figs. 2–3; 1980, p. 47.
 1902. *Abderites crispulus* Ameghino, p. 120; Kraglievich, 1953, p. 52, fig. 5F.

2000. *Abderites meridionalis* Ameghino; Dumont, Strait y Friscia (part), p. 1165.

Diagnosis enmendada. *Abderites crispus* se diferencia de *A. meridionalis* y *A. aisenense* por su menor tamaño, la ausencia de diastema por delante del diente inmediato anterior al p3, el mayor tamaño proporcional del P3 en relación al M1, la menor saliencia de los protoconos de los M1–M2 y el menor desarrollo de los metacónulos, la presencia de crestas posterolaterales y anterior en el p3 y de paracónido en los m2–m3, el mayor tamaño relativo del m1 en relación al m2, el mayor adelantamiento del metacónido de los m2–m3 respecto del protocónido, la mayor gracilidad del protocónido de los m2–m3 y la menor robustez y saliencia del hipocónido del m1; se diferencia de *A. aisenense* por el menor ancho proporcional del trigónido del m3.

Emended diagnosis. *Abderites crispus* differs from *A. meridionalis* and *A. aisenense* in being smaller, lacking a diastema in front of the tooth anterior to p3, P3 proportionately larger in relation to M1, less salient protocone and less developed metacornule on M1–M2, presence of posterolateral and anterior crests on p3, presence of paraconid on m2–m3, m1 proportionately larger in relation to m2, metaconid more anteriorly placed with respect to the protoconid on m2–m3, slenderer protoconid on m2–m3, and m1 hypoconid more robust and salient; it differs from *A. aisenense* in having m3 trigonid narrower in relation to the talonid.

Holotipo. MACN A 52-39, fragmento mandibular derecho con porción posterior del alvéolo del i2, 2 alvéolos simples, p3–m3 y alvéolo anterior del m4 (Fig. 6.1).

Material adicional. Véase Apéndice 2 (material suplementario).

Procedencia geográfica. Argentina, Provincia del Chubut, localidades Gran Barranca y El Pajarito (véase Goin *et al.*, 2007).

Procedencia estratigráfica. Formación Sarmiento, Miembro Colhué-Huapí.

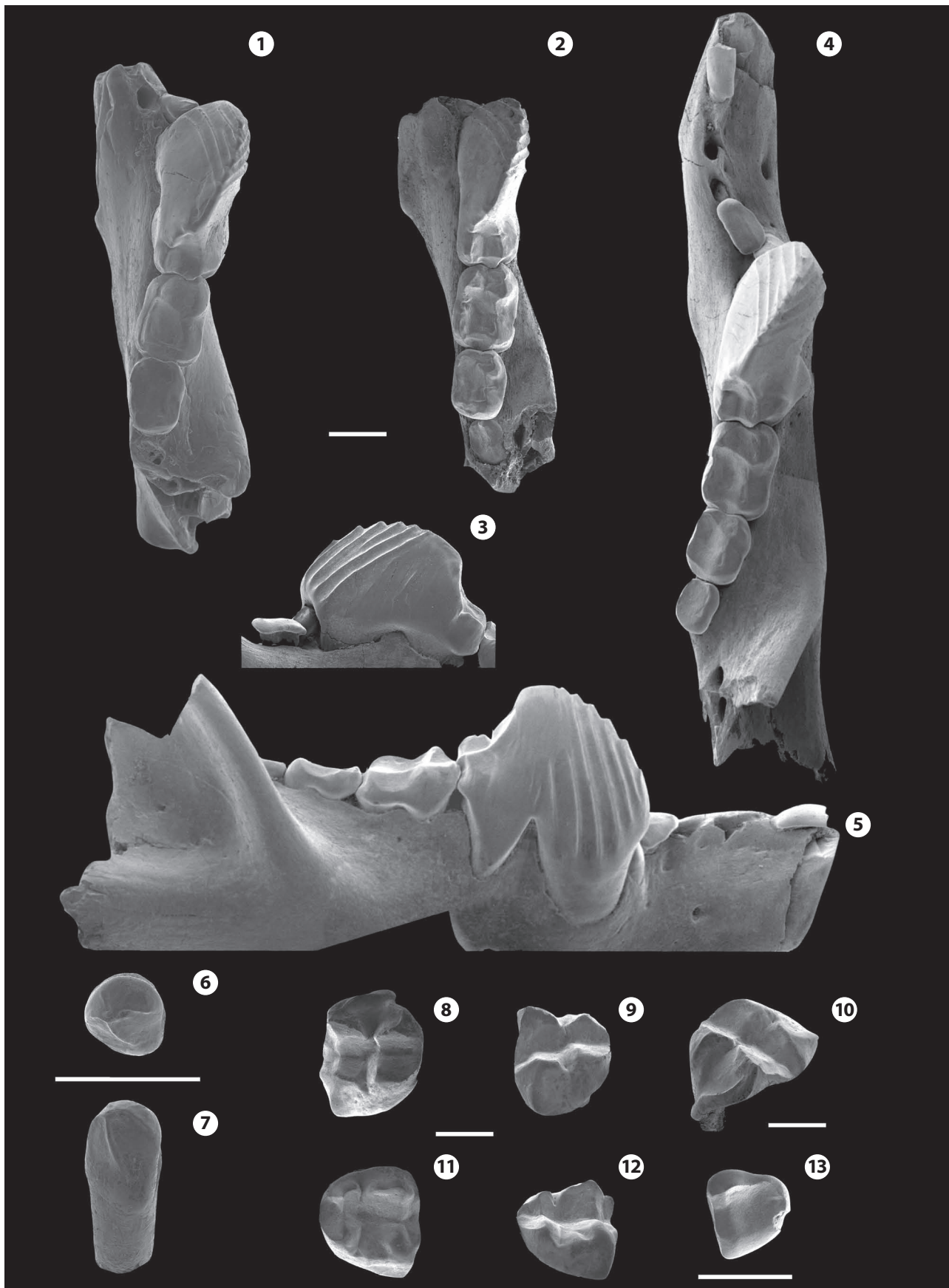
Medidas. Véase Apéndice 1 (material suplementario).

