

José F. Bonaparte - Laura A. Migale

PROTOMAMÍFEROS Y MAMÍFEROS MESOZOICOS

de América del Sur



Museo Municipal
de Ciencias Naturales
"Carlos Ameghino"

Mercedes - Buenos Aires - Argentina

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

**PROTOMAMÍFEROS
Y MAMÍFEROS
MESOZOICOS**
de América del Sur

PROTOMAMÍFEROS Y MAMÍFEROS MESOZOICOS

de América del Sur

José F. Bonaparte
Laura A. Migale

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA



PROTOMAMÍFEROS Y MAMÍFEROS MESOZOICOS *de América del Sur*

Autores: José F. Bonaparte y Laura A. Migale.

Diseño gráfico: Mariano Masariche.

Ilustración de tapa: Jorge Blanco.



Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas

CEBBAD - Instituto Superior de Investigaciones - Universidad Maimónides

Hidalgo 775 P. 7º - Ciudad Autónoma de Buenos Aires

(54) 11-4905-1100 int. 1228 / www.fundacionazara.org.ar

Tercera edición

Impreso en Argentina - 2015

Se ha hecho el depósito que marca la ley 11.723. No se permite la reproducción parcial o total, el almacenamiento, el alquiler, la transmisión o la transformación de este libro, en cualquier forma o por cualquier medio, sea electrónico o mecánico, mediante fotocopias, digitalización u otros métodos, sin el permiso previo y escrito del editor. Su infracción está penada por las leyes 11.723 y 25.446.

El contenido de este libro es responsabilidad de su autor.

Bonaparte, José Fernando,

Protomamíferos mesozoicos de América del Sur / Bonaparte, José Fernando ; Laura Migale. - 3a ed ampliada. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2015.

254 p. ; 24 x 17 cm.

ISBN 978-987-3781-25-4

1. Paleontología. I. Migale, Laura II. Título
CDD 560

PRÓLOGO

Esta nueva edición tiene dos motivaciones trascendentes para los temas paleobiológicos tratados que nos han parecido indispensables incorporarlos para mantener actualizadas las interpretaciones sobre el origen de los mamíferos ocurrido a fines del Triásico Superior y también incorporar descubrimientos recientes de nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia. En el primer tema las revisiones recientes sobre los pequeños “protomamíferos” Brasilodontidae han modificado substancialmente interpretaciones anteriores sobre el supuesto grupo ancestral a los más antiguos mamíferos, lo cual ha jerarquizado aún más la compleja importancia filogenética del registro terápsidos sudamericanos relacionados, de una manera u otra al surgimiento de los mamíferos, tema en el cual los paleontólogos argentinos y brasileños han logrado comunicar hallazgos e interpretaciones de notable significación para este importante tema señalado.

En cuanto a los mamíferos cretácicos se han producido algunos estudios sobre hallazgos no señalados en la primera edición de este libro, especialmente de un notable mamífero del Cenomaniano (Cretácico Superior de Río Negro), descubierto por el notable sabueso paleontológico Dr. Sebastián Apesteguía y colaboradores en 2008 y recién publicado con toda la pompa editorial que merece ese notable espécimen por Guillermo Rougier y colaboradores en *Nature* (2011).

Sin dudas este notable mamífero amplía el registro mamaliano del Cretácico Superior hacia niveles previos a los mamíferos de Los Alamitos y de La Colonia con lo cual se vislumbra el comienzo de una secuencia biocronológica que ampliará en pocos años el historial mamaliano en estas latitudes del ex supercontinente de Gondwana.

Finalmente los nuevos hallazgos del área jurásica de Cerro Cóndor en la Provincia de Chubut aportan muchas complejas evidencias para ser desarrolladas paso a paso por nuestros paleontólogos.

También un notable hallazgo extra sudamericano realizado en el Cretácico Superior de Madagascar, lo citamos brevemente por su eventual significación paleobiogeográfica para evaluar mejor la historia biológica de los mamíferos del Cretácico Superior sudamericano.

José F. Bonaparte

ÍNDICE

7	CAPÍTULO 1	ANTECEDENTES GENERALES
17	CAPÍTULO 2	INTRODUCCIÓN A LOS PROTOMAMÍFEROS
21	CAPÍTULO 3	CINODONTES ANCESTRALES
27	CAPÍTULO 4	SUBCLADO GOMPHODONTA, FAMILIA TRAVERSODONTIDAE Y DIADEMODONTIDAE
45	CAPÍTULO 5	EL SUBCLADO GALESARIA. SUS REPRESENTANTES EN AMÉRICA DEL SUR
59	CAPÍTULO 6	SUBCLADO BRASILODONTA: THITHELEDONTA (IN PART.) KEMP, 2005. LOS "ICTIDOSAURIA"
69	CAPÍTULO 7	CINODONTES TENTATIVAMENTE BRASILODONTIDAE
75	CAPÍTULO 8	SUBCLADO BRASILODONTA. FAMILIA BRASILODONTIDAE
91	CAPÍTULO 9	LA CAJA CEREBRAL DE <i>Brasilitherium riograndensis</i>
105	CAPÍTULO 10	LOS MAMÍFEROS JURÁSICOS DE AMÉRICA DEL SUR
111	CAPÍTULO 11	LOS MAMÍFEROS CRETÁVICOS DE AMÉRICA DEL SUR. CRETÁCIDO INF. <i>Vincelestes neuquenianus</i>
131	CAPÍTULO 12	LOS MAMÍFEROS DEL CRETÁCIDO SUPERIOR DE AMÉRICA DEL SUR
149	CAPÍTULO 13	MAMÍFEROS DE LOS ÓRDENES TRICONODONTA Y SYMMETRODONTA
163	CAPÍTULO 14	LOS MAMÍFEROS MERIDIOLESTIDA DEL CRETÁCIDO SUPERIOR DE PATAGONIA
187	CAPÍTULO 15	ORDEN MERIDIOLESTIDA? FAMILIA? CASAMIQUELIDAE BONAPARTE 2002
195	CAPÍTULO 16	COMENTARIOS MÁS DESTACADOS
203	CAPÍTULO 17	LAS EXPLORACIONES
213		BIBLIOGRAFÍA

ANTECEDENTES GENERALES



Fig. 1-1. José F. Bonaparte y Don Victorino Herrera en el Co. Cacheuta trabajando en la extracción de un laberintodonte.

En este capítulo presentamos una muy breve reseña de una cantidad de factores y hechos no sólo paleontológicos que han condicionado y alentado la dedicación de JFB desde sus comienzos al presente.

Cuando en 1959 Osvaldo A. Reig organizó la 1ª. Expedición Paleontológica a la localidad fosilífera triásica de Ischigualasto, en la Provincia de San Juan, comenzó a abrirse un amplio, novedoso y fructífero horizonte en los estudios de paleovertebrados en Argentina.

Tradicionalmente dedicados a los mamíferos cenozoicos desde los años del Dr. Francisco Javier Muñiz (1830 aprox.), los pocos paleontólogos argentinos o radicados en Argentina, como Florentino y Carlos

Ameghino, G. Burmeister, A. Cabrera, N. Cattoi, L. Kraglievich, R. Pascual, M. Dolgopol de Saenz, y A. Castellanos, se dedi-



Fig. 1-2. Dr. Osvaldo A. Reig. Organizó la primera expedición paleontológica argentina a la rica localidad fosilífera de Ischigualasto en la provincia de San Juan en 1959. Tomado de Wikipedia.

caron al estudio de los mamíferos cenozoicos. Asimismo, las diversas expediciones paleontológicas del American Museum de New York, el Field Museum de Chicago, de la Princeton University de Philadelphia realizadas a Patagonia entre fines de siglo XIX y principios del siglo XX, centraron el grueso de sus estudios y exploraciones en el Cenozoico de Argentina, atraídos por los relevantes descubrimientos y estudios de los hermanos Ameghino. Poca atención, comparativamente, se prestó al estudio de los vertebrados cretácicos, excepto aquellos de Lydekker (1893), Smith Woodward (1896, 1901) y von Huene (1929), propiciados por el Museo de La Plata, los que revelaron la potencial diversidad de las faunas terrestres sudamericanas de esa época.

Para el Jurásico, sólo un estudio del Dr. Ángel Cabrera de un saurópodo fragmentario de ese período (Cabrera, 1943), alertaba sobre la existencia de dinosaurios jurásicos en este subcontinente. Y para el Triásico, también fue el Dr. A. Cabrera (1944) que comunicó la presencia de “reptiles” mamíferoides, terápsidos, en el Triásico de San Juan y de anfibios laberintodontes en el Triásico de Mendoza.

De tal modo, aún cuando existían evidencias y estudios de vertebrados mesozoicos en nuestro país y en Brasil, no superaron la etapa inicial caracterizada por estudios ocasionales resultantes de hallazgos aislados, sin un plan de continuidad destinado a coleccionar y estudiar los vertebrados

terrestres de algunos de los períodos del Mesozoico.

Las expediciones de F. von Huene, de la Universidad de Tubingen al Triásico del sur de Brasil (1928, 1935, etc.) son una excepción a ese enunciado, ya que culminaron con el logro de una amplia colección (hoy en Tubingen) y un extenso estudio publicado en Alemania entre 1935 y 1942.

El pleno funcionamiento del CONICET, creado en 1955, posibilitó las expediciones paleontológicas organizadas por O. A. Reig en 1959 y 1960, y su ulterior continuación anual bajo la dirección del autor, iniciándose así trabajos metódicos y continuados de la exploración e investigación de vertebrados tetrápodos mesozoicos en Argentina y Brasil, los que se prolongaron hasta 2002, incorporando trabajos conjuntos con los colegas brasileros, Dr. Jorge Ferigolo, Mario Costa Barberena y sus discípulos de la Universidad Federal de Río Grande do Sul dirigidos por el Dr. C. M. Schultz.

La 1ra. expedición al Triásico de Ischigualasto dirigida por O. A. Reig en 1959 se organizó desde la entonces Escuela de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Tucumán, y conjuntamente desde la Fundación M. Lillo de la misma Universidad. El entomólogo Dr. Abraham Willink que dirigía esas reparticiones de la UNT., facilitó y apoyó la iniciativa de O. A. Reig que, aunque financiada por el Conicet, requería diversos aspectos logísticos para su realización. El apoyo del Dr. Willink fue decisivo para la continuidad de esos planes paleontológicos.

La citada 1ª Expedición contó con la presencia de un avezado coleccionista de fósiles, el Sr. Galileo J. Scaglia, por entonces Director del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata, por el autor, que en ese tiempo estaba al frente del Museo de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino” de Mercedes (Prov. de Buenos Aires), y otro personal auxiliar como chóferes, un cocinero, el baqueano Don Victorino Herrera y su hijo, un coleccionista de botánica Sr. Cuezzo



Fig. 1-3. El Dr. Ángel Cabrera fue el primer científico del Museo de La Plata que dio a conocer cinodontes triásicos y saurópodos del Jurásico Medio.

y otro de zoología, Sr. José M. Gómez, y el geólogo del Instituto de Geología de Jujuy Dr. Rogelio Bellmann. Todos ellos, total o parcialmente, colaboraron en la búsqueda y extracción de fósiles que con cierta frecuencia se descubrían en los extensos afloramientos de la Formación Ischigualasto.

La iniciativa de O. A. Reig de realizar trabajos paleontológicos en el Triásico del noroeste argentino no fue motivado por los trabajos de Cabrera (1943) que describió los primeros terápsidos triásicos de esa región, sino por la expedición paleontológica del Museum of Comparative Zoology (Harvard University), dirigida por el renombrado paleontólogo norteamericano Dr. Alfred S. Romer, que logró una muy amplia colección en 1958, la casi totalidad de ella depositada en el Museum of Comparative Zoology, excepto el material tipo del dicinodonte *Ischigualastia jenseni* que fue ingresado en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires, de acuerdo al convenio establecido entre las citadas instituciones.

Los materiales coleccionados en la "expedición Reig" de 1959 fueron variados e importantes, incluyendo los holotipos de *Saurosuchus galilei* Reig y *Proterochampsia barrionuevoi* Reig, cuya descripción preliminar fue apurada por Reig, y publicada en la Revista de la Asociación Geológica Argentina tomo XIII, (Diciembre, 1958), aunque en verdad la publicación apareció a principios de 1960!!, por cuanto se expresa al fin del trabajo que el manuscrito fue recibido en Diciembre de 1959. Poco tiempo después, en 1960 y también alentado por Reig, Rodolfo Casamiquela publicó la noticia sobre dos nuevos aetosaurios de Ischigualasto, también colectados durante la "expedición Reig". Felizmente esta carrera paleontológica para adelantarse a los estudios del Prof. A. S. Romer se realizó con buen nivel académico y, afortunadamente, mostró continuidad temática por esos autores, a los que se sumó el autor en 1962 con la publicación sobre el cinodonte traversodóntido *Exaeretodon frenguelli*, también alentado por O. A. Reig.



Fig.1-4. El Dr. Joaquín Frenguelli, incansable investigador en áreas de paleontología y estratigrafía de nuestro país.

En 1960 O. A. Reig organizó una nueva expedición a la localidad Triásica de Ischigualasto, también con el apoyo financiero del CONICET y la amplia colaboración del director de la Fundación-Instituto Miguel Lillo, el Dr. Abraham Willink. Esta vez la expedición fue conjunta, al menos teóricamente, con los museos de La Plata y de Buenos Aires, aunque toda la organización logística estuvo a cargo del autor, ya que Osvaldo se había incorporado a la Universidad Nacional de Buenos Aires. Representando al Museo de La Plata participó Rodolfo Casamiquela, al Museo Argentino de Ciencias Naturales la Dra. Noemí Cattoi y el técnico Orlando Gutiérrez, y al Museo de Mar del Plata, su director Sr. Galileo J. Scaglia. Los 45 días de campo fueron realmente memorables, con la participación del topógrafo Sr. Sisti, del Instituto de Geología de Jujuy, que se ocupó de levantar un mapa topográfico de la Hoyada de Ischigualasto a fin de registrar con cierta exactitud los lugares de los hallazgos. También en esta oportunidad hubo un cocinero, ayudantes de campo, Don Victorino Herrera y su hijo, y debutó el joven Martín Vince, un jardinero de la Fundación Lillo, que resultó ser el principal ayudante técnico del autor durante más de 20 años y que dejó sus rastros en el quehacer paleontológico de nuestro país, el más notable de ellos el hallazgo de *Vincelestes*, que se comenta más adelante.

Esta expedición fue muy fructífera en hallazgos de terápsidos, entre los cuales el gru-

po de los Cynodontia superaba en número y calidad al de los Dicynodontia. Al finalizar la expedición O. A. Reig me anunció que todo el material colectado sería depositado en los Museo de La Plata y Buenos Aires, lo cual generó una fuerte reacción, bastante memorable por cierto, y que finalmente terminó en una distribución equitativa del material entre las tres instituciones, incluyendo la Fundación-Instituto M. Lillo.

Durante la 1ª y 2ª Expedición a Ischigualasto se colectó abundante material de cinodontes, el grupo ancestral a los mamíferos, especialmente de las familias Traversodontidae y Chiniquodontidae, grupo que, a sugerencia de O. A. Reig debía ser estudiado por el autor, ya que otros grupos de tetrápodos fósiles como los Rauisuchidae y los Aetosauria serían estudiados por él y por Casamiquela respectivamente.

Desde 1961 en adelante debido a la incorporación de O. A. Reig a la Universidad Nacional de Buenos Aires el autor se ocupó de organizar un viaje prolongado (de unos 45 días) cada año, no sólo a la localidad de Ischigualasto, sino también a otros muchos afloramientos de rocas continentales triásicas del Oeste Argentino desde La Rioja a la zona de San Rafael en la Prov. de Mendoza. Esos viajes de exploración paleontológica dieron oportunidad de descubrir materiales novedosos en La Rioja, San Juan, San Luis y Mendoza, entre los que merece señalarse la fauna de arcosaurios y terápsidos de la sección superior de la Formación Los Colorados; el más antiguo (y único hasta ahora) dinosaurio ornitiscuio en las cercanías del Cerro Las Lajas, unos 100 km. al norte de Ischigualasto y procedente de la Formación homónima; la asociación de pterosaurios y peces ganoideos en el Cretácico Inferior de la Provincia de San Luis; la fauna de terápsidos del sector superior de la Formación Puesto Viejo (en donde el Dr. E. González Díaz descubrió los primeros ejemplares); la fauna de terápsidos del sector medio de la Formación Río Mendoza al pie del Cerro Bayo de Potrerillos, Mendoza.

En 1964 el Profesor A. S. Romer de Harvard visitó otra vez la Argentina para realizar exploraciones paleontológicas en busca de vertebrados, esta vez de edad permotriásica. Para ello se concertó un convenio entre el Museo de La Plata y el Museum of Comparative Zoology. Después de varias semanas de infructuosas exploraciones en depósitos pérmicos de La Rioja (Formaciones Patquía y La Colina), el Prof. Romer y su gentil e incansable esposa Ruth, visitaron brevemente la Fundación-Instituto M. Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, en la ciudad de Tucumán, para conocer el material triásico colectado por Reig y por el autor desde 1959 y años subsiguientes.

Establecimos así una relación muy fructífera con este destacado paleontólogo que en esos años era Director del Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard.

Hoy creo que su visita estuvo destinada, al menos en parte, a conocerme antes de comenzar sus exploraciones en la región oriental de la Cuenca Triásica de Ischigualasto - Villa Unión, especialmente por cuanto los trabajos exploratorios del autor se venían realizando en la misma cuenca, pero en el sector occidental de la misma.