Descripción de los nuevos materiales. La mandíbula de *Abderites crispus* es alta, robusta y relativamente corta. En la cara labial abren dos forámenes mentonianos, el más anterior por

debajo del segundo diente unirradicado posterior al i3 y el posterior, por delante de la raíz posterior del m1. En la fosa masetérica pueden estar presentes uno o dos pequeños forámenes (Fig. 6.5). La sínfisis es ancha en sentido dorsoventral, ocupa buena parte de la porción anterior mandibular y presenta un reborde anterodorsal paralelo al borde alveolar. En vista dorsal se aprecia un abultamiento lingual, a la altura del m1, producido por la ubicación lingual de la porción proximal del i2 (Fig. 6.2). Por delante del p3, la mandíbula se angosta y la serie dentaria se hace curva, con la concavidad desarrollada labialmente (Fig. 6.4). El i2 está bien comprimido lateralmente. En todos los ejemplares que han conservado la región mandibular anterior completa existen cuatro alvéolos simples entre el i2 y el p3. El i3 se ha preservado en el MPEF-PV 5847 (Fig. 6.4,5); es de forma alargada en sentido anteroposterior y, aunque ha perdido el extremo distal, se puede apreciar que su mitad anterior fue más ancha que la posterior. Además de la corona puede observarse parte de la raíz del diente, orientada lingualmente y formando un ángulo marcado con la corona. Los alvéolos posteriores al i3 son alargados (aunque menos que en las restantes especies del género) e inclinados hacia atrás. En este mismo ejemplar, así como en el MPEF-PV 5631, se conservó el diente anterior al p3 el cual también es unirradicado. Sin embargo, a diferencia del i3, la raíz de este diente presenta cierta constricción media (*e.g.*, MPEF-PV 5847; Fig. 6.3). La corona es totalmente chata y en vista oclusal tiene forma de gota (alargada en sentido anteroposterior y con su mitad posterior de ancho mayor, Fig. 6.4). El eje anteroposterior de este diente forma un ángulo marcado con el del m1 y su borde posterior está en contacto con la cara anterolingual del p3. El p3 es un diente estiliforme que se ubica ventral y lingualmente respecto del trigónido del m1 (Fig. 6.3, 7). En su corona se pueden diferenciar tres crestas: dos posterolaterales cortas, labial y lingual respectivamente, y una larga cresta anterior (Fig. 6.6–7).

El m1 es el diente de mayor tamaño de la serie. Sus raíces están levemente curvadas hacia atrás, son robustas y se extienden hasta la base de la mandíbula. La raíz anterior presenta

Figura 6. *Abderites crispus*. 1, MACN A 52-39, fragmento mandibular derecho con alvéolo del i2, 2as, p3–m3 y alvéolo anterior del m4 en vista oclusal / MACN A 52-39, right mandibular fragment with alveolus of i2, 2as, p3–m3 and anterior alveolus of m4 in occlusal view; 2, MPEF-PV 5676a, fragmento mandibular derecho con p3–m4 en vista oclusal / MPEF-PV 5676a, right mandibular fragment with p3–m4 in occlusal view; 3–5, MPEF-PV 5847, fragmento mandibular derecho con porción proximal del i2, i3, 2as, px y p3–m4 en vistas lingual (3, detalle de los px., p3–m1), oclusal (4) y labial (5) / MPEF-PV 5847, right mandibular fragment with proximal portion of i2, i3, 2as, px y p3–m4 in lingual (3, detail of px., p3–m1), occlusal (4) and labial (5) views; 6–7, MPEF-PV 8160, p3 derecho aislado en vistas oclusal (6) y anterior (7) / MPEF-PV 8160, right isolated p3 in occlusal (6) and anterior (7) views; 8–10, MPEF-PV 5829h, M1 izquierdo aislado en vistas oclusal (8), lingual (9) y posteroanterior (10) / MPEF-PV 5829h, left isolated M1 in occlusal (8), lingual (9) and posteroanterior (10) views; 11–12, MPEF-PV 8138, M2 izquierdo aislado en vistas oclusal (11) y lingual (12); MPEF-PV 8138, left isolated M2 in occlusal (11) and lingual (12) views; 13, MPEF-PV 8140, M3 izquierdo en vista oclusal / MPEF-PV 8140, left isolated M3 in occlusal view. Escala 2 mm / Scale bar 2 mm.



una morfología particular que permite alojar al p3: un surco recorre la cara anterolingual de la raíz y remata en la base de la corona en una pequeña concavidad. Este surco genera un espacio para la raíz del p3, mientras que la concavidad aloja su corona. El trigónido del m1 forma una gran hoja cortante. Su mitad anterior está surcada por crestas labiales y linguales que rematan en cinco o seis dentículos dorsales (Fig. 2.1, 3). En la cara labial las crestas alcanzan la base de la corona; una o dos arrugas del esmalte pueden estar también presentes en la porción basal y media de dicha cara. En la cara lingual la cresta intermedia siempre es más corta que las restantes (Fig. 6.3). Una débil cresta impar recorre la cara anterior del molar, su desarrollo es variable y en algunos casos remata en un dentículo dorsal. El talónido del m1 tiene una cuenca estrecha limitada por dos crestas laterales y el entocónido. La cresta labial corresponde a la crístida oblicua y la lingual es homóloga al metacónido (Abello, 2007). La crístida oblicua tiene un recorrido oblicuo desde el hipocónido hacia el metacónido. El entocónido es pequeño y, en algunos ejemplares con poco desgaste (*e.g.*, MPEF-PV 5682c y MPEF-PV 8131), se pueden observar claramente la entocrístida y postentocrístida. La postcrístida, en vista dorsal, forma un ángulo recto con la porción proximal de la crístida oblicua y se extiende lingualmente hasta unirse a la postentocrístida

formando una cresta continua cercana al margen posterior del talónido. En *Abderites*, como en los restantes abderítidos, el hipoconúlido está moderadamente desarrollado y comprimido dorsoventralmente, formando una estructura en forma de cresta en la cara posterior de los molares. La misma está más o menos orientada en sentido dorsolabial a ventrolingual, alcanza la porción media de la cara posterior y entre ella y la postcrístida se forma a una pequeña plataforma.

El m2 es un diente cuadrangular cuyo eje principal es el anteroposterior. En la base de la corona tiene un ancho uniforme, pero no así en la superficie oclusal donde entre el trigónido y el talónido se genera una ligera constricción. El trigónido es corto y las cúspides principales, en cuanto a su tamaño, son el protocónido y el metacónido. El paracónido, en cambio, está sumamente reducido y se lo puede individualizar claramente en algunos ejemplares con poco desgaste (*e.g.*, MPEF-PV 5676a, MPEF-PV 5845). Está ubicado en la esquina anterolingual del trigónido y presenta cierta compresión anteroposterior (Fig. 2.6 y 6.2). La esquina anterolabial está ocupada por la cúspide anterolabial (Fig. 2.6). Ésta contacta basalmente al protocónido y mediante la postparacrístida se une al paracónido. Desde la cúspide anterolabial y hacia adelante se extiende una cresta grácil que forma el límite labial de la muesca hipoconúlida. La muesca