El hecho muy destacable es que, después

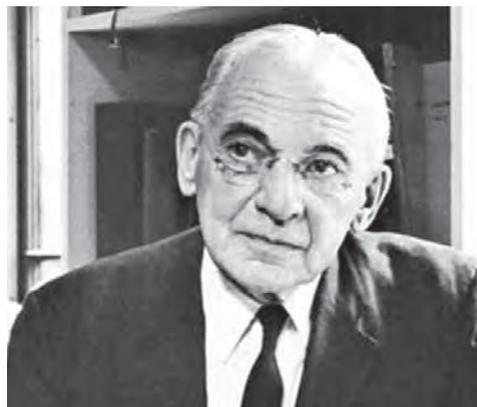


Fig.1-5. El Prof. Dr. Alfred Sherwood Romer, eminente paleontólogo de la Universidad de Harvard, que alentó las investigaciones de faunas triásicas de nuestro país.

de la visita a Tucumán, a pocos días de iniciar sus exploraciones en el labio oriental del sinclinal de Ischigualasto - Villa Unión, realizó el notable hallazgo de la fauna de arcosaurios y terápsidos de Los Chañares, por intermedio de sus muy eficaces ayudantes Sres. James "Jimmy" Jensen y Arnold "Arnie" Lewis.

El entusiasmo que generó este hallazgo llevó a los responsables del Museo de La Plata en el convenio paleontológico Harvard - La Plata, a publicarlo en importantes diarios de Buenos Aires, resaltando la notable preservación de los fósiles hallados, el alto número de ejemplares coleccionados y la potencial significación científica, de nivel internacional, del citado descubrimiento. La noticia causó estupor en las autoridades provinciales de La Rioja que desconocían totalmente la existencia del convenio y, menos aún, que se llevaría a cabo en su provincia. El entonces Gobernador Sr. Caminos no demoró su reacción y ordenó incautar la totalidad del material fósil depositado temporariamente en Samay Huasi, la residencia de Joaquín V. González donada a la Universidad Nacional de La Plata, y que servía de "cuartel general" de la expedición Romer.

Después de intensas gestiones de renombrados profesores de la Universidad Nacional de La Plata para rescatar el material incautado y ante la firme negativa del gobernador, alguien comentó que el Sr. Caminos era un rotario, o sea un miembro del Rotary Club internacional, lo cual hizo renacer las esperanzas de una solución al delicado problema de la incautación de los fósiles. Un rotario de la Universidad Nacional de La Plata entrevistó al Sr. Caminos y todo el material incautado fue remitido a Harvard.

Del innumerable material coleccionado por Romer en Los Chañares (algo más de 150 ejemplares), regresaron a nuestro país sólo los ejemplares tipos, aproximadamente 14 especímenes, remitidos primero al Museo de La Plata y luego de intensas gestiones a la entonces Universidad Provincial de La Rioja.

A raíz de la inmensa colección lograda por el grupo del Prof. Romer, el autor dedicó parte de sus exploraciones paleontológicas de 1965, 1966, 1968 y 1969 a tratar de lograr una buena y representativa colección de vertebrados fósiles de Los Chañares, no para adelantarnos en su estudio al Prof. Romer sino para disponer de una colección de tetrápodos del Triásico Medio, de antigüedad mayor que la de la fauna de Ischigualasto, y en la que eventualmente podían encontrarse formas vinculadas y ancestrales a las especies de Ischigualasto. Y también, seguramente, alentado por un espíritu nacionalista en la tenencia de colecciones paleontológicas de nuestro país. Al cabo de esos años, y también en años posteriores en colaboración con el área de Paleontología del Museo Antropológico de la citada universidad riojana representada por el Prof. José A. Pumares y ayudantes, se había logrado una amplia colección de tetrápodos de Los Chañares, tanto para la Fundación-Instituto Lillo de Tucumán como para la citada área de Paleontología de La Rioja.

La colección de Tucumán, fue hábilmente preparada por el técnico y amigo Sr. Martín Vince, secundado por Juan Carlos y Jorge Leal. Esta colección resultó ser tan o más importante que la lograda por el Prof. Romer en 1964.



Fig. 1-6. El técnico del CONICET Sr. Martín Vince, durante sus extensas tareas de preparación con lupa de la colección de pequeños reptiles de Los Chañares.

Para 1975 los descubrimientos de reptiles mamíferoides efectuados en Ischigualasto, Los Colorados, Los Chañares, Potrerillos y Puesto Viejo sumaban numerosos ejemplares de variada procedencia estratigráfica, desde la sección inferior del Triásico Medio hasta las postrimerías del Triásico Superior.

Los mejor representados fueron los cinodontes, sean carnívoros-insectívoros (familias Cynognathidae, Chiniquodontidae, y Probainognathidae) u omnívoros-herbívoros de la familia Traversodontidae, estos últimos muy abundantemente representados.

Los afanes del autor por estudiar los cinodontes de Argentina fueron alentados por O. A. Reig en 1960, por lo que después de estudiar el cráneo y mandíbulas de *Exaeretodon* (Bonaparte, 1962) continué los trabajos con este grupo de terápsidos que presenta estrechas vinculaciones con los más primitivos mamíferos, planteando interesantes problemas sobre interpretaciones evolutivas entre uno y otro grupo.

Por razones especiales y a invitación del Dr. Jorge Ferigolo de la Fundação Zoobotânica de Porto Alegre, Brasil, al autor trabajó durante 2 años (1998-99) en esa institución como Investigador Visitante de CNPq. de Brasil (Conselho Nacional de Pesquisas y Desenvolvimento Científico), en parte atraído por los numerosos hallazgos de terápsidos triásicos efectuados desde 1928 en ese Estado del sur de Brasil por el

paleontólogo alemán F. von Huene y luego por Mario Costa Barberena, sus ayudantes y discípulos. En una de las excursiones paleontológicas realizada con Ferigolo, y la bióloga Ana María Ribeiro, el autor tuvo la suerte de encontrar 3 fragmentos craneanos con algunos dientes, de muy pequeños cinodontes, en un minúsculo afloramiento rodeado de pastizales, al lado de la ruta muy transitada que va de Candelaria a Santa María, en la localidad conocida como Sesmaria do Pinhal. Trabajos posteriores en este reducido lugar resultaron ser muy productivos, lográndose una buena colección de cinodontes y esfenodontes que hoy forman parte de las colecciones de la citada Fundação y de la Universidad Federal de Río Grande do Sul.

Durante una de las excursiones en busca de vertebrados fósiles realizadas desde la Fundação Zoobotânica de Porto Alegre, RS, dirigidas por el Dr. Ferigolo, visitamos al Padre Daniel Cargnin, excelente coleccionista de vertebrados fósiles y ejemplar persona, que en 1999 estaba a cargo de la parroquia de la apartada localidad de Nuovo Trevinho. El Padre Cargnin informó al Dr. Ferigolo

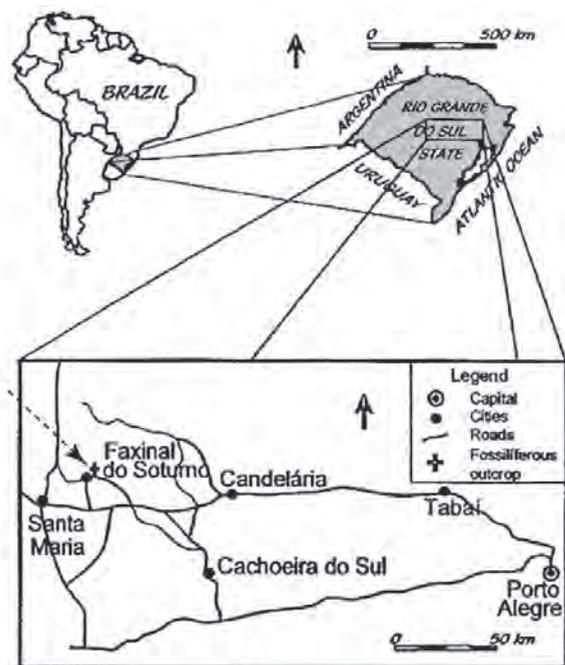


Fig.1-7. Mapa de ubicación de la localidad fosilífera de Faxinal do Soturno.

de una localidad fosilífera reconocida por él, en la cual encontró diversos huesillos blancos, muy pequeños. Se trataba de la cantera abierta para extraer rocas apropiadas para rellenar caminos nuevos, existente a 1,5 km. de la ciudad de Faxinal do Soturno.

Resultó ser una excepcional localidad fosilífera con esfenodontes, procolofónidos, cinodontes brasilodóntidos y tritheledóntidos, dinosaurios saurisquios primitivos y un pequeñísimo pterosaurio. Con Ferigolo y Ana M. Ribeiro se logró, en 1999, una buena colección de casi todos los grupos citados.

Posteriormente, en viajes realizados en 2000 y 2002, financiados por la National Geographic Society, se realizaron dos viajes de 40 días cada uno, principalmente a la cantera de Faxinal do Soturno, lográndose cráneos y mandíbulas completos de esfenodontes, cinodontes brasilodóntidos y tritheledontides, algunos pocos materiales de procolofónidos, restos aislados de muy pequeños arcosaurios indeterminados, y gran parte del esqueleto articulado del primitivo "saurisquío" *Guaibasaurus candelariensis*.

En 2000, después de trabajar en la localidad de Faxinal do Soturno, acompañados por el Profesor Dr. Mario Costa Barberena, visitamos la localidad de Sesmaria do Pinhal, en las cercanías de Candelaria, de donde se habían extraído importantes materiales en compañía del Dr. Ferigolo en 1999. A poco de iniciar las excavaciones en esta rica localidad recibimos la poco grata visita de un juez de Candelaria, que tras preguntarnos si teníamos autorización para trabajar en la extracción de fósiles nos dió 5 minutos para desalojar el lugar. Las explicaciones del Profesor Barberena sobre el derecho de la Universidad Federal de Rio Grande do Sul para realizar ese tipo de trabajos en todo el citado Estado, y el hecho que desde hace 30 años esa Universidad realiza colecciones de fósiles en la región sin haber sido impedidos nunca por particulares o autoridades, no fueron suficientes ante la firme determinación del Juez.

Para los trabajos del año 2002 se consiguió una autorización especial de la Dirección Nacional de Producción Mineral (DNPM)



Fig. 1-8. Trabajos de campo en la rica localidad fosilífera de Faxinal do Soturno. Triásico Superior del Estado de Rio Grande do Sul, Brasil, realizados entre 1998 y 2005.

para realizar colecciones de fósiles; fuimos a visitar al mismo Juez que nos desalojó de Sesmaria do Pinhal, y trabajamos sin ser molestados.



Fig.1-9. Estudio de las tomografías de *Brasilitherium* por medio del profesor Dr. Wolfgang Maier y la Dra. Irina Ruf de la Universidad de Tübinghen, en 2006, con la ayuda de la Fundación Humboldt.

En la Argentina y especialmente en la provincia de Río Negro se realizaron descubrimientos muy trascendentes entre 1983 y 2000 en la localidad de Los Alamitos, Cretácico Superior. Las intensas búsquedas de los microscópicos dientes de mamíferos de esa localidad se realizaron con numeroso personal asistente y con el continuado apoyo de la Nacional Geographic Society.

Aparte de la importancia del hallazgo de mamíferos cretácicos en nuestro medio, a poco de realizar los primeros estudios nos dimos cuenta que estábamos ante una evidencia notable de la gran diversidad de mamíferos que existieron en Argentina y muy probablemente en toda América del Sur, los que nos han indicado la existencia de una gran radiación de mamíferos Gondwánicos, principalmente driolestoides, multituberculados, triconodontes y simetrodotes.

En la actualidad y después de los estudios que hemos publicado de las distintas especies de Los Alamitos, nos hemos dado cuenta que en el Hemisferio Sur prosperaron variadas faunas de mamíferos muy diferentes a los que se conocen de la misma época en el Hemisferio Norte, lo cual sirve para demostrar que la evolución de los mamíferos fue mucho más compleja de lo que se conocía hasta ahora.

Por cuanto estos mamíferos están representados solamente por dientes aislados su conocimiento detallado es, por cierto muy limitado no obstante, su antigüedad relativa en el Cretácico Superior y su estrecha asociación con dinosaurios saurópodos, ornitópodos y terópodos nos demuestran fuera de toda duda su antigüedad. Ameghino creyó que los mamíferos más antiguos de Patagonia dados a conocer por él habían convivido



Fig. 1-10. Búsqueda superficial de restos de los pequeños mamíferos en los niveles inferiores de la formación Los Alamitos, Ea. Los Alamitos, zona de arroyo Verde, provincia de Río Negro.



Fig.1-11. Extracción de restos de un dinosaurio ornitópodo en los niveles inferiores de la formación Los Alamitos. Esta fue la última visita realizada por el autor a esta localidad en enero de 2007.

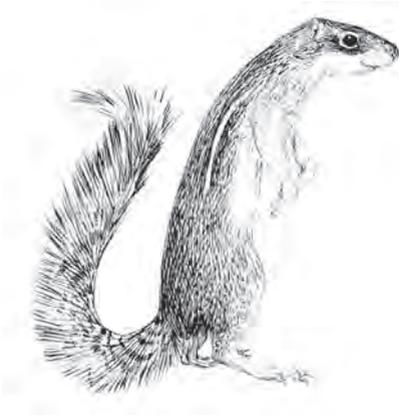
con los dinosaurios, ideas que fueron superadas cuando se reconoció que los supuestos dinosaurios eran en realidad dientes de cocodrilos. De alguna manera los hallazgos de Los Alamitos reviven los postulados de Ameghino aunque con bases diferentes y mejor documentadas.

En la actualidad (2013) diversos descubrimientos de mamíferos cretácicos han sido realizados por el equipo de colaboradores del Dr. G. Rougier, de la Universidad de Lousville, USA., alentando así el intenso desarrollo local de este importante tema.



Fig. 1-12. Reyna Carrasco y Juan J. Bonaparte, en uno de los frecuentes viajes paleontológicos en los que acompañaron al autor.

INTRODUCCIÓN A LOS PROTOMAMÍFEROS



En este capítulo introductorio al tema de los cinodontes Triásicos, hemos querido brindar una mínima información sobre las subdivisiones del Periodo Triásico, que muestran una amplitud considerable entre ellos, con el Triásico Superior más extenso que el Triásico Inferior y Triásico Medio juntos. También un mapa que muestra al Súpercontinente de Pangea en los tiempos Triásicos; que por su continuidad física habría permitido una gran distribución geográfica a los distintos grupos de tetrapodos. Asimismo se incluye un cladograma sobre el clado de cinodontes Epi-cynodontia y los tres subclados que lo integran. Finalmente ilustramos el cladograma de Hopson y Kitching (2001) realizado unos años antes de los descubrimientos del Sur de Brasil, (Bonaparte *et al.* 2003, 2005, etc.), razón por lo que no fueron analizados los 4 géneros de la Familia Brasilodontidae. También reproducimos parte de un reciente cladograma de Luo (2007), en el que se incluye

a *Brasilithterium* como el grupo hermano de los primeros y mamíferos más basales.

El detallado estudio del origen de los mamíferos es un amplio y complejo tema relacionado y comprometido con diversas líneas de investigaciones como la bioestratigrafía, paleogeografía, cronología y especialmente con anatomía comparada y evolución de los vertebrados. Tiene además un singular atractivo porque nos interesa profundamente conocer nuestros remotos orígenes y saber cómo se fueron definiendo anatómicamente y funcionalmente los principales rasgos físicos y de comportamiento que nos diferencian del resto de los seres vivos.

Por cuanto esa variada información, de alta complejidad por cierto no está totalmente a nuestro alcance para tratarla en amplitud, la finalidad de este libro es presentar las evidencias que el registro fósil de Argentina y Brasil posee para contribuir al conocimiento de ese complejo escenario evolutivo del surgimiento y evolución de los mamíferos.

Especialmente en años recientes, desde 1998, los descubrimientos que hemos realizados en el Triásico Superior de Brasil y Argentina han generado interpretaciones novedosas sobre el grupo ancestral a los mamíferos, tema que ha permitido a los paleontólogos sudamericanos participar de una temática novedosa, no cultivada en nuestras latitudes con anterioridad por falta de hallazgos relevantes.

Antes de entrar en el tema de los “protomamíferos” del Triásico Superior de estos países hemos creído importante brindar alguna información básica sobre el Período Triásico de Argentina y Brasil, en cuyo escenario se habrían diferenciado los primeros mamíferos.

En primer lugar debemos señalar que el Triásico de Argentina y Brasil está ampliamente representado por afloramientos de depósitos sedimentarios continentales con restos de vertebrados en los distintos niveles, Triásico Inferior, Medio y Superior de ese notable y rico Período geológico,

realmente excepcional por la diversidad y riqueza biológica que muestran los frecuentes restos de fósiles de plantas y animales.

Poco tiempo antes de iniciarse el Triásico, o sea al finalizar el Pérmico Superior, la Biota continental y marina sufrió una tremenda extinción por el prolongado efecto de erupciones volcánicas (Benedetto, 2010) que contaminaron tanto a las regiones continentales como a los ambientes marinos, ocasionando la extinción del 90% de las especies de esa época. De tal modo, el Triásico Inferior muestra las consecuencias de esa extinción masiva. Lentamente se produjo una recuperación de la Biota pero con amplias manifestaciones de grupos nuevos, frecuentemente más derivado que los que desaparecieron. Por razones diversas y poco conocidas la Biota demostró una recuperación notablemente dinámica y novedosa.

El Período Triásico, con una duración aproximada de 45 millones de años, generó una gran diversidad de nuevas especies en el vasto mundo de la Botánica y de la Zoología. Entre los vertebrados tetrápodos se generaron por primera vez los Anuros, las tortugas (Chelonia), los cocodrilos, los arcosauriomorfos, dinosaurios y los primeros mamíferos. Esta diversidad de taxones que en su casi totalidad han llegado con gran éxito a nuestros días, hace que el Triásico lo consideramos el más prolífico de los Períodos del Mesozoico.

En relación a la historia de los “protomamíferos” que se discuten más adelante, es claro que tienen una larga historia desde principios del Triásico, muy bien documentada en África del Sur y en Argentina y Brasil en particular, tema que tratamos brevemente en el capítulo siguiente.

Vale señalar aquí que los estudios paleogeográficos de nivel continental nos han demostrado que durante el Triásico todos los continentes estaban reunidos en una gran masa continental llamada Pangea, la que desde principios del Jurásico se fue fragmentando, originando el supercontinente de Gondwana en el Sur, y el de Laurasia

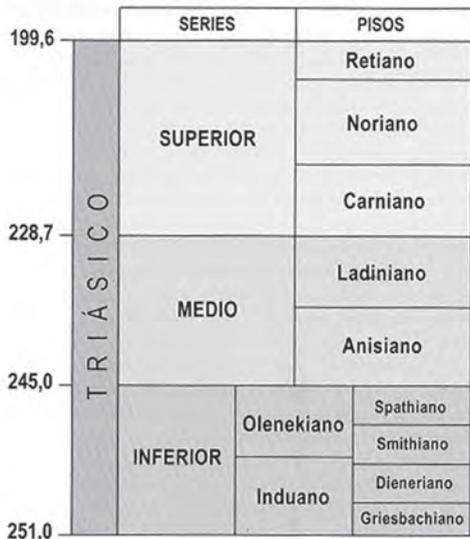


Fig. 2-1. Cuadro cronológico de las distintas subdivisiones del Triásico que generalmente se adopta para las investigaciones geológicas y paleontológicas que se realizan en Argentina y Brasil. Reproducción de Benedetto, 2010.

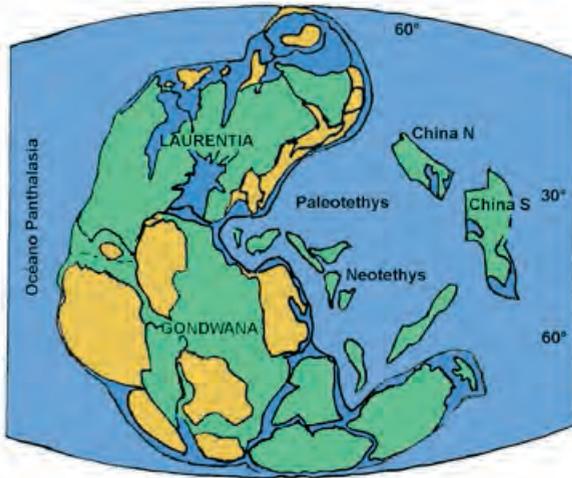


Fig. 2-2. Reconstrucción de la distribución de los continentes actuales para los tiempos PERMO-TRIÁSICOS en que integraban un único súper continente conocido como Pangea. Las características de Pangea, sin aparente barreras para la distribución geográfica de las faunas terrestres condicionó el carácter cosmopolita de los tetrápodos Triásicos, con pocas diferencias regionales.

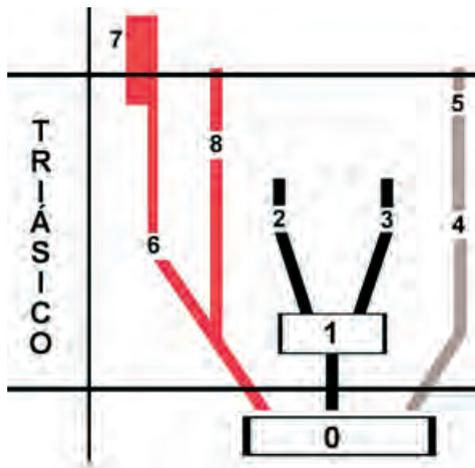


Fig. 2-3. Esquema evolutivo de los cinodontes triásicos supuestamente originados en Procynosúchidos del Pérmico Superior, según lo interpretamos en este libro. Abreviaciones: 0, Procynosuchidae; 1, Galesauridae; 2, Thrinaxodontidae, Cymognathidae; 3, Chiniquodontidae, Probainognathidae; 4, Diademodontidae, Trirachodontidae, Traversodontidae; 5, Tritylodontidae; 6, Brasilodontidae; 7, Morganucodonta.; 8, Tritheledontidae.

en el norte. Dada la notable influencia de la Paleogeografía en la evolución de la Biota, y especialmente de los mamíferos mesozoicos, más adelante insistiremos estos aspectos paleobiogeográficos.

A fin de mostrar al lector la diversidad de los cinodontes triásicos que se han reunido en el clado Epicynodontia (Hopson y Kitching, 2001), hemos incluido nuestro cladograma de la Fig. 2-3. Allí se marcan los 3 subclados que integran Epicynodontia. Son ellos los Gomphodonts, (en gris); los cinodontes carnívoros reunidos en Galesauria, (en negro), y los pequeños “protomamíferos” en el subclado Brasilodontia, (en rojo), ligados al origen de los primeros mamíferos Morganucodonta.

El cladograma de Hopson y Kitching, (2001), fue realizado varios años antes de conocerse los descubrimientos y primeros estudios de los Brasilodontidae. En el mismo se aprecia muy bien la relación entre cinodontes gonfodontes, en tanto que los cinodontes carnívoros, que en este libro los consideramos como integrantes del subclado Galesauria, se hallan estrechamente ligados a Procynochidae, interpretación que seguimos en nuestra filogenética. No obstante, la posición indicada en el cladograma para *Cymognathus* nos parece poco acertada, según lo explicamos al reseñar ese género.

También hemos querido mostrar aquí un reciente cladograma (Fig 2-5) publicado por Zhe-Xi Luo, en *Nature* (2007), en el cual se adjudica al género brasilero *Brasililtherium*, una posición ancestral al primitivo mamífero *Morganucodon*.

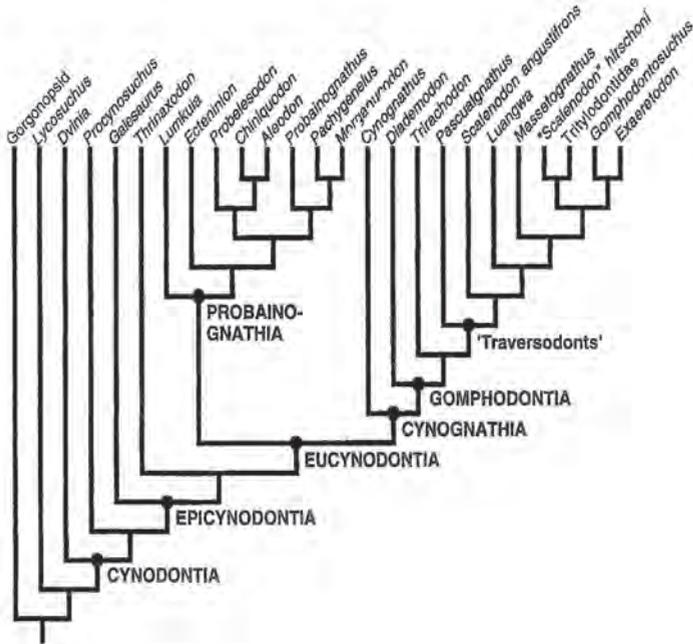


Fig. 2-4. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de los Cynodontia según la metodología cladista. Tomado de Hopson y Kitching, 2001, con pocas modificaciones el autor está de acuerdo con esta clasificación, la cual fue elaborada unos años antes del descubrimiento de los brasilodóntidos, razón por lo que no están incluidos aquí.

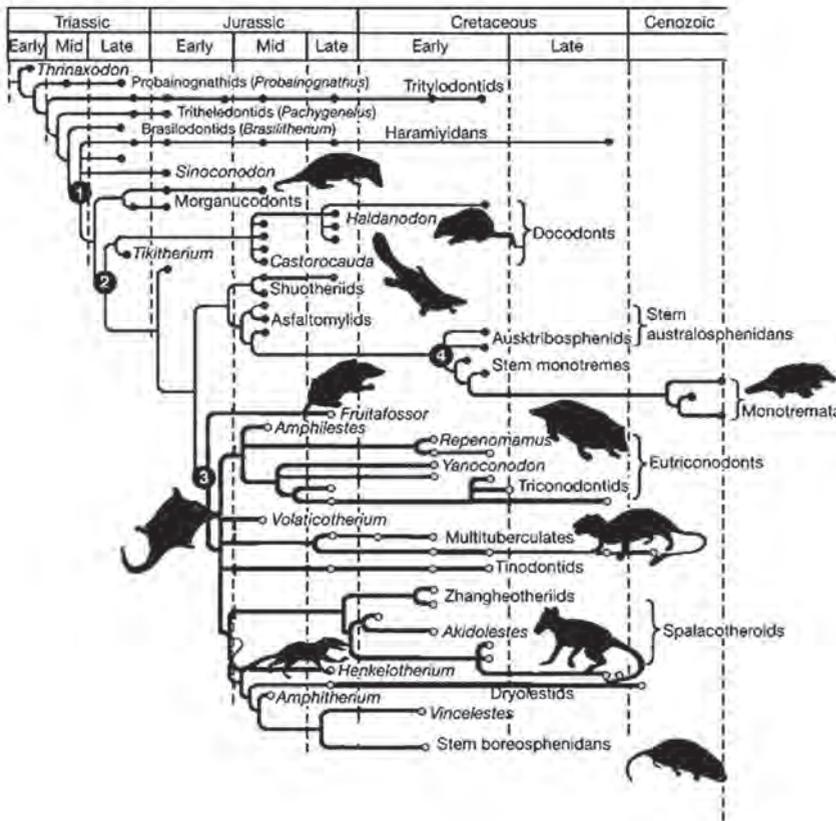
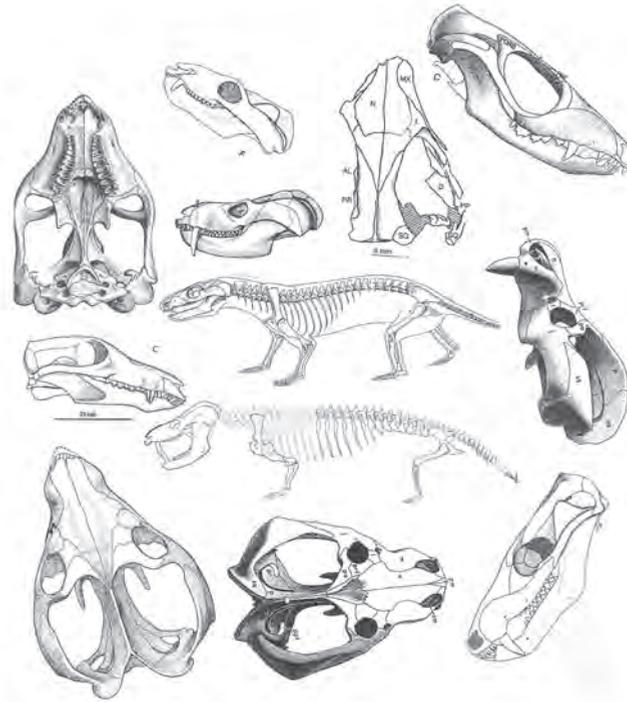


Fig. 2-5. Aquí se muestra la sección superior de un cladograma publicado por Luo (2007), sobre la filogenia de los mamíferos mesozoicos y otros, en el cual se advierte la posición filogenética que dió a los Brasilodontidae, en particular a Brasilitherium, como forma previa al surgimiento de los primeros mamíferos; opinión que compartimos y que hemos anunciado desde los primeros trabajos sobre el tema en 2003. Esta actitud contrasta con la de otros investigadores que siguen con el viejo esquema interpretativo de incluir a Tritylodontidae o a los Trithelodontidae como grupos hermano de los Morganucodontia.

CINODONTES ANCESTRALES



El término “protomamíferos” lo aplicamos informalmente para denominar al conjunto de cinodontes triásicos, formalmente denominados Epicynodontia (Hopson y Kitching, 2001), por sus consonancias mamalianas, y para insistir sobre el desarrollo de muchos caracteres que recuerdan a los mamíferos, en los tres subclados reconocidos por Bonaparte (2012) que son los Galesauria integrado por las familias Galesauridae y Thrinaxodontidae del Triásico Inferior, más las restantes familias carnívoras del Triásico Medio y Superior como Cynognathidae, Chiniquodontidae y Probainognathidae. El subclado Gomphodontia

incluye a las familias omnívoras-herbívoras Diademodontidae, Trirachodontidae y Traversodontidae-Tritylodontidae. Finalmente el subclado Brasilodonta (Bonaparte, 2012) incluye a las familias de hábitos insectívoros y muy pequeña talla Brasilodontidae y Tritheledontidae.

IMPORTANCIA DE LOS CINODONTES DE ARGENTINA Y BRASIL

Los cinodontes de América del Sur representan al conjunto más elocuente y nume-

roso de los “proto-mamíferos” del Triásico Medio y Superior que se conocen en el mundo. Se los ha registrado en la notable secuencia de faunas triásicas conocidas en Argentina y Brasil, las que cubren un espacio de tiempo del orden de los 25 a 30 millones de años, entre el Puestoviejense superior (sector inferior del Triásico Medio) y el Colradense superior (sector medio superior del Triásico Superior). Lamentablemente no disponemos, por ahora de hallazgos de cinodontes del Triásico Inferior que podrían brindar buena información anatómica-evolutiva de los más antiguos cinodontes triásicos de Sudamérica.

La totalidad y los más significativos cinodontes de Argentina y Brasil son mayormente de ese intervalo geocronológico, época en la que el registro de este grupo de terápsidos en África, Asia y Norteamérica es muy incompleto y poco informativo. De tal modo, la historia evolutiva del grupo ancestral a los mamíferos, muy bien representado en África del Sur durante el Pérmico Superior y el Triásico Inferior se interrumpe debido al casi nulo registro en el Triásico Medio y Superior en esas latitudes.

Por ello, los cinodontes sudamericanos llenan un espacio de su evolución, tal vez el más apasionante por su aproximación a la condición mamaliana, con buenos registros de cinodontes diversificados, carnívoros-insectívoros algunos, en tanto que otros ocuparon nichos omnívoros-herbívoros, desde pequeñísimos a tallas considerables, con cráneos de 60 cm. de longitud en el caso de los Traversodontidae.

Curiosamente, casi coincidiendo con la aparición de los primeros mamíferos a fines del Triásico Superior, se manifiesta un buen registro fósil de cinodontes avanzados y de los primeros mamíferos en África del Sur durante el Liásico (Broom, 1912, Crompton, 1958, 1974; Gow, 2001; Sidor y Hancox, 2006) como así en Europa (Kermack y Mussett, 1973; Kermack *et al.*, 1981; Kuehne, 1956; Parrington, 1971; Hahn *et al.*, 1987; Jenkins *et al.*, 1997; Sigogneau Russell, 1983), en

Asia (Young, 1947; Sun, 1984; Crompton y Sun, 1984; Kermack *et al.*, 1981; Luo *et al.*, 2009), y en Norte América (Jenkins, *et al.*, 1988, Sues, 1986), en tanto que para América del Sur no disponemos por ahora, de registro de cinodontes o mamíferos del Jurásico Inferior.

Las asociaciones de tetrápodos triásicos de Argentina y Brasil poseen abundantes terápsidos (Dicynodontia y Cynodontia), como así diversos arcosaurios (Crocodylomorpha, Aetosauria, Rauisuchia, Saurischia, Ornithischia y Pterosauria), además de Chelonia, Sphenodontia, Procolophonia y anfibios laberintodontes.

Los registros de cinodontes de Argentina y Brasil se han encontrado en el sur de Mendoza, área de San Rafael y en el Cerro Bayo de Potrerillos; en la región del Cañón de Talampaya, en el Valle de Ischigualasto y al pie del Cerro Rajado. Por su parte todos los cinodontes brasileños provienen del Estado de Río Grande do Sul, de diversas localidades ubicadas entre las ciudades de Santa María en el oeste y Venancio Aires en el este. Los cinodontes más próximos a la condición mamaliana se los ha registrado en las cercanías de Faxinal do Soturno y en Sesmaría do Pinhal, 8 km. al oeste de Candelaria, RGS, Brasil.

Para relatar los más notables rasgos anatómicos de los cinodontes sudamericanos he creído útil ilustrar y discutir brevemente a su potencial ancestro: *Procynosuchus delaharpeae* del Pérmico Superior de África del Sur. Éste último es, posiblemente, el cinodonte mejor estudiado gracias a los diversos estudios realizados por Kemp (2005).

LA FAMILIA ANCESTRAL

El detallado estudio de Kemp (1979) sobre *Procynosuchus* nos ha demostrado que este taxón del Pérmico Superior de África del Sur posee una cantidad notable de caracteres primitivos que potencialmente son ancestrales a diversos grupos de caracteres

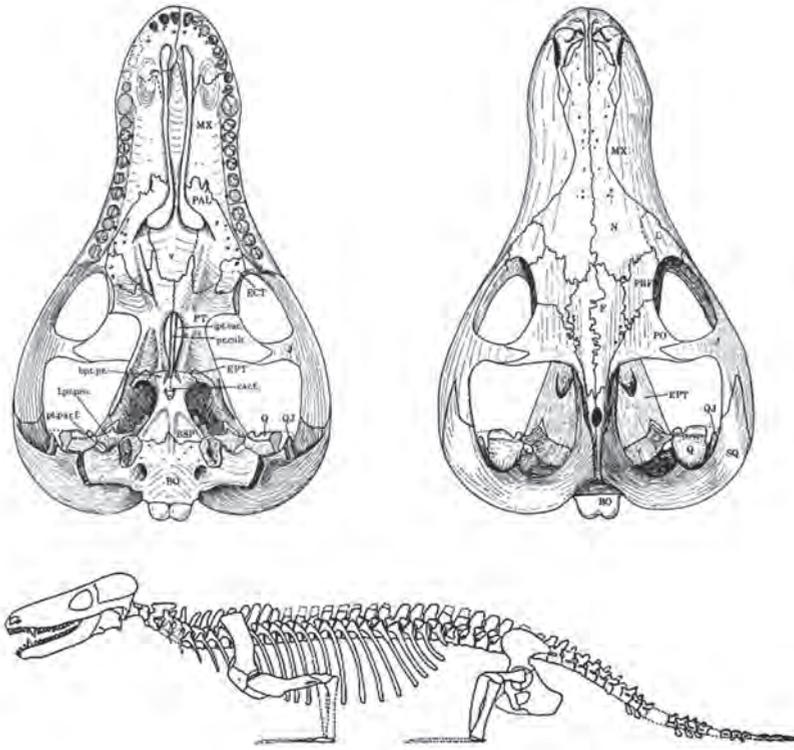


Fig. 3-1. *Procynosuchus*, del Pérmico Superior de África del Sur, que lo consideramos un tipo ancestral de otros cinodontes más avanzados. Vistas del cráneo y reconstrucción del esqueleto tomados de Kemp, 1980.

presentes en el resto de los cinodontes triásicos, y especialmente en los brasilodóntidos y en los más primitivos mamíferos. En relación a estos últimos citamos las aberturas interpterigoideas y los caracteres que las circundan, especialmente en los pterigoideas, la morfología básica de los postcaninos que bien pueden originar a los postcaninos sectoriales de los cinodontes más derivados, y en fin, variados caracteres en las mandíbulas bajas y alargadas con la sínfisis sin fusionar.