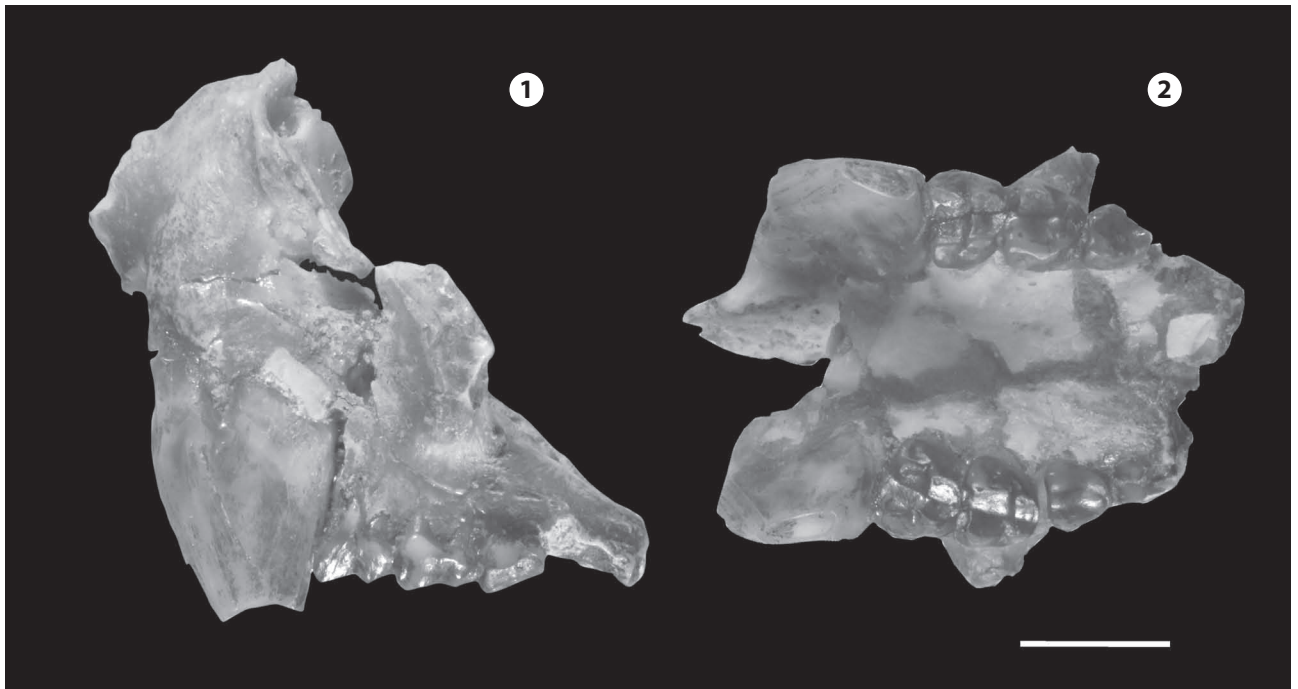


Figura 7. *Abderites crispus*. MLP 83-III-1-200, fragmento craneano preservado los P3–M3 y aM4 izquierdos y P3–M3 y aM4 derechos en vistas lateral derecha (1) y ventral (2) / MLP 83-III-1-200, cranial fragment with left P3–M3 and aM4, and right P3–M3 and aM4 in right lateral (1) and ventral (2) views. Escala 4 mm / Scale bar 4 mm.

hipoconúlida tiene como límite lingual a la cara anterior del paracónido. El metacónido, más alto que el protocónido, se une por una cresta con la base del paracónido de forma que se cierra lingualmente la cuenca del trigónido. Hacia atrás del metacónido se extiende una cresta filosa (cresta posterior). La protocristida, forma un lofo bajo con una muesca media muy poco profunda (Fig. 6.2). La cuenca del talónido es amplia en sentido anteroposterior. Labialmente la limitan la cresta posterior del protocónido y la cristida oblicua, esta última es ligeramente oblicua al eje dentario. Lingualmente la cuenca está limitada por la cresta posterior del metacónido, el entocónido y la entocristida. El entocónido y la entocristida están bien comprimidos lateralmente. Finalmente, la cuenca del talónido está limitada posteriormente por la postcristida, la cual forma un lofo algo curvo (con la concavidad posterior) que tiene su extremo lingual en contacto con la postentocristida. El hipoconúlido presenta las mismas características que en el m1. Una cresta de orientación opuesta a la del hipoconúlido se desarrolla posteriormente a la postentocristida. Entre éstas y la postcristida queda delimitada una plataforma acuencada.

El m3 es de forma más cuadrada que el m2 y tiene un trigónido muy acortado debido al mayor adelantamiento del metacónido respecto del protocónido. El protocónido es la cúspide principal del trigónido y está unido al metacónido por una protocristida baja. En el MPEF-PV 5676a inmediatamente por delante del metacónido y labialmente a éste, se aprecia el paracónido vestigial. Más labialmente se ubica la cúspide anterolabial. A diferencia del m2, la cúspide anterolabial presenta una menor diferencia de tamaños con el protocónido. La cuenca del talónido ocupa la mayor parte del diente. La plataforma posterior a la postcristida es de dimensiones menores que en el m2 y, en algunos ejemplares, está prácticamente ausente. El m4 es birradiculado, cuadrangular, y muy reducido en relación al m3. A diferencia de los molares anteriores, en el m4 no se pueden diferenciar cúspides ni crestas.

El resto craneano más completo de *A. crispus* es el MLP 83-III-1-200 (Fig. 7). Este ejemplar ha conservado gran parte de los maxilares izquierdo y derecho portando las series P3–M3 derecha e izquierdas completas. Por delante del P3 izquierdo, el maxilar se curva hacia la línea media, conformando el límite anterior de la gran raíz anterior del premolar. Por delante de este punto se encuentra roto, pero por la porción preservada se puede deducir que existió un cambio de orientación entre la serie P3–M4 y los dientes anteriores que es concordante con el cambio en la orientación que

ocurre en la serie dentaria inferior entre el p3 y el diente inmediato anterior. Lateralmente y en el límite P3–M1 se ubica un foramen infraorbitario de tamaño grande, mayor que el de los paucituberculados vivientes (*e.g.*, *Caenolestes*) pero menor que el de *A. meridionalis*. Por debajo y detrás de este foramen se ubica la raíz maxilar de la arcada zigomática, la cual se extiende hacia atrás hasta, aproximadamente, la altura del M2. A juzgar por la porción preservada se puede inferir que la base anterior de la arcada fue alta. Por encima y delante del foramen infraorbitario se encuentra el lacrimal, el cual posee un único foramen lacrimal; este hueso presenta un reborde que forma el límite anterior de la órbita. El paladar no se conservó por delante de los P3 y se puede afirmar que por detrás de estos dientes no existieron vacuidades palatinas, como sí ocurre en los restantes Paucituberculata en donde este rasgo es comparable.

En la dentición superior de *A. crispus* el diente de mayores dimensiones es el P3. En relación a la serie molar su largo anteroposterior es aproximadamente igual al largo de los M2–M3 y su altura duplica la del M1. El P3 se encuentra comprimido lateralmente conformando una gran hoja cortante que es ligeramente más ancha en su mitad posterior. La raíz anterior es más angosta que la posterior, y esta última es más larga en su cara labial que en la lingual. Al igual que lo que ocurre con el trigónido del m1, el P3 presenta crestas en la porción anterior de sus caras labial y lingual, tres en cada una de ellas. Estas crestas rematan en dentículos dorsales. La cara posterior del P3 es plana y su mitad inferior contacta con la pared anterior del M1. Toda la cara posterior está lateralmente limitada por dos crestas. La lingual se extiende por sobre la raíz posterior formando un cingulo grácil. La labial, en cambio, termina aproximadamente a la altura de la base de la corona del M1. Por encima de la raíz anterior, tanto en la cara labial como de la lingual, pueden estar presentes dos a tres cortas arrugas de esmalte casi paralelas a la cresta posterior. Se ha observado cierta variabilidad intraespecífica en los tamaños de los P3 (ver Tab. 4).