También el modelo adaptativo del cráneo, relativamente angosto y alargado con modestas expansiones de la región temporal propician la interpretación que los *Procynosuchidae* habrían iniciado el desarrollo de un tipo adaptativo y cualidades anatómicas

que culminaron en los brasilodóntidos del Triásico Superior y finalmente en los primeros mamíferos como *Sinoconodon* y *Morganucodon* del Jurásico más inferior.

Thrinaxodon liorhinus Seeley 1894 es un cinodonte teóricamente ancestral al resto de los cinodontes del Triásico Medio y Superior pero no a los brasilodóntidos y mamíferos por sus notables caracteres derivados en el paladar primario (Bonaparte, 2011, 2012). Es de tamaño mediano-pequeño, con el cráneo de unos 10 cm. de largo, probablemente de hábitos insectívoro-carnívoros. Fue dado a conocer por Seeley (1894) y procede de niveles correspondientes a la Zona de *Lystrosaurus* de África del Sur y también de la Formación Fremouw de Antártida (Colbert y Kitching, 1977).



Fig. 3-2. *Thrinaxodon liorhinus*, reconstrucción de la vista lateral de cráneo, según Estes 1961, del Triásico Inferior de África del Sur y Antártida.

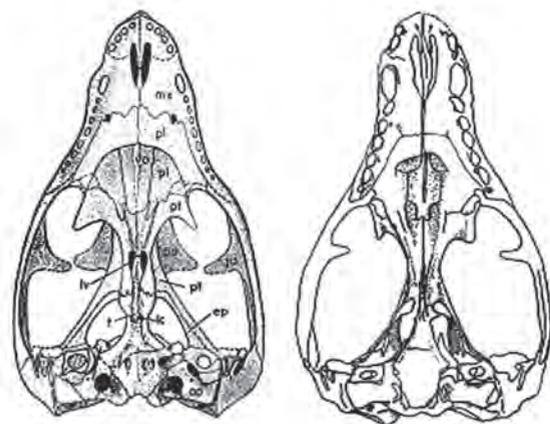


Fig. 3-3. *Thrinaxodon liorhinus*, reconstrucción del cráneo en vista palatina de un ejemplar juvenil, mostrando las vacuidades interpterigoideas (iv), separadas por el paraesfenoides. Reconstrucción del cráneo en vista palatina de un ejemplar adulto, sin evidencia de las vacuidades pterigoideas. Basado en Estes, 1981 y Fourié, 1974.

Thrinaxodon es considerado, generalmente, como el “grupo externo” en los análisis filogenéticos de cinodontes avanzados y primitivos mamíferos (Hopson y Barghusen, 1986, y otros).

Se conocen diversos ejemplares de este primitivo cinodonte cuya dentición, tanto en su morfología como en sus características de reemplazo fueron estudiados en detalle por Osborn y Crompton (1971). El más detallado estudio anatómico de su cráneo fue realizado por Fourié (1974), por medio de secciones transversales muy delgadas que permitieron reconstruir la totalidad del cráneo con finos detalles tridimensionales de la distribución, forma y contactos de todos sus componentes óseos, resultando así en una herramienta básica para comprender las modificaciones operadas en el cráneo de cinodontes del Triásico Medio y Superior.

La dentición superior e inferior es del tipo triconodonte, con 2, 3 y 4 cúspides alineadas,

un cíngulo lingual con varias cúspulas en los postcaninos inferiores, y una morfología similar en los postcaninos superiores pero con el cíngulo ubicado en el lado bucal.

Según Osborn y Crompton (1971) *Thrinaxodon* poseía varias ondas de reemplazo dentario durante la vida de cada individuo, con el tipo alternado de reemplazo. La morfología de su cráneo y mandíbulas es, en términos generales, muy mamiferoide, aunque difiere marcadamente en la distribución de muchos de sus huesos craneanos y mandibulares, y en las relaciones entre ellos. *Thrinaxodon* poseía prefrontal y postorbitario, y sus frontales no participaban de la delimitación de las órbitas.

Durante muchos años *Thrinaxodon* fue considerado un remoto ancestro de la condición mamaliana, pero el estudio comparativo de los Brasilodontidae nos ha demostrado que puede considerarse ancestral al resto de los cinodontes triásicos, excepto los Brasi-

iodonta, por sus caracteres muy derivados del paladar primario, arcada zigomática muy especializada, etc. que los diferencia fuertemente tanto de Brasilodontidae como de los más primitivos mamíferos.

Cynognathus Seeley 1895 es un género bien conocido anatómicamente (Broili y Schroeder, 1934) que caracteriza a los niveles de la llamada "*Cynognathus Zone*", o Biozona de *Cynognathus*, de la secuencia triásica de la bien conocida Cuenca del Karroo de África del Sur. Aunque tradicionalmente considerada del Triásico Inferior por Romer, Kitching y Brink, entre otros, estudios más recientes basados en la distribución global de tetrápodos del Triásico Inferior y Medio (Ochev, Shiskin y Rubidge 1989) consideran que los niveles de la biozona de *Cynognathus*, corresponderían al sector más inferior del Triásico Medio, en tanto que sólo los niveles basales de esa biozona, portadores de *Lystrosaurus* y *Lyddekerina* corresponderían al sector más superior del Triásico Inferior.

Cynognathus minor Bonaparte, 1967 está representado por un único ejemplar conocido de esta especie. Es un cráneo con mandíbulas articuladas, prácticamente completo, procedente de los niveles superiores de la Formación Puesto Viejo (González Díaz, 1965), correspondiente al Puestoviejense Superior (Bonaparte, 1973), edad que corresponde aproximadamente al Anisiano inferior de la escala biocronológica europea. El ejemplar forma parte de las colecciones de paleovertebrados de la Fundación-Instituto M. Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

La identidad genérica del ejemplar de Puesto Viejo con *Cynognathus* de África del sur incluye: a) la posición relativa las órbitas, b) los caracteres y proporciones del hocico, c) la morfología de las crestas parietal y occipital, como así el tamaño proporcional del arco temporal, d) los caracteres de la región occipital, e) la estructura de los dientes postcaninos superiores e inferiores, en cuanto a sus proporciones y distribución de sus cúspides; f) número, caracteres y dispo-

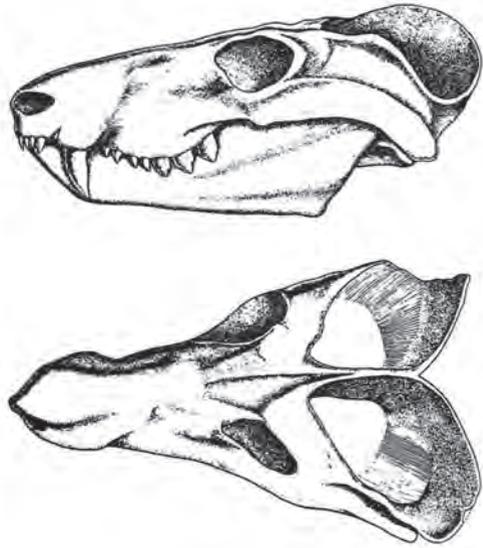


Fig. 3-4. *Cynognathus minor*, Vistas lateral y dorsal de cráneo tipo, procedente de la Formación Puesto Viejo, Mendoza. Depositado en las colecciones paleontológicas de la Universidad Nacional de Tucumán.

sición de los incisivos y caninos superiores; y g) morfología de la región del meato auditivo externo.

Las diferencias específicas observadas por Bonaparte (1967) con *Cynognathus crateronotus* de África del Sur para justificar el reconocimiento de una especie distinta son muy leves pero notorias: el menor número de dientes postcaninos, el borde inferior del maxilar más convexo ventralmente y diferencias en la forma de un reborde vertical que presenta el lacrimal.

Abdala (1996) trató de sinonimizar a *Cynognathus minor*, de Puesto Viejo, con *Cynognathus crateronotus* de África del Sur, pero su fundamentación resultó insuficiente para negar la identidad de la especie de Mendoza, especialmente cuando se desconocen las variaciones ontogenéticas de la especie africana, y de las eventuales variantes de otra naturaleza como sexuales, geográficas y cronológicas. Cuando esas variaciones se conozcan, y se muestre que dentro de ellas puede incluirse a la especie de Puesto Viejo,

recién entonces estaremos en condiciones de proponer una identificación específica.

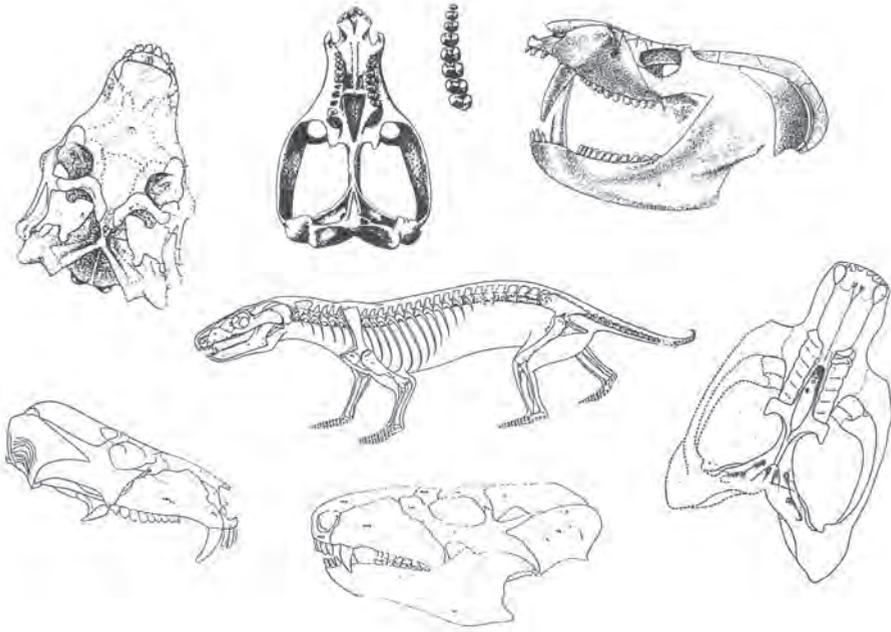
En su momento el descubrimiento de *Cynognathus* en el sur de la Prov. de Mendoza resultó ser un buen argumento a favor de las vinculaciones de faunas terrestres entre África y América del Sur, reafirmando la sostenida continuidad geográfica Afro-sudamericana durante el Triásico.

Este género es parte de la familia Cynognathidae, entidad que después de la revisión de Hopson y Kitching (1972) quedó integrado por sólo unos pocos géneros. Las especies de *Cynognathus* sólo se han registrado en África del Sur, *Cynognathus crateronotus* Seeley, 1895, y en América del Sur, *Cynognathus minor* Bonaparte, 1967. El género ha sido considerado como el "grupo hermano" de los cinodontes gonfodontes (Diademodontidae, Trirrachodontidae y Traversodontidae) por Hopson y Kitching (2001). Dada la condición carnívora extrema que *Cynognathus* presenta en su morfología craneana, con un hocico prolongado armado de grandes dientes cortantes y una región temporal anteroposteriormente breve, es probable que sus vínculos con los cinodontes gonfodontes sean más aparentes que reales. Los caracteres señalados por

Hopson y Kitching (2001) para fundamentar esos vínculos bien pueden ser resultado de evolución paralela, fenómeno frecuentemente observado en la evolución de los Cynodontia (Bonaparte, 2012). Más probablemente cercanos a la condición ancestral de los cinodontes gonfodontes son los trinaxodóntidos y galesáuridos del Triásico Inferior, con sus caracteres generalizados tanto en la morfología general del cráneo como en los caracteres de la dentición. Desgraciadamente poco o nada se conoce de las etapas evolutivas de estas familias de cinodontes de África del Sur y Antártida (Colbert y Kitching, 1977) hacia una condición gonfodonta, para lo cual no sólo se modificó la morfología y funcionalidad de sus aparatos dentarios, sino que también se modificó substancialmente el sistema de reemplazo dentario.

Otros cinodontes menos frecuentes en el registro, como *Permocynodon*, *Leavachia*, *Dvinia*, nos sugieren que el variado número de cinodontes pérmicos bien pudo haber representado el nivel evolutivo de donde se originaron los cinodontes gonfodontes que, con notable éxito, se diversificaron durante todo el Triásico extendiéndose hasta el Jurásico Inferior.

Subclado Gomphodonta
**FAMILIAS TRAVERSODONTIDAE
 Y DIADEMODONTIDAE**
 Traversodontidae. F von Huene, 1936



A l conjunto de los cinodontes Triásicos, denominados Epicynodontia (Hopson y Kitching, 2001), lo hemos considerado integrado por los subclados Brasilodonta, Gomphodonta y Galesauria (Bonaparte, 2012). Los mejor conocidos gomfodontes sudamericanos son los Traversodontidae, en tanto que las restantes familias son casi desconocidas en nuestro continente.

La inclusión de los traversodontidos en este libro sobre “protomamíferos” y mamíferos sudamericanos está dirigida a mostrar la gran “demanda” de caracteres mamalianos que ha tenido la evolución de esta familia sin relación filogenética directa con los

primeros mamíferos. Los traversodontidos también ilustran sobre el cúmulo de caracteres mamalianos desarrollados paralelamente dentro del clado Epicynodontia.

Una de las características distintivas y al mismo tiempo no-mamaliana presente en los subclados Galesauria y Gomphodonta, es la formación de una fuerte cresta ventral integrada por paraesfenoides y ambos pterigoides, ausente en el subclado Brasilodonta y en los propios mamíferos, diferencia que excluye a ellos de su vinculación con los mamíferos.

Es oportuno incluir en este libro una sucinta reseña de los cinodontes de hábitos

omnívoros, herbívoros, agrupados en la familia Traversodontidae. Esta fue reconocida por el paleontólogo alemán Von Huene en 1936, a partir del estudio de un cráneo incompleto del Triásico Superior del sur de Brasil, al que denominó *Traversodon stahleckeri*, aludiendo a sus postcaninos trasversalmente anchos.

Descubrimientos y estudios posteriores, tanto en Brasil y Argentina, como en India, Madagascar y Europa, fueron demostrando que esta variada familia de cinodontes había desarrollado una diversidad de caracteres derivados mamalianos no observada en otros cinodontes gonfodontes. Entre esos caracteres mamalianos resaltan los postcaninos con estructuras especialmente desarrolladas para cortar y luego triturar, condición funcionalmente similar a la desarrollada por mamíferos tribosfénicos, aunque por medio de estructuras distintas.

También el gran desarrollo del dentario en los traversodóntidos del Triásico Superior, y la fuerte osificación del orbitosfenoides y del basisfenoides, formando el piso de la sección anterior de la cavidad cerebral, son otros de los sorprendentes caracteres mamíferoides que desarrollaron los traversodóntidos más derivados.

La variedad de especies registradas se extiende desde formas muy primitivas del sector superior del Triásico Inferior, Formación Río Mendoza, en las cercanías de Potrerillos, en la provincia de Mendoza, hasta el Triásico Superior del sur de Brasil, en la Formación Caturrita, (Andreis *et al.*, 1980). Cubren así un biocrón de aproximadamente 30 millones de años, durante los cuales algunos linajes incrementaron su talla hasta desarrollar cráneos de 60 cm. de largo, en tanto que otros, fueron de talla más conservadora, con cráneos de 8 a 10 cm. de largo y eventualmente más pequeños aún, hasta con cráneos de sólo 3 cm. de largo, registrados pero inéditos aún, en el sur de Brasil.

Los caracteres adaptativos de los traversodóntidos son realmente novedosos entre los cinodontes, especialmente aquellos de

la dentición, que habrían posibilitado un mejor aprovechamiento de la alimentación, con las consiguientes ventajas fisiológicas. Entre los problemas teóricos más atractivos que surgen del estudio de estos cinodontes, se encuentra el origen de la singular dentición que poseen y que en el registro fósil disponible aparece bruscamente reemplazando a una primera dentición de tipo sectorial transversalmente reducida, en forma de abanico en vista lateral y con múltiples cúspides pequeñas en su contorno.

Desconocemos totalmente qué procesos genéticos o embriológicos son los responsables de la generación de dientes transversalmente anchos. De esa manera, los dientes de reemplazo, han caracterizado a las diversas especies de esta familia, aunque desconocemos que fenómenos adaptativos actuaron para la aparición de los típicos dientes gonfodontes.

Evidentemente faltan descubrir nuevas formas que nos brinden nuevas pautas interpretativas para conocer un poco mejor el origen y evolución de estos singulares cinodontes, mayormente registrados en América del Sur pero de distribución casi mundial.

Los traversodóntidos son considerados el grupo hermano de los Tritylodontidae, que a su vez fueron largamente considerados el grupo hermano de los mamíferos (Kemp, 1982), lo cual demuestra el notable desarrollo paralelo de caracteres mamíferoides ocurrido en traversodóntidos – tritylodóntidos y mamíferos.