Los M1–M2 son subiguales en tamaño y más grandes que los M3–M4 (el M4 sólo es conocido por sus alvéolos, preservados en el MLP 83-III-1-200). El M1 es un diente aproximadamente cuadrangular en vista oclusal. Tanto las caras linguales del protocono y metacónulo como las labiales de las estilares son oblicuas debido a que la corona del molar es basalmente ancha. En este molar ocurre una modificación particular de la raíz anterolabial. Esta raíz es de diámetro pequeño, está comprimida en sentido anteroposterior y se encuentra desplazada hacia atrás, ubicándose muy próxima a

la raíz posterolabial (Fig. 6.10). Probablemente este desplazamiento posterior de la raíz constituya una modificación relacionada a la hipertrofia del P3.

Como puede apreciarse en vista labial, la altura total de la corona del M1 es mayor en la mitad anterior que en la posterior. En la mitad lingual, en cambio, se observa lo contrario ya que el metacónulo está elevado respecto del protocono (Fig. 6.9). El metacónulo está separado del protocono por un valle poco profundo (visible en los dientes sin desgaste como el MPEF-PV 5829h) y su cara anterior se encuentra inclinada hacia la cuenca del trígono. La preprotocrista y la cresta premetaconular son paralelas entre sí y perpendiculares al eje anteroposterior del molar, ambas terminan labialmente en la porción anterobasal de las StB y StC+D respectivamente; la altura de estas crestas es escasa y de este modo forman lofos bajos y perpendiculares al eje principal del molar. Por delante de la preprotocrista se desarrolla un cíngulo anterior que se extiende desde el protocono hasta la cresta anterior de la StB. La cresta postmetaconular se extiende hacia atrás y lingualmente hasta contactar el extremo posterior de la cresta posterior de la StC+D. No existen vestigios de paracono ni metacono. Las cúspides estilares están bien comprimidas lateralmente y la StB es mucho más alta y larga que la StC+D. Las crestas posterior de la StB y anterior de la StC+D forman entre sí una “v” con el vértice dirigido hacia la cuenca del trígono (Fig. 6.8). En la cara labial de la StB, una cresta recorre su superficie desde la superficie oclusal hasta la base de la corona (Fig. 6.10). Una cresta similar puede estar presente en la cara labial de la StC+D (e.g., MPEF-PV 5829h). Cuando ambas crestas están presentes tienden a ser convergentes hacia la base de la corona. Lingualmente cada cúspide estilar está recorrida por una cresta vertical grácil.

El M2 comparte con el M1 la forma ensanchada de la base de la corona. Al igual que en el M1, la preprotocrista y la cresta premetaconular son paralelas y forman lofos bajos. El protocono y metacónulo están separados por un valle angosto y la cara anterior del metacónulo está inclinada hacia la cuenca del trígono. Las caras linguales de las cúspides estilares están recorridas por crestas que contactan a la preprotocrista y cresta premetaconular. A diferencia del M1, su forma en vista oclusal es más triangular debido al menor tamaño del metacónulo. En comparación con el M1, la raíz anterolabial del M2 es subigual a la posterolabial y la StC+D está más reducida en relación a la StB. La cresta postmetaconular delimita una pequeña cuenca de dimensiones menores que en el M1. Las crestas posterior de la StB y anterior de la StC+D no forman una “v” como en el M1 sino que son más

bien paralelas al eje anteroposterior del molar (Fig. 6.11). Si bien existe, al igual que en el M1, un cíngulo anterior que recorre las caras anteriores del protocono y StB, en el M2 culmina por delante de la StB, en la cúspide parastilar (Fig. 6.12).

El M3 es un diente triangular. Los detalles de la morfología de este molar se pueden describir sólo a partir de la observación de dientes con poco desgaste (e.g., MPEF-PV 8140, Fig. 6.13). De las cúspides estilares, la StB es la de mayor tamaño. Toda la cara anterior está recorrida por un cíngulo que es mucho más angosto que en los molares anteriores pero, al igual que en el M2, remata en una pequeña cúspide parastilar. La StC+D está muy reducida y se une a un cíngulo bajo que recorre la esquina posterolabial del molar.

Discusión. Marshall (1976, 1980) propuso la sinonimia entre las especies *Abderites crispus*, *A. crispulus* y *Parabderites invelatus* Ameghino, 1902. En este trabajo se concuerda con la sinonimia propuesta entre *Abderites crispus* y *A. crispulus*, pero no en la de estas especies y *P. invelatus*, la cual es considerada un sinónimo junior del Palaeothentidae *Palaepanorthus primus* Ameghino, 1902 (para una discusión detallada véase Abello, 2007). Tampoco coincidimos con Dumont *et al.* (2000) en la sinonimia planteada entre *A. crispus* y *A. meridionalis*. Como ya quedó expresado en las diagnósticas de ambas especies, y en los comentarios de *A. meridionalis*, son numerosos los caracteres que las diferencian. Dichos caracteres no se restringen sólo a diferencias de tamaño proporcional de los molares, como fue reconocido previamente por Marshall (1976, 1980), sino que existen, además, diferencias cualitativas. Entre estas últimas se cuentan la posición relativa del metacónido respecto del protocónido en los m2–m3, la presencia-ausencia de paracónido en los m2–m3 y de crestas en el p3. Dumont *et al.* (2000) argumentaron que los nuevos especímenes por ellos analizados, provenientes de localidades pinturenses y santacruzenses, completaban el hiato en la distribución de las áreas de los m2 y m1 entre *A. crispus* y *A. meridionalis*. No obstante ello, reconocieron que los nuevos especímenes eran más similares a *A. meridionalis*, en cuanto a tamaño relativo del m1 y m2 (Dumont *et al.*, 2000, p. 1165). A pesar de afirmar que “...the Pinturas and Santa Cruz specimens effectively replicate the ratio between m1 and m2 seen in *A. meridionalis* on a slightly smaller scale” los autores consideraron que la distinción clara entre *A. meridionalis* y *A. crispus* quedaba reemplazada por una distribución continua en la variación de tamaños la cual justificaba, en ausencia de variación en caracteres discretos, la sinonimia entre ambas especies. Dado que Dumont *et al.* (2000) no

dieron a conocer los números de colección ni el repositorio de los materiales por ellos estudiados, no se puede asegurar que en este trabajo se hayan analizado los mismos especímenes. Los ejemplares pinturenses incluidos en esta revisión comprenden un conjunto de materiales actualmente alojados en el MACN (Apéndice 2 del material suplementario). En base al estudio conjunto de dichos ejemplares, la gran colección de especímenes referidos a *A. crispus* y los ya conocidos de *A. meridionalis* se concluyó que ambas son especies válidas y que los especímenes pinturenses son asignables a *A. meridionalis*.

Abderites crispus está representada por numerosos restos mandibulares, algunos de ellos excepcionalmente preservados, ya sea por las piezas dentarias conservadas y/o por su escaso desgaste. Entre estos materiales se destaca el MPEF-PV 5676a (Fig. 6.2), que presenta los p3 y m4 parcialmente erupcionados (*i.e.*, las cúspides de estos dientes sólo sobrepasan el borde alveolar labial, Astúa y Leiner, 2008). Este ejemplar, representa un individuo juvenil con molares escasamente desgastados, una condición que permitió analizar en gran detalle la morfología de crestas y cúspides y establecer las homologías de estas estructuras.

En relación al resto craneano representado por el MLP 83-III-1-200 (Fig. 7.1–2), su estudio permitió corroborar varios de los rasgos mencionados por Ameghino (1894) para el género, por ejemplo, el cambio de orientación en la serie dentaria superior entre el P3 y los dientes anteriores y la gran altura de los maxilares. Además de éstos, suma otros desconocidos hasta ahora como lo es la ausencia de vacuidades palatinas. Finalmente, cabe resaltar la identificación de forámenes mandibulares en la fosa masetérica de *A. crispus*. Éste es un rasgo poco común entre los Metatheria, cuya importancia y distribución en el grupo han sido aun poco exploradas (Ciffelli y de Muizon, 1997).

Abderites aisenense sp. nov.

Figura 8.1–5

1990. *Abderites meridionalis*, Ameghino; Marshall (part), p. 28, pl. 10, figs., 1–3; pl. 8, figs. 1–3.

Derivación del nombre. *Aisen*, en alusión a la XI Región de Aisén, una de las quince regiones en las que se encuentra dividido Chile y lugar de procedencia del material tipo de esta nueva especie; *-ense*, del latín denotando procedencia.

Diagnosis. *Abderites aisenense* se diferencia de *A. crispus* y *A. meridionalis* por su mayor tamaño y robustez, el mayor tamaño y largo proporcional del metacónulo del M2 y el mayor ancho del trigónido del m3; se diferencia de *A. cris-*

pus por la menor saliencia del protocono, el menor tamaño relativo del m1, la ausencia de paracónido en los m2–m3, el mayor tamaño del protocónido de los m2–m3 y el menor adelantamiento del metacónido en relación al protocónido en los m2–m3.

Diagnosis. *Abderites aisenense* differs from *A. crispus* and *A. meridionalis* by its larger size and robustness, larger and proportionately lengthened metaconule on M2, and m3 trigonid wider than talonid; it differs from *A. crispus* by its proportionately smaller m1, absence of paraconid on m2–m3, and metaconid less anteriorly placed with respect to the protoconid on m2–m3.

Holotipo. SGO.PV 519, fragmento mandibular izquierdo con m1–m2, alvéolos del m3 y alvéolo anterior del m4 (Marshall, 1990, lámina 9, figs. 1–3; Fig. 8.1,4).

Material adicional. Ver Apéndice 2 (material suplementario).

Procedencia geográfica. Chile, Aisén, localidad Alto Río Cisnes (Marshall, 1990). Argentina, Provincia del Neuquén, localidad Cañadón del Tordillo (Vucetich *et al.*, 1993) y Provincia de Río Negro, localidades Ea. El Castillo y Ea. El Criado.

Procedencia estratigráfica. Formación Río Frías, Chile (Marshall y Salinas, 1990) y Formación Collón Curá, Argentina.

Medidas. Ver Apéndice 1 (material suplementario).

Comentarios. Marshall (1990) refirió los especímenes de *Abderites* provenientes del Friasense *s.s* a *A. meridionalis* señalando que no existían caracteres de importancia para su reconocimiento como una especie distinta. La mayor robustez y el mayor ancho de los trigónidos de los m2–m3 de los ejemplares friasenses fueron considerados por este autor como variabilidad intraespecífica de *A. meridionalis*. En este trabajo, en cambio, se juzgó que las características de los especímenes friasenses mencionadas por Marshall, sumadas a otras observadas en esta revisión, constituyen rasgos que permiten considerar que dichos especímenes representan una nueva especie. Estos caracteres son: mayor tamaño, mayor robustez, mayor tamaño de los protoconos de los m2–m3, mayor ancho del trigónido en relación al talónido en el m3 y mayor desarrollo del metacónulo en el M2.

En la mayoría de los caracteres cualitativos y morfométricos comparados, *A. aisenense* es morfológicamente más próxima a *A. meridionalis* que a *A. crispus*. Al igual que en *A. meridionalis*, y a diferencia de *A. crispus*, tiene un m1 proporcionalmente pequeño, hipocónido del m1 menos saliente, m2–m3 con los protoconos robustos, trigónidos de estos dos molares más amplios en sentido anteroposterior (debido al menor adelantamiento del metacónido respecto del protocó-

nido) y ausencia del paracónido en los m2–m3. En los molares superiores, las mitades posteriores están más desarrolladas debido a que el metacónulo es proporcionalmente más robusto y saliente y el protocono es pequeño en relación al tamaño total del diente. Comparado con *A. meridionalis*, la dentición de *A. aisenense* es mucho más robusta. Esto se hace evidente en el tamaño relativo del protocónido de los m2–m3 el cual es particularmente grande. Además, en términos de tamaño total (áreas de los molares) y de masa corporal estimada (Abello y Ortiz Jaureguizar, 2009) *A. aisenense* es de mayores dimensiones.

En el conjunto de especímenes referidos a *A. aisenense* se observó cierta variabilidad en el tamaño total, tanto entre los especímenes provenientes de una misma localidad, como entre los provenientes de las localidades Alto Río Cisnes y

Cañadón del Tordillo (ver Tabla 4). En valores promedio el morfotipo colloncurensis es más pequeño que el friasense.

***Abderites pristinus* Kraglievich, 1953 nomen dubium**

Homunculites pristinus Ameghino, 1900–1902, p. 76, *nomen nudum*; 1902, p. 73; 1906, figs. 319 y 321.

Abderites pristinus Kraglievich, 1951, p. 67 *nomen nudum*; Marshall 1976, p. 70; Dumont *et al.*, 2000, p. 1165; Ortiz Jaureguizar, 2003, p. 478.

Abderites pristinus Kraglievich, 1953, p. 44, figs. 1–4, 5b, 6e, 7.

Holotipo. MACN A 52-34, fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de los p3–m1, m2 entero y alvéolos de los m3–m4. El ejemplar tipo se encuentra actualmente perdido.