Andescynodon mendozensis

Bonaparte 1969.

Andescynodon es el más primitivo de los traversodóntidos conocidos hasta el presente, con una compleja génesis de su dentición permanente, poco conocida en su origen. La morfología de sus postcaninos permanentes superiores es transversalmente ancha, pero carecen del filo cortante de orientación anteroposterior, formado por las cúspides labiales y expuesto medialmente, carácter bien definido en traversodóntidos más deri-

vados como *Pascualgnathus*, de Puesto Viejo o las dos especies de *Massetognathus* de Los Chañares.

Andescynodon también es el único transversodóntido que muestra en dos ejemplares juveniles, estudiados por Goñi y Goin (1988), en los que se aprecia la secuencia juvenil de postcaninos transversalmente angostos, con múltiples cúspides en su perímetro, los que son reemplazados de adelante hacia atrás por postcaninos gonfodontes, o sea transversalmente anchos, con una morfología primitiva transversodontoidea.

Andescynodon, con el cráneo de unos 8 cm. de largo, está representado por una notable cantidad de ejemplares, algunos de ellos asociados a mandíbulas y esqueleto postraneano, no estudiados en detalle por ahora, sino sólo de manera preliminar.

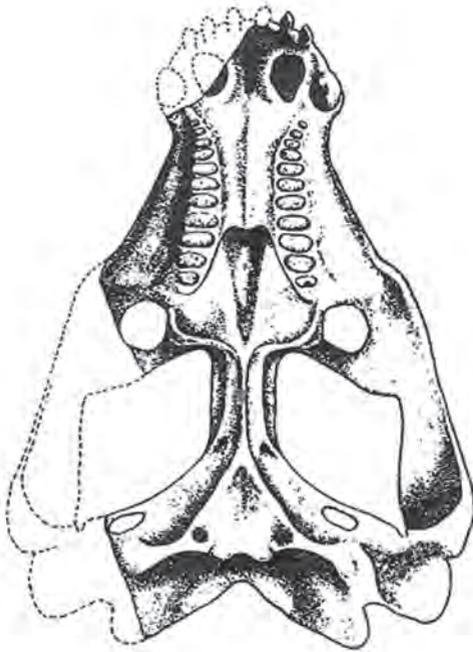


Fig. 4-1 *Andescynodon mendozensis*, vista palatina del ejemplar tipo, de la Formación Río Mendoza, cercanías de Potrerillos, Mendoza. Depositado en la Colección paleontológica del Instituto Lillo de la Univ. Nac. de Tucumán. Largo total del cráneo: 80 mm.

Todos los materiales, depositados en las colecciones del Instituto Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, proceden de un solo lugar, muy reducido, ubicado en una capa de sedimentos finos, intercalado entre los espesos bancos de conglomerados del sector inferior de la Formación Río Mendoza, en el faldeo norte del Cerro Bayo de Potrerillos, Mendoza. Su antigüedad, un tanto en dudas, puede ser el límite superior del Triásico Inferior o bien la base del Triásico Medio.

En el esqueleto axial muestra la presencia de costillas con procesos uncinados, o sobrepuestos, carácter primitivo coincidente con la morfología plesiomórfica de sus postcaninos, indicador de una etapa primitiva en la evolución de estos cinodontes, pues ese carácter está muy reducido en las especies de Los Chañares y ausente en los registros de la Formación Ischigualasto (Bonaparte, 1963).

Lo poco que hemos observado del basicráneo de *Andescynodon*, como así de la abertura interorbital, del paladar secundario y del desarrollo del dentario, muestra un cuadro coherente de caracteres más primitivos que los observados en *Massetognathus* (Romer, 1967), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1962, 1963) u otros transversodóntidos del Triásico Medio y Superior.

Este mayor primitivismo de *Andescynodon* refleja, prima facie, mayor antigüedad, pero también puede ser una demostración de la persistencia de caracteres primitivos en una especie frente al avance morfoanatómico de otras especies contemporáneas. No obstante, *Andescynodon* muestra el típico carácter derivado de poseer un paladar primario, detrás de las alas de los pterigoides, transversalmente angosto, con ambos pterigoides firmemente adosados o fusionados al paraesfenoides, formando una fuerte cresta pterigoparaesfenoidal, característica de los subclados Gomphodonta y Galesauria (Bonaparte, 2012), y muy diferente al subclado Brasilodonta en el que no está presente.

Rusconiiodon mignonei Bonaparte 1970.

Esta especie, representada por buenos materiales entre los que se cuenta el cráneo del holotipo, procede del mismo "Bolsón de Huesos" en que se encontraron los materiales de *Andescynodon*, en el faldeo norte del Cerro Bayo de Potrerillos, Mendoza.

Se caracteriza por un notable diastema entre incisivos y caninos superiores para dar espacio al canino mandibular hipertrofiado. De ese modo los cuatro incisivos superiores son muy pequeños y están muy juntos entre sí.

Este carácter hace que la región anterior del cráneo de *Rusconiiodon* se diferencie marcadamente de *Andescynodon*, aunque el resto de los caracteres craneanos y dentales sean muy similares. Esta especie ha sido estudiada sólo superficialmente. Reciente-

mente Liu y Powell (2009) analizaron muy rápidamente a esta especie, señalando que es sinónima de *Andescynodon mendozensis*. Lamentablemente los argumentos usados son muy simplistas y no explican la razón de las diferencias del premaxilar y los incisivos, tan característicos de *Rusconiiodon*. Proponer sinonimias taxonómicas sin explicaciones adecuadas basadas en la ontogenia, o en otros casos similares mejor conocidos no es justamente lo que requieren los estudios paleontológicos modernos.

Pascualgnathus polanskii

Bonaparte 1965.

Los materiales de esta especie fueron dados a conocer por el autor, preliminarmente en el año 1965. En 1966 se estudió más ampliamente los materiales muy completos, que incluyen cráneo y gran parte del postcráneo, coleccionados en la sección superior de la Formación Puesto Viejo, atribuida a la sección inferior del Triásico Medio, interpretación que aún se mantiene válida.

La dentición de *Pascualgnathus polanskii* revela caracteres más derivados que los traversodóntidos de la Formación Río Mendoza.

Los 11 postcaninos muestran la típica morfología traversodontoidea, con una aguda cresta anteroposterior en la mitad labial, donde ocluía el borde cortante de los postcaninos inferiores. Los caninos inferiores y superiores son hipertrofiados, especialmente estos últimos, que sobrepasan el borde dorsal del hocico en la unión entre premaxilar y maxilar. El dentario revela caracteres primitivos en la modesta proyección posterior de la región angular.

En cuanto al postcráneo, la vértebras dorsales medias y posteriores están asociadas a costillas con procesos uncinados, carácter primitivo presente en *Andescynodon*, de la Formación Río Mendoza, pero muy atrofiados en *Massetognathus* de Los Chañares, y ausentes en *Exaeretodon*, de la Formación Ischigualasto.

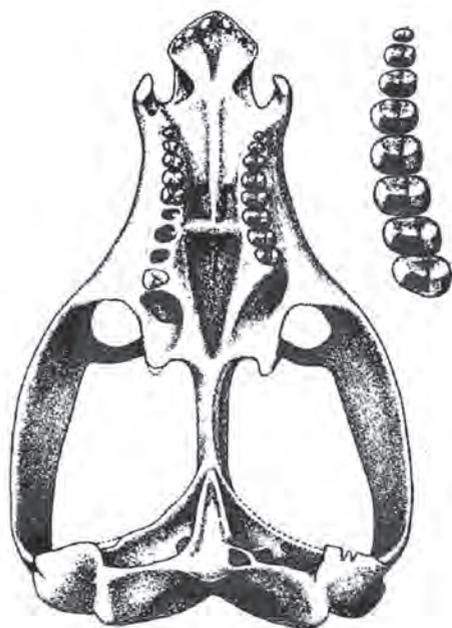


Fig. 4-2. *Rusconiiodon mignonei*, vista palatina del ejemplar tipo, y vista oclusal de los poscaninos izquierdos. Formación Río Mendoza, cercanías de Potrerillos, Mendoza. Colección paleontológica del Instituto Lillo. Universidad Nacional de Tucumán. Largo total del cráneo: 80 mm.

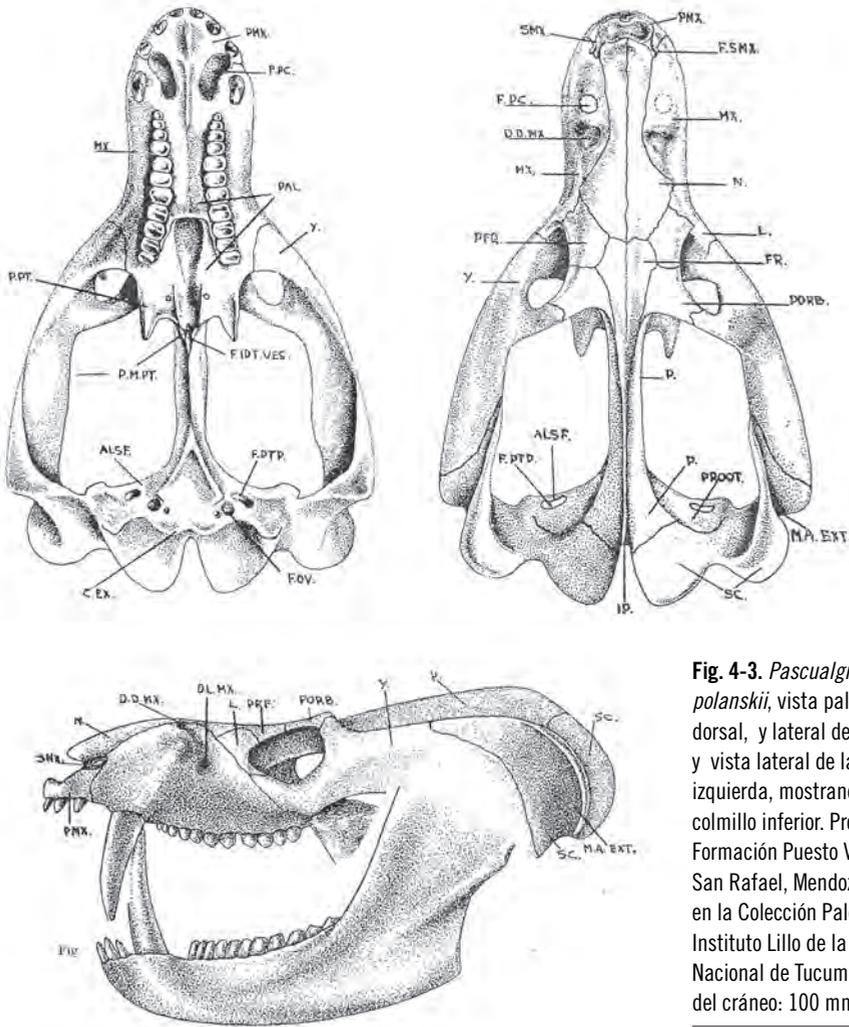


Fig. 4-3. *Pascualgnathus polanskii*, vista palatina, dorsal, y lateral del cráneo tipo; y vista lateral de la mandíbula izquierda, mostrando el enorme colmillo inferior. Procedente de la Formación Puesto Viejo, área de San Rafael, Mendoza. Depositado en la Colección Paleontológica del Instituto Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán. Largo total del cráneo: 100 mm.

Massetognathus pascuali, *M. teruggi* y *M. major* Romer 1967, 1972; *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981.

Los traversodóntidos de la localidad de Los Chañares (Triásico Medio Superior), en la Provincia de La Rioja, fueron estudiados casi exclusivamente por el profesor A. S. Romer, descubridor de ese notable yacimiento paleontológico. En sus estudios Romer reconoció dos géneros, *Massetognathus* y *Megagomphodon*, con cuatro especies.

Algunos autores, como Hopson consideraron que esas especies corresponden a distintos desarrollos ontogenéticos de una misma especie. Creo que esa es una posibilidad que aún no ha sido demostrada sino solamente inferida. Por ello es que las diferencias señaladas por Romer, avaladas en parte por su gran experiencia en reptiles sinápsidos en su amplia labor de investigación, son válidas: *Massetognathus pascualii* Romer 1967, *Massetognathus teruggi* Romer 1967, *Massetognathus major* Romer 1972.

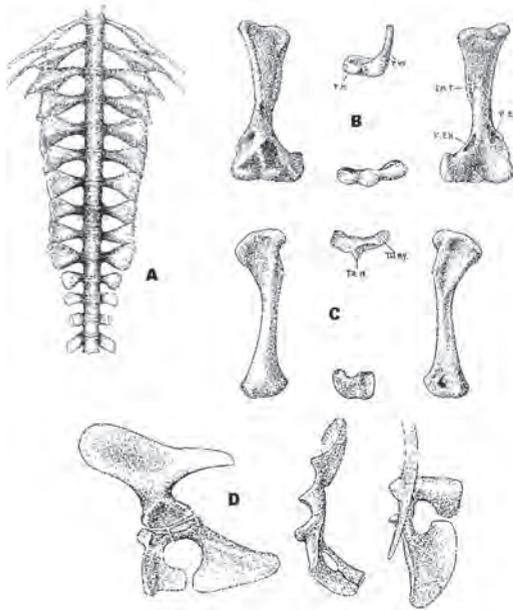


Fig. 4-4. *Pacualgnathus polanskii*, A vista ventral de las últimas vértebras dorsales, las sacras y las primeras caudales; B vistas ventral, proximal, distal y dorsal del húmero; C vista lateral, proximal, ventral y medial del fémur; D vistas lateral, ventral y dorsal de los tres huesos pélvicos. Correspondiente al ejemplar tipo de la Formación Puesto Viejo del área de San Rafael, Mendoza. Depositado en la colección paleontológica del Instituto Lillo de la Univ. Nacional de Tucumán, Formación Puesto Viejo.

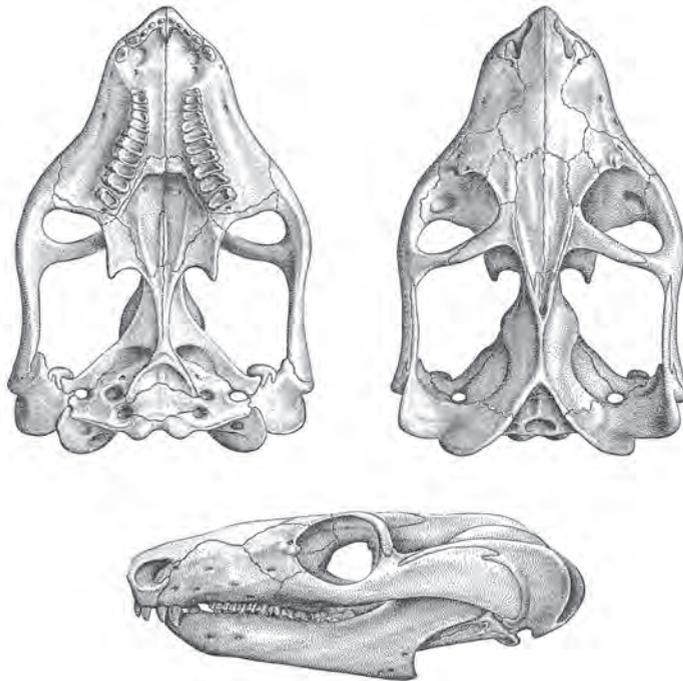


Fig. 4-5. *Massetognathus pascualii* Romer, vistas palatina y dorsal del cráneo tipo y lateral de cráneo y mandíbula del mismo. Procedente de la Formación Ischichuca, área de Los Chañares, Triásico Medio de La Rioja. Depositado en las colecciones paleontológicas de la Universidad Nacional de La Rioja.

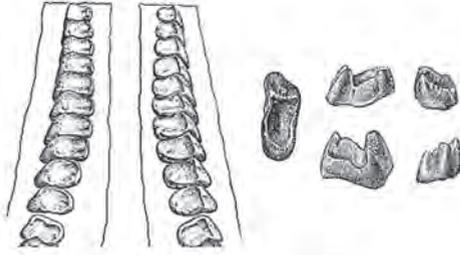


Fig. 4-6. *Massetognathus pascualii*, vista oclusal de los postcaninos superiores y distintas vistas de un postcanino superior con poco desgaste, procedente de la Formación Ischichuca, Los Chañares - Talampaya, La Rioja. Depositado en las Colecc. Paleontológicas de la Universidad Nacional de La Rioja. Tomado de Romer 1966.

El género *Massetognathus*, originalmente registrado en Los Chañares, Argentina, también ha sido registrado en la Formación Santa María, del estado de Río Grande do Sul, Brasil. Se trata de cinodontes de mediano tamaño, con un cráneo de unos 12 cm. de largo, con un hocico más bien

corto y los arcos temporales más expandidos que en los géneros *Pascualgnathus*, *Andescynodon* y *Rusconiiodon*.

Massetognathus posee 10 – 12 postcaninos muy derivados, con la mitad medial de la superficie de oclusión algo proyectada hacia atrás, aunque en menor grado que en los traversodontidos del Triásico Superior de Argentina y Brasil.

Los incisivos de *Massetognathus* no son cilíndricos, sino más bien laminares con diversas cúspides, sugiriendo un hábito especial para aprehensión de los alimentos.

Su distribución en Brasil y Argentina, sugiere una presencia geográfica mayor, al menos en gran parte de Gondwana occidental.

Los estudios realizados por Romer sobre estos cinodontes del Triásico Medio han dejado las puertas abiertas para realizar estudios más detallados sobre ellos y comprender así su significado filogenético y su evolución.