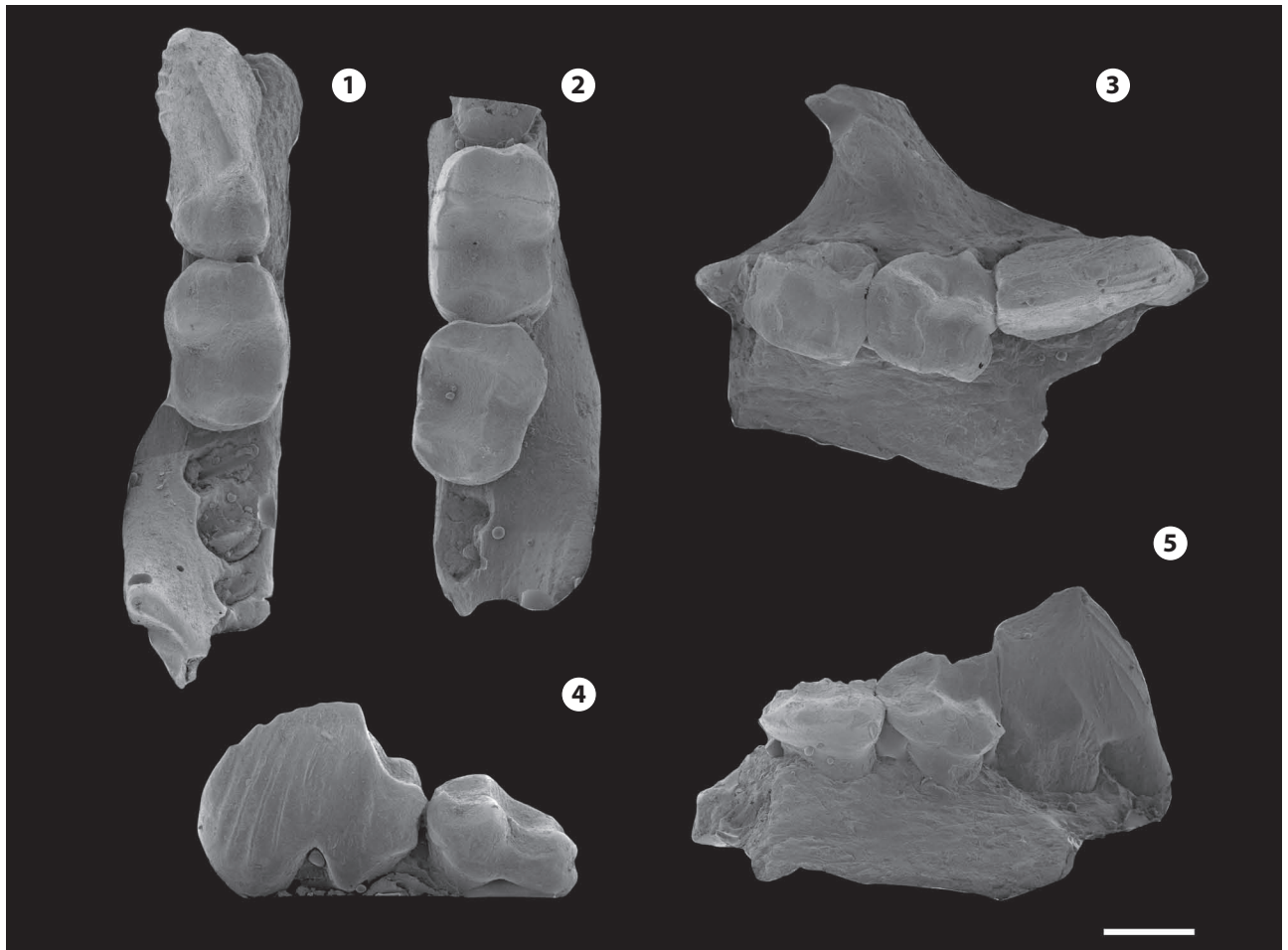


Figura 8. *Abderites aisenense* sp. nov. **1, 4**, SGO.PV 519, fragmento mandibular izquierdo con m1–m2, am3 y alvéolo anterior del m4 en vista oclusal / SGO.PV 519, left mandibular fragment with m1–m2, am3 and anterior alveolus of m4 in occlusal view; **2**, SGO.PV 542, fragmento mandibular derecho con raíz posterior del m1, m2–m3 y am4 en vistas oclusal (2) y labial (4) / SGO.PV 542, right mandibular fragment with posterior root of m1, m2–m3 and am4 in occlusal (2) and labial (4) views; **3, 5**, SGO.PV 512, fragmento maxilar derecho con P3–M2 en vistas oclusal (3) y lingual (5) / SGO.PV 512, right maxilar fragment with P3–M2 in occlusal (3) and lingual (5) views. Escala 2 mm / Scale bar 2 mm.

Material adicional. El holotipo y el MACN A 52-35, un molar superior aislado.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Colpodonense (Ameghino, 1902). La localidad de procedencia es incierta aunque según Kraglievich (1953) podría corresponder a la localidad Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí (Formación Sarmiento, Miembro Colhué-Huapí. Departamento Sarmiento, Provincia del Chubut).

Comentarios. Cuando Ameghino (1902) dio a conocer las nuevas especies de mamíferos provenientes de sus *Couches a Colpodon* (Edad-mamífero Colhuehuapense), reconoció un nuevo género y especie de Primates Homunculidae que denominó *Homunculites pristinus*. Kraglievich (1951, 1953) en su revisión de los primates extintos argentinos, estudió los especímenes referidos a *H. pristinus* y concluyó que el ejemplar MACN A 52-34 constituía el tipo de una nueva especie de *Abderites* y que el ejemplar MACN A 52-35, era referible a *Abderites?* sp. Marshall (1976, 1980) no logró ubicar en las colecciones del MACN dichos ejemplares. Sin embargo, y a pesar de no contar con estos materiales para su estudio, siguió a Kraglievich en el reconocimiento de *Abderites pristinus* como una especie válida de *Abderites*. Del mismo modo lo hicieron Dumont *et al.* (2000) y Ortiz Jaureguizar (2003).

En el transcurso de este trabajo tampoco se localizaron los ejemplares tipo y referido. De acuerdo a las figuras aportadas por Ameghino (1902, figs. 319 y 321) y Kraglievich (1953, figs. 1-4, 5b, 6e, 7), y teniendo en cuenta el conocimiento actual de los Abderitidae (Abello, 2007), se puede afirmar que los MACN A 52-34 y MACN A 52-35 pertenecen a esta familia pero no con certeza a *Abderites*. El MACN A 52-34 presenta dos caracteres que permiten referirlo a los Abderitidae: presencia de lofos y de una cúspide anterolabial en el trigónido. Entre los Abderitidae se puede descartar la pertenencia del MACN A 52-34 a *Pitheculites* por la ausencia de sus rasgos diagnósticos, a saber, hipocónido pequeño y comprimido anteroposteriormente y crístida oblicua de los m2-m3 corta, con el borde oclusal redondeado (Abello, 2007). Comparado con los restantes géneros de la familia, *Parabderites* y *Abderites*, el MACN A 52-34 no presenta caracteres dentarios que inequívocamente permitan asignarlo a alguno de ellos. Por un lado, la morfología del m2 descripta y figurada por Kraglievich (1953) es compatible con la de los m2 de ambos géneros. Por el otro, la escasa diferencia de tamaños entre el m1 y el m2 y la morfología del supuesto alvéolo simple del p3, excluirían su asignación a *Abderites* y serían compatibles con su pertenencia a *Parabderites*. Con relación a este último carácter, la porción mandibular por

delante de los alvéolos del m1 se encuentra pobremente preservada y fracturada por delante del supuesto alvéolo simple del p3, impidiendo determinar si por delante de éste existió otro que podría corresponder, conjuntamente con el primero, a los de un p3 birradicado. De esta manera es imposible determinar si el MACN A 52-34 presentó un p3 unirradicado, lo cual constituye un rasgo diagnóstico de *Abderites*. Adicionalmente, el alvéolo "simple" del p3 no se ubica, como ocurre en *Abderites*, lingualmente al alvéolo de la raíz anterior del m1 sino anteriormente a éste; en este sentido, la disposición de los alvéolos del p3 y m1 en el MACN A 52-34 es similar a la que ocurre en *Parabderites*.