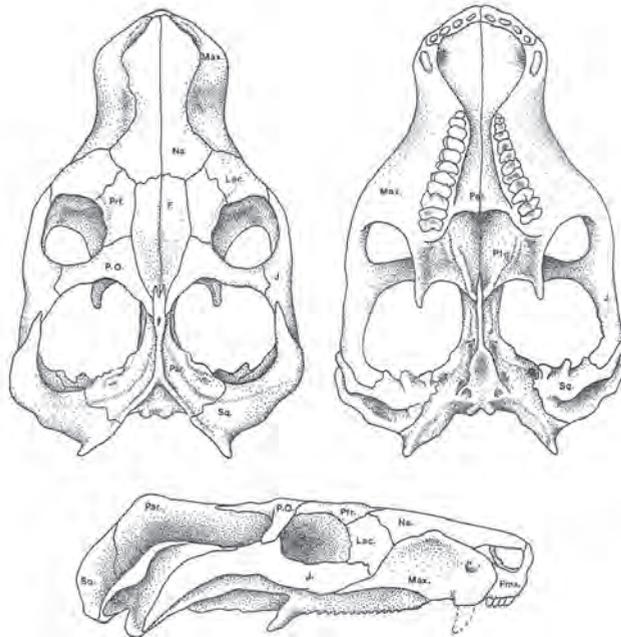


Fig. 4-7. *Massetognathus ochagaviae*, vistas dorsal, palatina y lateral del cráneo tipo, procedente de la Formación Santa María, del sur de Brasil. Depositado en las Colecciones Paleontológicas de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, Brasil. Largo del cráneo: 127 mm.

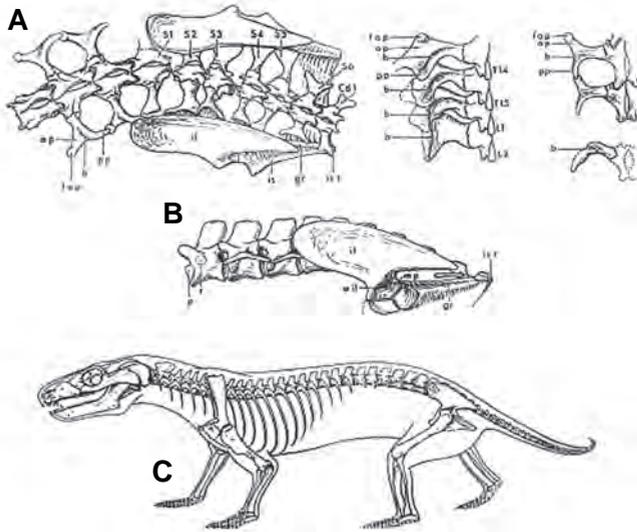


Fig. 4-8. *Massetognathus pascualii*, A: vista dorsal y lateral de las últimas vértebras dorsales mostrando las costillas reducidas y la región pélvica con las vértebras sacras, y lateral mostrando las últimas dorsales; B vista lateral de la pelvis; C: vista lateral del esqueleto según Jenkins 1970. Form. Ischichuca, Los Chañares - Talampaya, La Rioja.

Megagomphodon oligodens Romer 1972.

Basado en dos cráneos de mayor tamaño que *Massetognathus* y con algunas leves diferencias en la morfología de los postcaninos, Romer propuso reconocer a este gé-

nero de cinodontes transversodóntidos de Los Chañares.

En su descripción enfatiza las diferencias en el número de postcaninos, en las proporciones relativas anteroposterior y transver-

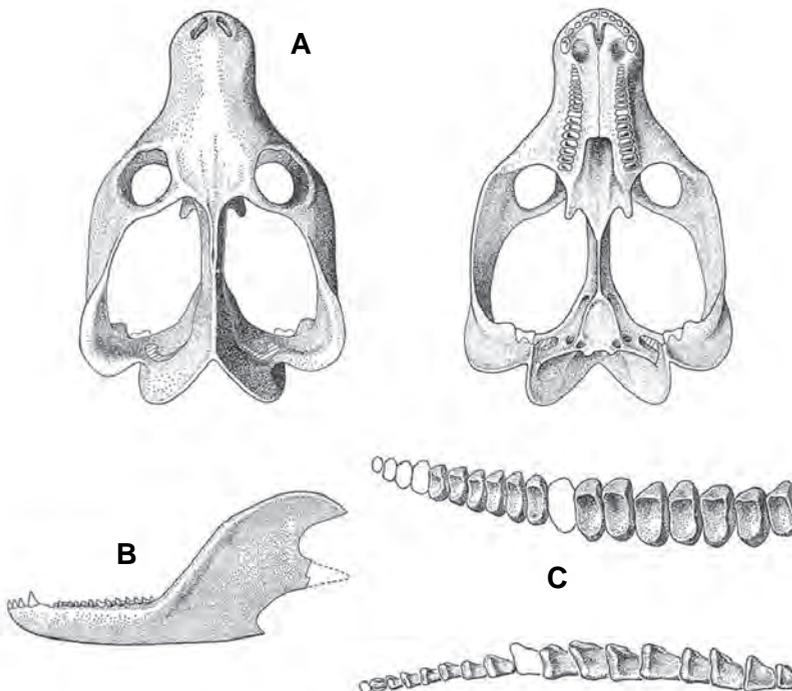


Fig. 4-9. *Megagomphodon oligodens*, A, vistas dorsal y palatina del cráneo; B, mandíbula en vista lateral y C, la serie dentaria superior e inferior en vista oclusal. Procedente de la Formación Ischichuca, área de Los Chañares - Talampaya, La Rioja. Depositado en las Colecciones Paleontológicas de la Universidad Nacional de La Rioja. Largo total del cráneo: 180 mm.

sal de ellos, así como explica la morfología diferente que poseen los incisivos de *Megagomphodon*. Aunque el panorama de diferencias citadas es importante, no se conoce la secuencia ontogenética que ocurría en estos traversodontidos, por lo cual, el mayor número de postcaninos de *Megagomphodon*, tal vez sea el resultado del estado adulto. No obstante, para demostrar adecuadamente la hipótesis ontogenética, es necesario reunir diversos ejemplares de tamaño intermedio que demuestren esa diferencia.

***Traversodon stahleckeri* Huene 1936.**

Traversodon fue el género primordial que permitió reconocer a Traversodontidae como una familia diferente de cinodontes gonfodontes, basado fundamentalmente en su morfología dentaria, según se ha explicado más arriba.

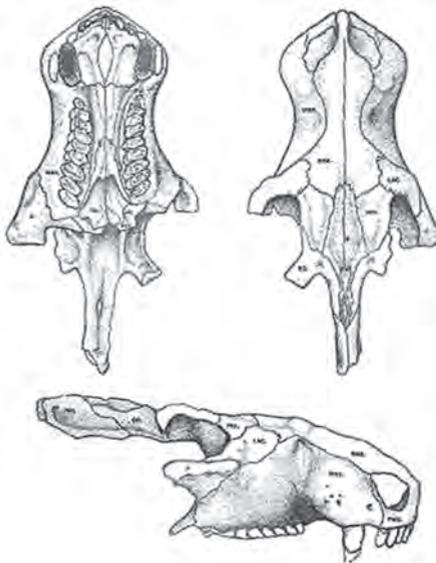


Fig. 4-10. *Traversodon stahleckeri*, vistas palatina, dorsal y lateral del sector conservado del cráneo, procedente de la Formación Santa María, del sur de Brasil. Depositado en las colecciones paleontológicas de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. Sector conservado: 200 mm. Tomado de Barberena, 1974

Traversodon está basado en un cráneo incompleto al que le falta la totalidad del neurocráneo y región occipital. Se ha preservado parte de la cresta parietal, incluso la región orbital, todo el hocico y la casi totalidad de sus dientes.

Los 9 postcaninos preservados son transversalmente anchos, dispuestos oblicuamente al eje anteroposterior del cráneo, con una leve cresta cortante dirigida axialmente al eje del cráneo, como es típico de los traversodontidos derivados.

No obstante, la superficie o cuenca medial de los postcaninos no presenta la forma acodada que se observa en *Exaeretodon*, lo que permite especular que *Traversodon* sea un género más primitivo que aquel.

No se conoce con exactitud la procedencia estratigráfica de *Traversodon* dentro de la Formación Santa María. Podría ser, even-

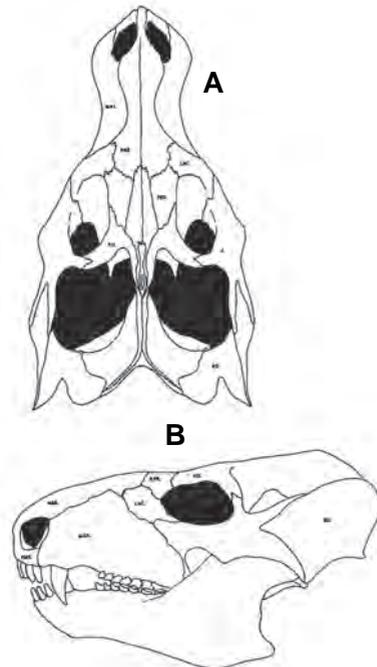


Fig. 4-11. *Traversodon stahleckeri*, A: reconstrucción del cráneo en vista dorsal; B: reconstrucción del cráneo y mandíbulas en vista lateral. Tomado de Barberena, 1974.

tualmente, de la sección media o inferior de esa unidad, y ser así más antiguo que *Exaeretodon*. Futuros hallazgos de este género, podrán aportar más evidencias sobre su antigüedad relativa.

Gomphodontosuchus brasiliensis

Huene 1928.

Esta especie de la Formación Santa María de Río Grande do Sul, está muy pobremente representada por el sector preorbitario del cráneo, incluyendo su dentición y el paladar secundario óseo.

Se trata de una especie muy problemática, por cuanto la preservación de sus postcaninos, tal vez afectados por deformación,

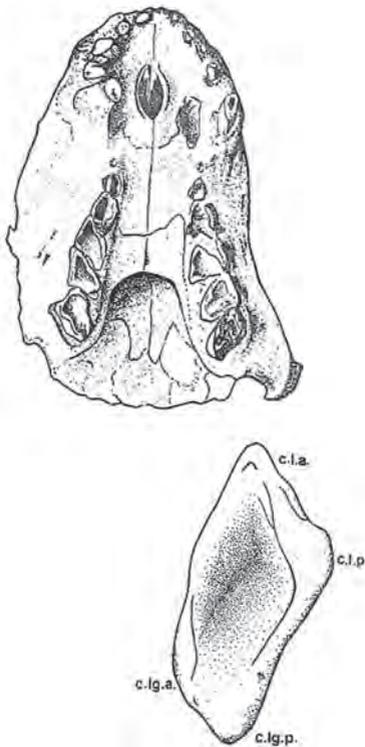


Fig. 4-12. *Gomphodontosuchus brasiliensis*, vista palatina del sector preservado del cráneo tipo y vista oclusal de un postcanino superior. Procedente de la Formación Santa María del sur de Brasil; material depositado en las colecciones de la Universidad de Tübingen en Alemania.

muestra caracteres atípicos no sólo para un traversodóntido, sino también para su comparación con otros cinodontes gonfodontes.

La morfología de uno de sus postcaninos superiores muestra un sector labial cortante y una extensa cuenca proyectada medial y posteriormente, lo cual favorece la posibilidad que se trate de un traversodóntido.

Barberena (1974) estudió con algún detalle los postcaninos del holotipo, interpretando que, posiblemente, *Gomphodontosuchus* representa un estadio derivado de Diademodontidae, lo cual no nos parece acertado.

Exaeretodon frenguelli Cabrera 1943.

Exaeretodon argentinus Bonaparte 1962.

Por ahora no existen amplias evidencias de las diferencias osteológicas entre estas dos especies de *Exaeretodon*.

Exaeretodon frenguelli fue descrito originalmente por Cabrera (1943) basado en un cráneo representado sólo por la región preorbitaria, con buenas evidencias de su morfología dentaria.

Bonaparte (1962) publicó una amplia descripción del cráneo y mandíbulas a partir de buenos materiales coleccionados en la Formación Ischigualasto entre 1959 y 1960.

Además de su dentición postcanina muy elaborada, con amplias superficies de corte y trituración recordando la condición tribosfénica de mamíferos mucho más tardíos, *Exaeretodon* presenta numerosos caracteres craneanos muy derivados no registrados entre los cinodontes gonfodontes. Entre estos caracteres se destaca la notable osificación anterior del basiesfenoides, que forma un piso para el sector anterior del cerebro, con dos notables forámenes anteriores que corresponderían a las salidas del nervio óptico.

Otros caracteres derivados, tal vez menos significativos de *Exaeretodon* se refieren a la notable proyección posterior de la región angular del dentario, la gran amplitud de la rama ascendente del dentario para albergar los músculos masetéricos, la amplitud posterior del paladar secundario óseo, y los

incisivos inferiores procumbentes, especialmente adaptados para una función de prehensión y corte.

En el postcráneo también se advierten caracteres muy derivados en la notable proyección anterior del ilión y la reducción de la sección posterior del mismo.

En el esqueleto axial, las costillas no po-

seen los procesos sobrepuestos característicos de los cinodontes gonfodontes más antiguos. Jenkins (1971) ha considerado que los cinodontes del Triásico Superior que no poseen estos procesos como el caso de *Exaeretodon*, representarían reversiones a una condición primitiva, o sea que han perdido dichos procesos.



Fig. 4-13. *Exaeretodon frenguelli*, vista palatina del sector del cráneo pobremente preservado del tipo; procede de la Formación Ischigualasto, San Juan. Depositado en las colecciones paleontológicas del Museo de La Plata.

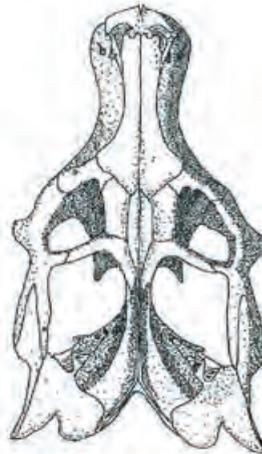
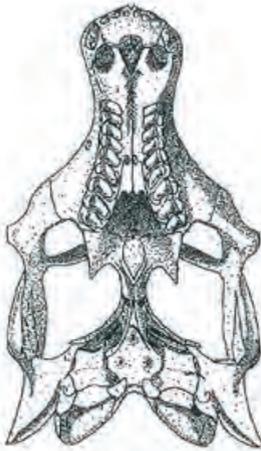
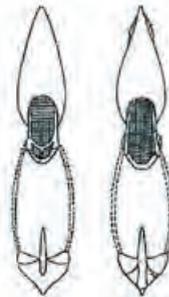
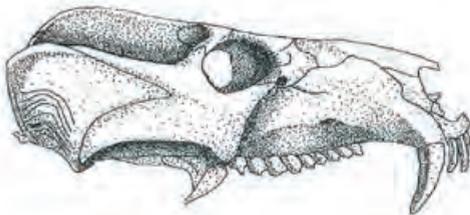


Fig. 4-14. *Exaeretodon frenguelli*, A, B y C: vistas palatina, dorsal y lateral, y D: secciones de la región anterior de la caja cerebral de un cráneo existente en las colecciones del Instituto Lillo, de la Univ. Nacional de Tucumán. Procede de la sección media de la Formación Ischigualasto, San Juan. Largo del cráneo: 300 mm.



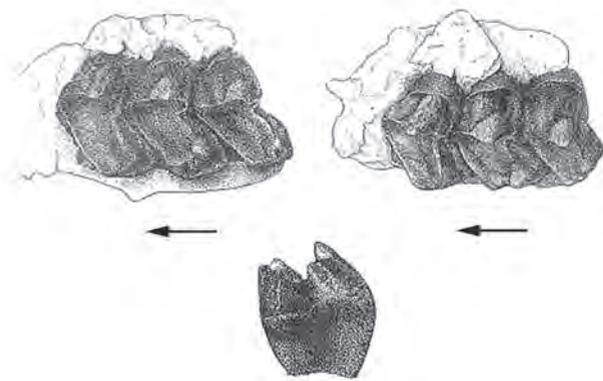


Fig. 4-15. *Exaeretodon frenguelli*, detalles de la dentición superior: vista oclusal, oclusal - lateral y posterior de los últimos postcaninos superiores. Colecciones del Instituto Lillo, Univ. Nacional de Tucumán. Sección media de la Formación Ischigualasto, San Juan.

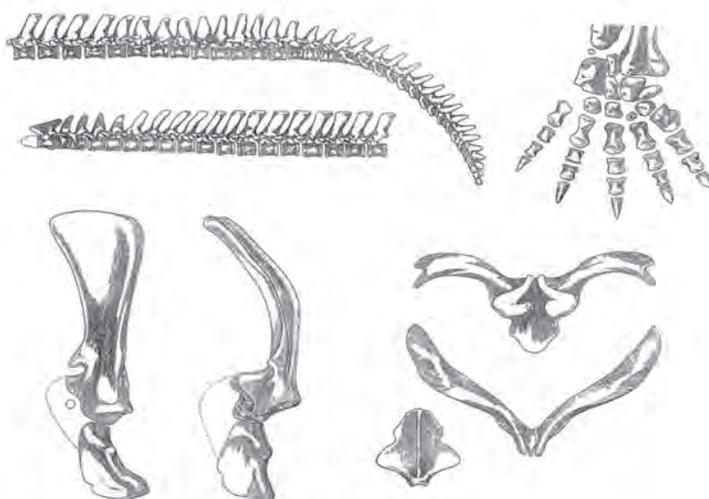


Fig. 4-16. *Exaeretodon frenguelli*, Postcráneo del ejemplar PVL 2554, del Instituto Lillo. Vista lateral de la columna vertebral; escapulocoracoides en vista lateral y posterior; clavícula e interclavicular en vistas dorsal, anterior y ventral; y reconstrucción de la mano derecha en vista dorsal. Depositado en las colecciones del Instituto Lillo, de la Univ. Nac. de Tucumán. Sección media de la Formación Ischigualasto, San Juan.