El MACN A 52-35 fue originalmente referido por Ameghino a *Homunculites pristinus* (1906, fig. 139) y luego como *Abderites?* sp. por Kraglievich (1953, fig. 8a). En principio cabe aclarar que las estructuras que este último autor consideró labiales son en realidad linguales, por lo tanto, los mencionados paracono y metacono corresponden al metacónulo y protocono respectivamente, y los mencionados protocono e hipocono corresponden a las StB y StC+D. Este diente aislado es, en esta nueva interpretación de las cúspides, un molar superior derecho. De acuerdo a lo figurado se puede afirmar que su morfología no se corresponde con la de ningún molar superior de *Abderites*; si fuera un M1 debería contar con un estrechamiento de la raíz anterolabial (que se observa parcialmente en la fig. 8b de *Abderites meridionalis?* dada por Kraglievich) y la StB no parece ser más grande que la StC+D, como sería el caso si se tratase de un M1 de *Abderites*. Tampoco parece corresponder a un M2 de este género, ya que carece de cúspide parastilar. En cambio, todos estos rasgos mencionados más la presencia de un flexo labial bien marcado entre las StB y SC+D parecen corresponderse con las estructuras del M2 de *Parabderites bicrispatus* Ameghino, 1902 (Abello, 2007, lámina 15, figs. L-M); adicionalmente, *P. bicrispatus* ocurre abundantemente en sedimentos colhuehuapenses.

Debido a los argumentos expresados en este trabajo se juzgó que las descripciones y figuras publicadas constituyen una evidencia escasa para una determinación genérica inequívoca de *Abderites pristinus* en el contexto de la familia. Por consiguiente, y siguiendo la normativa del International Code of Zoological Nomenclature (Artículo 75.5), se considera a *Abderites pristinus* un *nomen dubium*.

CONCLUSIONES

El conjunto de especímenes incluido en este trabajo cuenta con 214 ejemplares inéditos procedentes de nuevas

colecciones de mamíferos colhuehuapenses, pinturenses y colloncurenses. Con ellos se incrementó en un 80% el hipodigma de *A. meridionalis* y en un 90% el de *A. crispus*. El estudio de ejemplares bien conservados permitió reevaluar las homologías dentarias del género y ampliar las diagnós de las especies. En este sentido fue significativo el análisis del MPEF-PV 5676a, un individuo juvenil con escaso desgaste y del MLP 83-III-1-200, el resto craneano más completo conocido para *Abderites*. El estudio de las nuevas colecciones permitió determinar la existencia de variabilidad intraespecífica en *A. meridionalis* y *A. aisenense*. Para ambas especies se reconocieron dos morfotipos basados, fundamentalmente, en diferencias de tamaño; sin embargo, en el caso de *A. meridionalis* se observaron también diferencias en otros rasgos cuantitativos como, por ejemplo, el ancho proporcional de los m₂-m₃. El análisis morfométrico no solo permitió apreciar esta variabilidad dentro de las especies sino también, determinar qué rasgos morfométricos resultan de valor diagnóstico. De esta manera, las diagnós actuales están construidas contando con ambos tipos de caracteres, cualitativos y continuos.

Las principales conclusiones taxonómicas son la corroboración de la validez de *A. crispus* y *A. meridionalis*, tal como fueron propuestas por Marshall (1976, 1980), y la consideración de *Abderites pristinus* como *nomen dubium*. No se concordó, sin embargo con Marshall (1990) en el concepto de *A. meridionalis*. Los ejemplares del Friasense *s.s.* referidos por este autor a *A. meridionalis* constituyen actualmente la base de la nueva especie *A. aisenense*.

Con relación a las distribuciones geográficas, se amplió el rango de *A. crispus* y se restringió el de *A. meridionalis*. La distribución de *A. crispus* incluye actualmente una nueva localidad en la Provincia del Chubut (El Pajarito) y la de *A. meridionalis* quedó restringida al extremo sur de Argentina incluyendo localidades santacruceses de la Provincia de Santa Cruz y pinturenses de las provincias de Santa Cruz y Chubut.

Como resultado de esta revisión se determinó la presencia de *A. aisenense* en las faunas friasense y colloncurenses y la ausencia de *A. meridionalis* como especie en común entre las faunas friasense y santacruceses. El registro de *A. aisenense* en niveles de la Formación Collón-Curá y la puesta al día de la taxonomía del género constituyen aportes al conocimiento de los marsupiales colloncurenses, hasta ahora pobremente estudiados, y a la comprensión de las relaciones faunísticas entre las asociaciones de mamíferos colloncurenses, friasenses y santacruceses.

AGRADECIMIENTOS

Al personal del MLP y Duke University que realizó los trabajos de campo que aportaron gran parte de los materiales aquí estudiados. A G. Vucetich y A. Carlini por la información brindada sobre las localidades de procedencia de los materiales. A E. Ruigómez y A. Kramarz por brindar el acceso a las colecciones del MPEF y MACN respectivamente. A C. Esponda, M. Donato y A. M. Candela por la lectura crítica de aspectos metodológicos del manuscrito. A B. Pianzola (Servicio de Fotografía del MLP) por las fotografías de este trabajo. A G. Martin y un revisor anónimo por sus valiosos comentarios y sugerencias sobre el manuscrito original. A los editores de *Ameghiniana*.

REFERENCIAS

- Abello, M.A. 2007. [Sistemática y bioestratigrafía de los Paucituberculata (*Mammalia, Marsupialia*) del Cenozoico de América del Sur. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 381 p. Inédito].
- Abello, M.A. y Ortiz Jaureguizar, E. 2009. Climatic-environmental changes and body mass evolution in South American mammals: the Abderitidae's case (*Marsupialia: Paucituberculata*). *10th International Mammalogical Congress (Mendoza), Abstracts*, p. 331-332A.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral. *Boletín del Museo de 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 presentarla a la exposición Universal de París de 1889. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: XXXIII-1027.
- Ameghino, F. 1890. Los Plagiulacidos argentinos y sus relaciones zoológicas, geológicas y geográficas. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 11: 143-201.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240-259.
- Ameghino, F. 1893. Les premiers mammifères. Relations entre les mammifères diprodontes éocènes de l'Amérique du Nord et ceux de la République Argentine. *Revue Générale des Sciences pures et appliquées, Paris* 4: 77-81.
- Ameghino, F. 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fósiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259-452.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. *Segundo Censo Nacional de la República Argentina* 1: 111-255.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones). *Segundo Censo Nacional de la República Argentina* 1-13.
- Ameghino, F. 1900-1902. L'âge des formations sédimentaires de Patagonia. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* L: 109-130, 145-165, 209-229 (1900); LI: 20-39, 65-91 (1901); LII: 189-197, 244-250 (1901); LIV: 161-180, 220-249, 283-342 (1902). (Separatas de 231 páginas fueron publicadas por esta revista en 1903).
- Ameghino, F. 1902. Première contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 71-138.
- Ameghino, F. 1903. Los Diprodontes del orden de los Plagiulacoideos y el origen de los roedores y de los Polimastodontes. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 56: 193-208.
- Ameghino, F. 1904. Paleontología Argentina: relaciones filogenéticas y geográficas. *Publicación de la Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Físico-Matemáticas* 2: 1-79.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Cretacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional Historia Natural Buenos Aires* 15: 1-568.

- Archer, M. 1978. The nature of the molar-premolar boundary in marsupials and a reinterpretation of the homology of marsupial cheekteeth. *Memoirs of the Queensland Museum* 18: 157–164.
- Astúa, D. y Leiner, N.O. 2008. Tooth eruption sequence and replacement pattern in woolly opossums, genus *Caluromys* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Journal of Mammalogy* 89: 244–251.
- Ayres, M., Ayres Jr, M., Ayres, D.L y Santos, A.S. 2007. BioEstat 5.0: aplicaciones estadísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Instituto Mamirauá, Belém, Brasil.
- Bown, T.M. y 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. *Journal of Palaeontology (supplement Memoir 29)* 67: 1–76.
- Cifelli, R.L. y de Muizon, C. 1997. Dentition and jaw of *Kokopellia juddi*, a primitive marsupial or near-marsupial from the Medial Cretaceous of Utah. *Journal of Mammalian Evolution* 4: 241–258.
- de Pinna M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.
- Dumont, E.R., Strait, S.G. y Friscia, A.R. 2000. Abderitid marsupials from the Miocene of Patagonia: an assessment of form, function, and evolution. *Journal of Paleontology* 74: 1161–1172.
- Flynn, J.J., Croft, D.A., Charrier, R., Héraud, G. y Wyss, A.R. 2002. The first Cenozoic mammal fauna from the Chilean Altiplano. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 200–206.
- Goin, F.J. y Candela, A.M. 2004. New Paleogene Marsupials from the Amazon Basin of Eastern Perú. En: K. E. Campbell Jr. (Ed.), *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*, Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series 40, p. 15–60.
- Goin, F.J., Abello, M.A., Belloso, E., Kay, R., Madden, R. y Carlini, A. 2007. Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense). Parte I: Introducción, Didelphimorphia y Sparassodonta. *Ameghiniana* 44: 29–71.
- Goin, F.J., Candela, A.M., Abello, M.A. y Oliveira, E.V. 2009. Earliest South American paucituberculatans and their significance in the understanding of 'pseudodiprotodont' marsupial radiations. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 867–884.
- Hershkovitz, P. 1982. The staggered marsupial lower third incisor (I_3). *Geobios, memoire speciale* 6: 191–200.
- Kovach, W.L. 1999. MVSP – A multivariate statistical package for Windows, version 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.
- Kramarz, A.G. y Belloso, 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., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Ciancio, M.R., Abello, M.A., Deschamps, C.M. y Gelfo, J.N. 2010. A new mammal fauna at the top of the Gran Barranca sequence and its biochronological significance. 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, Cambridge, p. 264–278.
- Kraglievich, J.L. 1951. Contribución al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. I. Diagnósis previa de un nuevo primate fósil del Oligoceno Superior (Colhuehuapiano) de Gaiman, Chubut. *Comunicaciones del Instituto Nacional de Investigaciones Naturales, serie Ciencias Zoológicas* 2: 55–82.
- Kraglievich, J.L. 1953. Contribución al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. II. La posición sistemática de *Homunculites pristinus* Amegh., supuesto primate del Oligoceno Superior (Colhuehuapiano). *Anales del Museo Nahuel Huapi* 3: 37–62.
- Lazzari, V., Schultz, J.A., Tafforeau, P. y Martin, T. 2010. Occlusal pattern in paulchoffatiid multituberculates and the evolution of cusp morphology in mammalianomorphs with rodent-like dentitions. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 177–192.
- Luckett, W.P. 1993. An ontogenetic assessment of dental homologies in therian mammals. En: F.S. Szalay, M.J. Novacek y M.C. MacKenna (Eds.) *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes. Early Therians and Marsupials*, Springer-Verlag, Nueva York, p. 182–204.
- Madden, H.M., Guerrero, J., Kay, R.F., Flynn, C.C., Swisher III, C.C. y Walton, A.H. 1997. The Laventan Stage and Age. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.H. Cifelli, y J.J. Flynn (Eds.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p 499–519.
- Marshall, L.G. 1976. Revision of South American fossil marsupial subfamily Abderitinae. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia"* 2: 57–90.
- Marshall, L.G. 1980. Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana: Geology (New Series)* 5: 1–145.
- Marshall, L.G. 1990. Fossil Marsupialia from the type Friasian Land Mammal Age (Miocene), Alto Río Cisnes, Aisen, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17: 19–55.
- Marshall, L.G. y Pascual, R. 1977. Nuevos marsupiales Caenolestidae del 'Piso Notohipidense' (SW de Santa Cruz, Patagonia) de Ameghino. Sus aportaciones a la cronología y evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata 'Lorenzo Scaglia'* 2: 91–122.
- Marshall, L.G. y Salinas, P. 1990. Stratigraphy of the Río Frias Formation (Miocene), along the Alto Río Cisnes, Aisen, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17: 57–87.
- Marshall, L.G., Case, J.A. y Woodburne M.O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. En: H. Genoways (Ed.) *Current Mammalogy, vol. 2*. H. Plenum Press, Nueva York, p. 433–502.
- Martin, G. 2007. Dental anomalies in *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria, Microbiotheriidae), *Caenolestes fuliginosus* and *Rhyncholestes raphanurus* (Paucituberculata, Caenolestidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 393–406.
- Ortiz Jaureguizar, E. 2003. Relaciones de similitud, paleoecología y extinción de los Abderitidae (Marsupialia, Paucituberculata). *Coloquios de Paleontología, Volumen Extraordinario* 1: 475–498.
- Simpson, G.G. 1928. Affinities of the Polydolopidae. *American Museum Novitates* 323: 1–13.
- Simpson, G.G. 1933. The "Plagiaulacoid" type of mammalian dentition. *Journal of Mammalogy* 14: 97–107.
- Sinclair, W.J. 1906. Marsupialia. En: *Reports of the Princeton University Expeditions of Patagonia 1896–1899. Mammalia of the Santa Cruz Beds. IV (III)*. Pierpoint Morgan-Princeton University, Princeton, 333–460.
- Vucetich, M.G., Mazzoni, M.M. y Pardiñas, U.F.J. 1993. Los roedores de la Formación Collón Cura (Mioceno Medio), y la Ignimbrita Pilcaniyeu. Cañadón del Tordillo, Neuquén. *Ameghiniana* 30: 361–381.

doi: 10.5710/AMGH.v48i3(408)

Recibido: 25 de agosto de 2010

Aceptado: 12 de junio de 2011