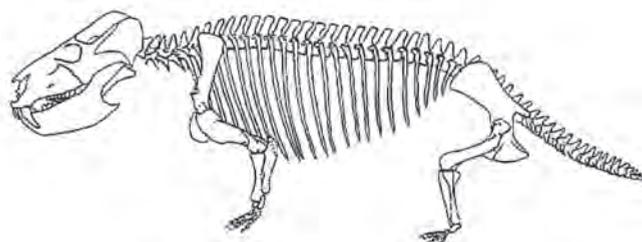


Fig. 4-17. *Exaeretodon frenguelli*, Reconstrucción basada en el esqueleto postcraneano PVL 2554, en el cráneo PVL 2473 y diversos restos para comparación. Ejemplar depositado en las colecciones del Instituto Lillo, de la Universidad Nacional de Tucumán. Procedente de la sección media de la Formación Ischigualasto, San Juan.

Ischignathus sudamericanus

Bonaparte 1963.

Coleccionado en 1961 por una comisión de la Universidad Nacional de Tucumán con la participación del notable coleccionista y técnico Galileo Scaglia.

Se trata de un individuo adulto con un cráneo de 60 cm. de largo, que muestra caracteres muy derivados en la notable expansión dorsal del dentario, en el área de origen de los músculos maseteros.

Basado en sólo un cráneo y mandíbulas completas, asociado a unos pocos restos postcraneanos, el autor dio a conocer este notable transversodóntido, procedente del tercio inferior de la Formación Ischigualasto.

Otros caracteres muy derivados se observan en la amplia osificación del septum interorbitario, especialmente en el orbitosfenoides. En ambos caracteres es sensiblemente más derivado que en *Exaeretodon* hacia una condición mamaliana.

Originalmente interpretado como un transversodóntido muy próximo a la condición

de los tritilodóntidos, *Ischignathus* encuentra en la reducción de los incisivos y el gran diastema entre caninos y postcaninos una suerte de confirmación de aquellas interpretaciones. También la posición prácticamente paralela de la hilera de postcaninos y su decidida posición medial a la abertura infraorbitaria indican la gran especialización de este cinodonte gonfodonte. Crompton (1968) sugirió que el tipo multituberculado de los postcaninos de los tritilodóntes habría derivado de un postcanino de estructura transversodontoidea. Si bien esta hipótesis no ha sido demostrada elocuentemente, *Ischignathus* muestra caracteres evolutivos que aparentemente conducen a la condición presente en los Tritilodóntidae. Dado que Kemp (1982) consideró a los tritilodóntidos como el grupo hermano de los mamíferos, hipótesis aún hoy sustentada por algunos investigadores, es obvio el interés filogenético de *Ischignathus* como un posible estadio evolutivo intermedio, previo a los tritilodóntidos.

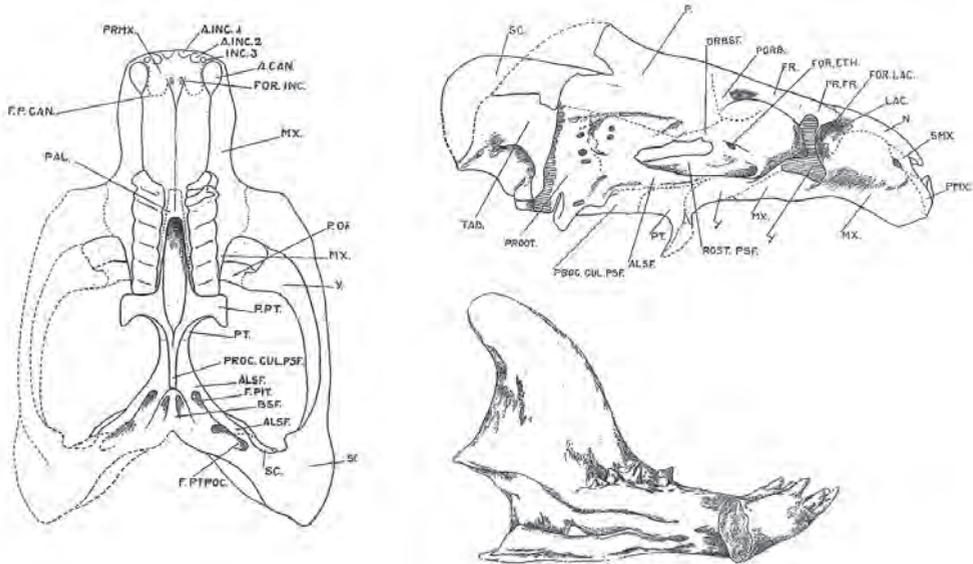


Fig. 4-18. *Ischignathus sudamericanus*, Reconstrucciones del cráneo en vista palatina, lateral y medial de la mandíbula. Basado en el ejemplar tipo, depositado en las colecciones de la Universidad Nacional de Tucumán.

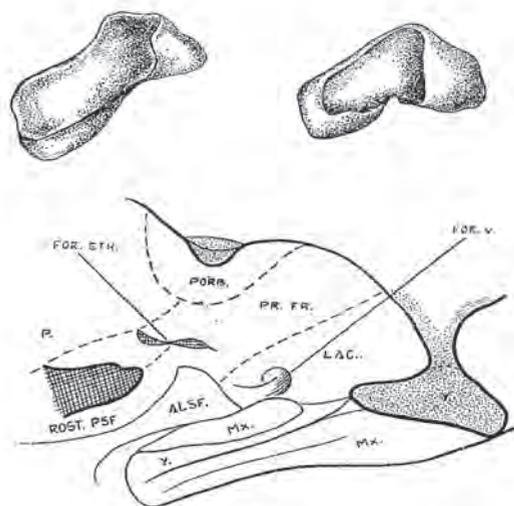


Fig. 4-19. *Ischnathus sudamericanus*, A: Vista oclusal de un postcanino para su comparación con el de *Exaeretodon* (derecha); B: Vista de la región interorbitaria para mostrar la fuerte osificación de esta región.

Protuberum cabralensis Reichel *et al.*, 2009.

Protuberum está representado por gran parte de un esqueleto articulado, incluso el cráneo, que se conserva en el Museo del Municipio de Mata en el estado de Río Grande do Sul.

Presenta la notable originalidad anatómica, no registrada en otros cinodontes, de poseer pronunciados tubérculos en las espinas neurales de sus vértebras dorsales, como así también en el borde dorsal de sus costillas. Estas fuertes modificaciones en el esqueleto axial, incluso en la sección sacra nos hacen pensar en una larga y desconocida historia evolutiva previa a *Protuberum*.

En cuanto al cráneo, que se ha conservado satisfactoriamente, muestra la presencia de incisivos y caninos comparables a los de *Exaeretodon*, con las bandas de esmalte preservadas en la superficie labial.

Es notable la presencia de una fosa paracarina alargada anteroposteriormente, que sugiere movimientos palinales en la masticación. En relación a los postcaninos, se presentan 7, transversalmente anchos, con una amplia cuenca de masticación y oblicuamente orientados con el borde medial algo más atrás que el lateral. Las evidencias de una cresta sectorial, ubicada en el sector labial de los postcaninos no son muy evidentes.

La descripción original de estos postcaninos (Reichel *et al.*, 2009) nos indica la presencia de una cresta transversal que une una cúspide labial con una cúspide lingual. Este carácter no se ha registrado en otros traversodóntidos del Triásico Medio de Argentina y Brasil, excepto en algunos traversodóntidos primitivos de la Formación Río Mendoza, de Argentina.

Como en otros traversodóntidos, en éste se ha observado que los dientes menos desgastados están en la parte posterior de la hilera de postcaninos, indicando que los nuevos dientes surgían desde la parte posterior de la fila dentaria.

El nivel evolutivo de *Protuberum* en relación a otros traversodóntidos no es muy claro, porque por un lado su dentición muestra caracteres primitivos y por otro lado las costillas muestran caracteres muy derivados, tanto por los tubérculos como por la ausencia parcial de los procesos sobrepuestos característicos de formas primitivas. Probablemente estos caracteres en mosaico sugieren una línea evolutiva sin precedentes entre los traversodóntes.

Finalmente, no es improbable que las protuberancias del esqueleto axial hayan sido funcionalmente útiles para actividades fororiales.

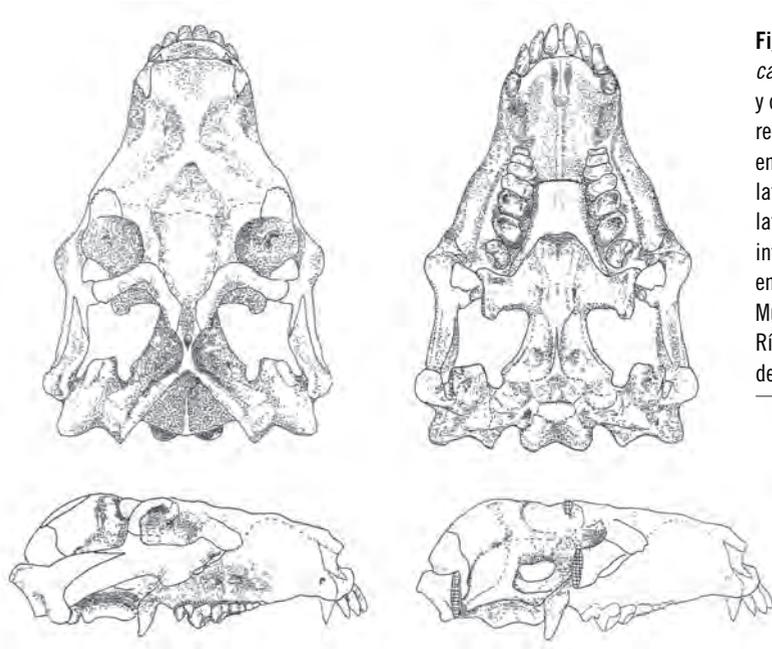


Fig. 4-20. *Protuberum cabralensis*, vista palatina y dorsal del cráneo tipo; reconstrucción del cráneo en las siguientes vistas: lateral derecha y vista lateral enfatizando la región interorbitaria;. Depositado en las colecciones del Museo de Mata, Estado de Río Grande do Sul. Tomado de M. Reichel, 2006.

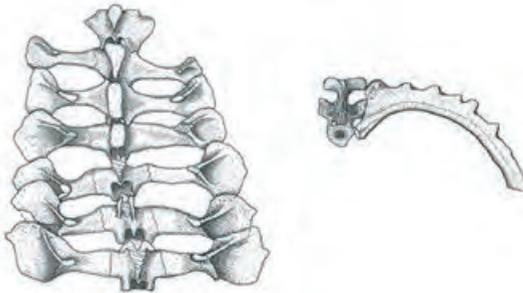


Fig. 4-21. c/f *Protuberum cabralensis*, vista dorsal de las vértebras lumbares y sacras mostrando los procesos uncinados y las expansiones de las espinas neurales. Una costilla aislada mostrando las protuberancias en su superficie dorsal.

Lwangwa sudamericana Sa-Teixeira, 1995; Abdala y Sa-Teixeira 2004.

Esta especie, de la Formación Santa María, del sur del Brasil fue reconocida por Sa-Teixeira en 1995 como cogenérica del género homónimo registrado en la Formación Ntawere del este de África.

Como la forma africana procede de niveles asignados al Triásico Medio, es probable que la especie brasileña proceda del sector inferior de la Formación Santa María. La identidad morfológica entre las especies de

Brasil y África confirmaría la asignación al mismo género, especialmente por la longitud y ancho de la cresta parietal y las proporciones generales del cráneo, aunque hay diferencias en el número de postcaninos.

En la vista palatina se aprecia la extensión del paladar secundario, que llega hasta el anteúltimo postcanino y las hileras de postcaninos transversalmente anchos con un borde sectorial lateral, una amplia cuenca en la mayor parte de cada postcanino, con una cúspide en su sector postero-lingual,

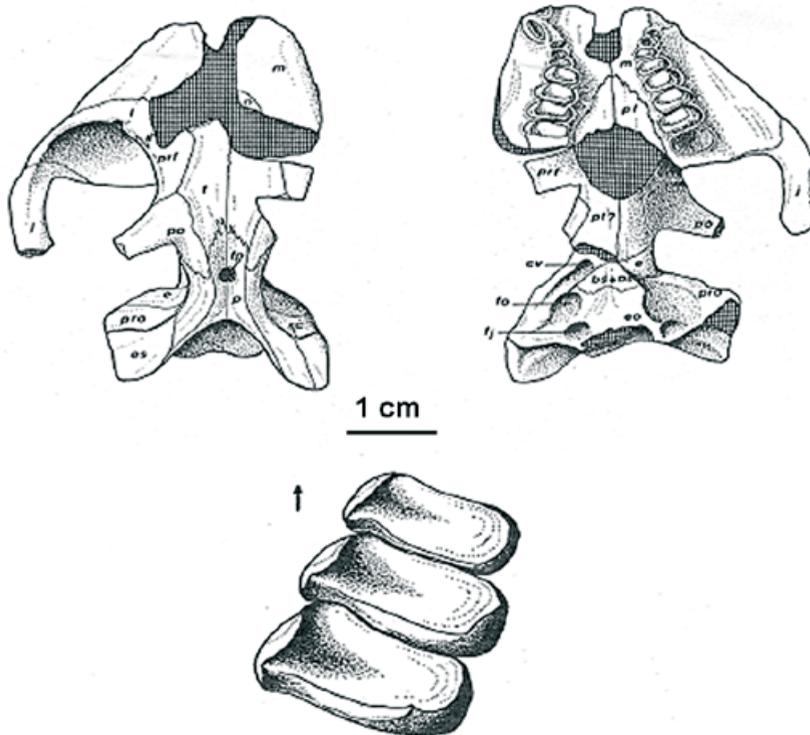


Fig. 4 -22. Luangwa sudamericana, vistas dorsal y palatina del cráneo holotipo y vista oclusal de tres postcaninos del lado derecho. Material depositado en las colecciones paleontológicas de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, Porto Alegre.

mostrando una implantación levemente oblicua, prácticamente sin evidencias de angulación, el que se manifiesta levemente muy cerca del borde del sector bucal.

La distinta morfología y proporciones que presenta este género común a África y a América del Sur con respecto a los restantes traversodóntidos del Triásico Medio y Superior nos demuestra que la familia Traversodontidae se integraba con diversos tipos adaptativos, de los cuales conocemos sólo una parte de su diversidad.

Diademontidae Haughton, 1924.

Diademodon tetragonus Seeley, 1894

En esta lista de los cinodontes gonfodontes de nuestro continente, falta referirnos a

Diademodon tetragonus descubierto en la sección inferior de la Formación Puesto Viejo (centro sur de Mendoza), por el equipo de técnicos y arqueólogos del Dr. Lagiglia, el Director del Museo de C. Naturales de San Rafael, Mendoza. El ejemplar consta de un cráneo incompleto con sus mandíbulas y una excelente serie de dientes maxilares y mandibulares que ha permitido la identificación cierta con la bien conocida especie Sudafricana de la biozona de *Cynognathus*.

Este material paleontológico, (Martinelli et. al., 2009) ha permitido reforzar la interpretación existente sobre la notable identidad faunística de la Formación Puesto Viejo con los niveles de la biozona de *Cynognathus* de África del Sur.

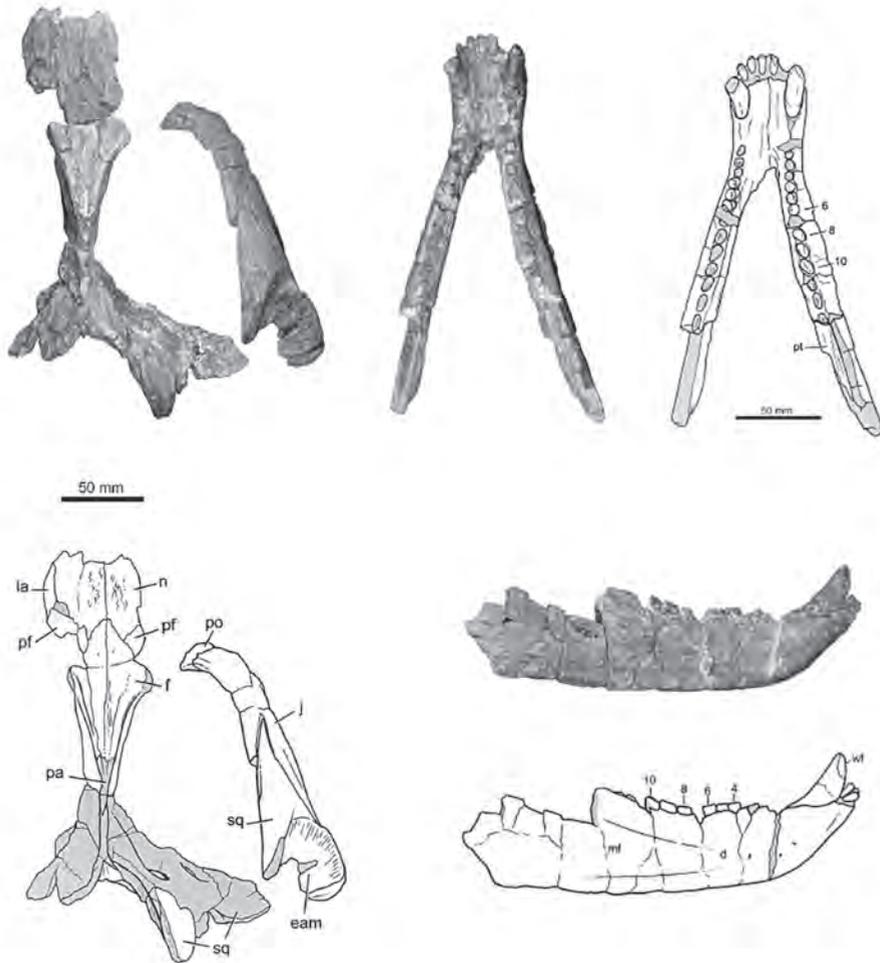
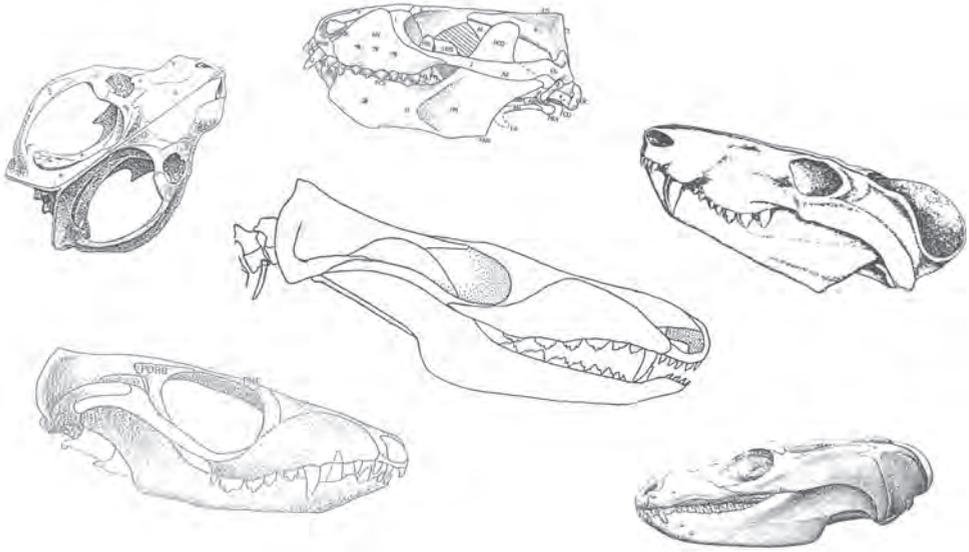


Fig. 4-23. *Diademodon tetragonus*. Fragmentos de cráneo y mandíbula de la Formación Puesto Viejo, área de San Rafael, Mendoza. Material depositado en el Museo de Ciencias Naturales de San Rafael, Mendoza.

Subclado Galesauria
**SUS REPRESENTANTES
 EN AMÉRICA DEL SUR**



Como se ha señalado más arriba, la totalidad de los cinodontes Triásicos más la familia Procynosuchidae del Pérmico Superior, se han reunido en el clado Epicynodontia (Hopson y Kitching, 2001). A su vez, Bonaparte, 2012, reconoció tres subclados bien diferenciados dentro de Epicynodontia, a los que denominó Gomphodonta (tratados en el capítulo anterior), Galesauria (que tratamos aquí), y Brasilodonta (que se tratarán más adelante).

Los cinodontes galesaurios, con buenos representantes en el Triásico Inferior de África y Antártida, como *Galesaurus* (Sidor y Smith, 2004) y *Thrinaxodon* Seeley, (1894); Fourie, (1974) y del T. Medio como *Cynognathus* y *Probainognathus*, integran un grupo

de especies caracterizados por su dentición carnívora, hábitos predadores y tallas medianas (cráneos de unos 90 a 120 mm.) a grandes (cráneos de 250 a 300 mm. de longitud). Tradicionalmente estos cinodontes fueron considerados como la etapa previa al surgimiento y diferenciación de los mamíferos. Este concepto fue substancialmente modificado por el descubrimiento y estudio de los Brasilodontidae, realizados en el Triásico Superior del Sur de Brasil desde 1999 a 2005 por un equipo de colaboradores de J. F. Bonaparte del Museo de Ciencias Naturales y de la Univeridad Federal de R.G.S., y del Museo Argentino de C. Naturales. Su estudio demostró que los Galesauria poseen caracteres muy derivados en el paladar pri-

mario con desarrollo de una fuerte cresta pterigo-paresfenoidal, conjuntamente con un gran desarrollo dorsoventral del arco cigomático y otras especializaciones del cráneo y mandíbulas (Bonaparte, 2011) que han demostrado ser más especializados que los primeros mamíferos como *Sinoconodon* y *Morganucodon*. Esto hace interpretar a los cinodontes galesaurios, incluso *Probainognathus* como un grupo de cinodontes con diversos caracteres mamalianos, con evolución parcialmente paralela a los mamíferos, pero que no fue ancestral a aquellos porque desarrollaron diversos caracteres muy especializados para los hábitos carnívoros.

LOS CINODONTES CARNIVOROS-INSECTIVOROS DE AMERICA DEL SUR

Cromptodon mamiferoides

Bonaparte, 1972.

Este pequeño cinodonte insectívoro está representado sólo por ambas ramas mandibulares, de 25 mm. de longitud máxima, con diversas piezas dentarias postcaninas bien preservadas. Fue hallado por uno de los técnicos de la Fundación-Instituto M. Lillo, el Sr. Juan Carlos Leal, asistente de J. F. Bonaparte durante años, en las sedimentitas marrones finas, del sector medio inferior de la Formación Río Mendoza, de probable edad Triásico Inferior a inicios del Triásico Medio. El material procede del faldeo norte del Cerro Bayo de Potrerillos, próximo al camino pavimentado a Chile.

Por su especial morfología y por tratarse de una especie muy pequeña, ligada a la ancestría de los mamíferos, consideramos oportuno incluir una descripción más detallada que en otros casos.

La diagnosis original señala: “mandíbula pequeña (25 mm. en el holotipo), con los procesos prearticulares y angular más desarrollados que en *Thrinaxodon* y otros galesauridos. Caninos ubicados muy adelante, y 7 dientes postcaninos similares a los de *Thrinaxodon liorhinus* pero con mayor desarrollo medial del cíngulo, con el ciclo de reemplazo dentario del tipo de *T. liorhinus* pero a diferencia de este sin evidencias de reabsorción ósea en el área dorsal de la grieta para la lámina dentaria.” “Los postcaninos 3, 4 y 5 de mayor desarrollo que los restantes, están provistos de una cúspide principal grande, una cúspide accesoria anterior y dos cúspides accesorias posteriores, las 4 ubicadas labialmente. Pronunciado cíngulo interno con cúspides accesorias, destacándose una cúspide cingular anterior y otra posterior. Parcialmente el postcanino 6 y la totalidad del 7 ubicados medialmente a la rama ascendente del dentario”.

De acuerdo a la información disponible en la actualidad, *Cromptodon* no sería un galesaurido, sino probablemente un trinoxodóntido y, eventualmente, un representante de una familia nueva, caracterizada por la fuerte expansión medial del cíngulo y por sus cúspides cingulares bien definidas, rasgos que conforman una superficie coronaria ancha transversalmente en los postcaninos.

Esos caracteres son de especial importan-

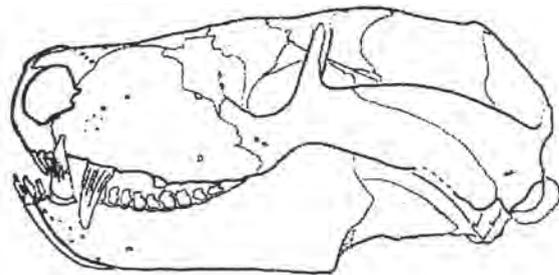


Fig. 5-1. Reconstrucción del cráneo y mandíbula de *Progalesaurus* de África del Sur, posiblemente el más primitivo de los Epicynodontia. Tomado de Sidor y Smith, 2004.

cia filogenética pues podrían estar involucrados en procesos evolutivos que originaron a los cinodontes gonfodontes como los tritilodóntidos, característicos del Triásico Superior y Jurásico Inferior. Crompton (1964) propuso que los tritilodóntidos se

habrían originado en traversodóntidos más bien primitivos. Aunque posible, es una hipótesis que no logró pruebas adicionales a las pocas presentadas originalmente.

Por otro lado, una hipótesis alternativa es los tritilodóntidos, ampliamente estudiados de Europa, Asia y América del Norte (Kuehne, 1956; Young, 1947; Sues, 1986; y otros), se habrían originado en cinodontes con postcaninos transversalmente anchos del tipo presente en *Cromptodon* de la provincia de Mendoza.

Este pequeño cinodonte insectívoro tenía el canino inferior en posición muy anterior y, por los caracteres de los alvéolos de los incisivos, estos estarían proyectados ántero-dorsalmente, lo que le confiere un aspecto mammaliano. Finalmente, el pequeño tamaño de *Cromptodon mamiferooides*, cuyo cráneo no mediría más de 35 mm. objeta la interpretación de Rowe (1988) que sugiere un proceso de miniaturización en los ancestros más cercanos a los mamíferos. Mi interpretación ampliamente expresada en Bonaparte (2012), es que mucho antes que se alcanzara la condición mamaliana, existieron cinodontes muy pequeños que habrían sido los ancestros de los llamados Mammaliamorpha de Rowe (1988).

Cromptodon mamiferooides fue parte de una asociación faunística dominada por cinodontes traversodóntidos primitivos como *Andescynodon mendozensis* y *Rusconiodon mignonei*, y por los dicinodontes kannemeyéridos como *Vinceria andina*. Excepto por el tamaño, *Cromptodon* no muestra caracteres que indiquen afinidades con los Brasilodonta.

Familia Chiniquodontidae Huene 1936.

Esta familia de cinodontes carnívoros de tamaño modesto, generalmente con cráneos de 12 cm. a 14 cm. de largo, se conoce principalmente del Triásico Medio y Superior de América del Sur (Huene, 1928; 1935; Romer, 1969, 1970, 1973; Bonaparte, 1971; Martínez et al., 1996; Teixeira, 1979), con algunos posibles representantes muy fragmentarios

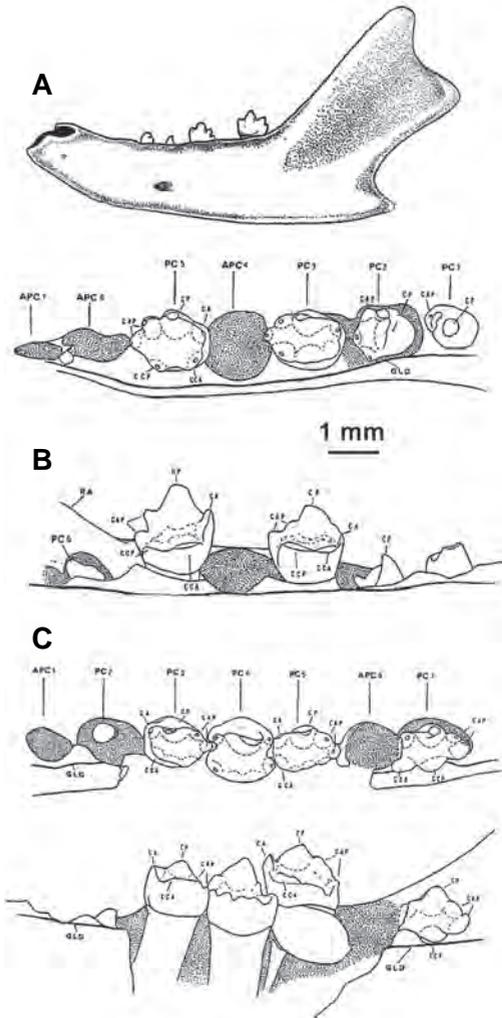


Fig. 5-2. *Cromptodon mamiferooides*, A: Vista lateral de la mandíbula tipo; B: Vistas oclusales y medial de los postcaninos del lado izquierdo; C: Vista oclusal y medial de los postcaninos del lado derecho. Proc. de la Formación Río Mendoza. Colección de la Univ. Nac. de Tucumán.

de Europa y de África del Sur (Hopson y Kitching, 1972). *Belesodon magnificus* (Huene, 1935) del Triásico Medio o Superior de Brasil es el chiniquodóntido de mayor tamaño, con el cráneo de unos 30 cm. de longitud.

Esta familia se caracteriza por el paladar secundario óseo muy desarrollado, frecuentemente sobrepasando la línea del último postcanino, lo cual es un carácter derivado. Sus postcaninos se distinguen porque poseen una cúspide anterior grande, recurvada hacia atrás, y dos o tres cúspides menores ubicadas distalmente. Sus arcos temporales son pronunciados lateralmente y dorsoventralmente altos, en tanto que el hocico es breve y ancho, lo que les da un aspecto muy masivo al cráneo. Su posible relación filogenética con los mamíferos ha sido objetada por Bonaparte (2011; 2012) por los caracteres derivados que presentan en el paladar primario, donde se desarrolló una fuerte cresta ventral por los pterigoides, fuertemente unidos al paraesfenoides.

Chiniquodon theotonicus Huene, 1928.

Esta especie representa el primer registro de cinodontes de América del Sur. El tipo consiste de un cráneo incompleto pero con buenos caracteres diagnósticos en la extensión del paladar secundario óseo y los detalles de la dentición. Fue hallado en las proximidades de la villa de Chiniquá, en el estado de Río Grande do Sul, Brasil, supuestamente en la sección inferior de la Formación Santa María. El cráneo tipo está depositado en el museo de la Universidad de Tübingen, Alemania. Presenta los caracteres típicos de esta familia, con paladar secundario óseo muy extenso posteriormente, y dientes postcaninos con una cúspide anterior grande, recurvada hacia atrás.

El Profesor Alfred S. Romer publicó una breve nota sobre dos cráneos de *Chiniquodon* sp. (Romer, 1969) depositados en el Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard, los que probablemente corresponden a la misma especie descrita por Huene (1928).

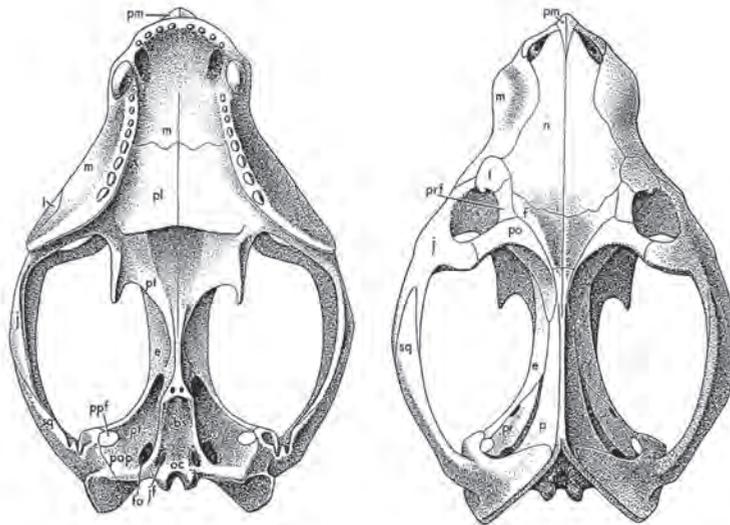


Fig. 5-3. *Chiniquodon* sp., Vistas palatina y dorsal del cráneo. Procedente de la Formación Santa María del Sur de Brasil, y depositado en las colecciones paleontológicas de la Universidad de Harvard. Tomado de Romer, 1969.

Finalmente, cráneos incompletos del sector inferior de la Formación Ischigualasto fueron adjudicados tentativamente a *Chiniquodon* sp. (Bonaparte, 1966)

***Belesodon magnificus* Huene, 1935-42.**

La descripción original está basada en un cráneo y mandíbulas completos, sin la dentición, asociados a una buena parte del esqueleto postcraneano, procedentes de la Formación Santa María, al oeste de Chiniquá, en el estado de Río Grande do Sul. La reconstrucción del esqueleto montado, se encuentra en el museo de la Universidad de Tübingen. Posiblemente este cinodonte carnívoro fue el mejor preservado de los materiales colectados por Huene en el sur de Brasil.

Huene hizo un detallado estudio del cráneo de *Belesodon*, reconociendo no sólo la distribución de los distintos huesos del mismo sino también los forámenes para vasos sanguíneos y salidas de algunos de los nervios craneanos, como el trigémino.

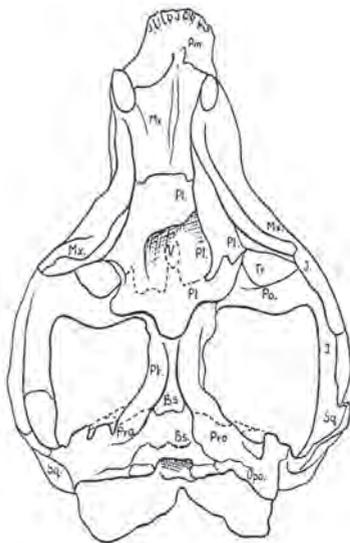


Fig. 5-4. Reconstrucción del cráneo en vista palatina de *Belesodon magnificus* depositado en la Universidad de Tübingen.

Otros ejemplares de *Belesodon* sp., también procedentes de la Formación Santa María, estudiados por Romer (1969) muestran diferencias muy marcadas en su morfología general que pueden ser resultado de deformaciones post-mortem o eventualmente, de formas distintas a *Belesodon*.

Hopson y Kitching (1972) consideraron que *Belesodon* no se diferencia claramente de *Chiniquodon* y que bien podría representar un estado ontogenético más adulto. Mi opinión es que las diferencias con *Chiniquodon* son muy definidas y claras, y que el género *Belesodon* es por consiguiente un género válido.

***Probelesodon lewisi* Romer, 1969.**

El género *Probelesodon* de la localidad de Los Chañares y también de la Formación Santa María de Río Grande do Sul, fue reconocido por Romer (1969). Este autor señaló que se trata de un género estrechamente relacionado con *Belesodon* y *Chiniquodon*, pero de menor tamaño, lo cual no es por cierto un carácter definitorio de su validez taxonómica.

El estudio de Romer estuvo basado en diversos ejemplares adultos, adulto-jóvenes y juveniles lo que constituye una buena base de información.

El cráneo de *Probelesodon* posee arcos temporales muy expandidos lateralmente pero con el hocico más grácil y extendido hacia adelante que en los géneros *Chiniquodon* y *Belesodon* de Brasil, según lo ilustrado por Romer (1969).

La cresta parietal es delgada, sin evidencias del foramen pineal. Como en otros chiniquodóntidos el paladar secundario óseo es extenso posteriormente aunque no supera el nivel del último postcanino como muestran *Chiniquodon* y *Belesodon* figurados en el citado trabajo de Romer. En tal caso el paladar secundario de *Probelesodon* es más primitivo.

Los cuatro incisivos superiores e inferiores agudos, el canino más bien grande, y la secuencia de postcaninos transversalmente comprimidos y con una cúspide anterior

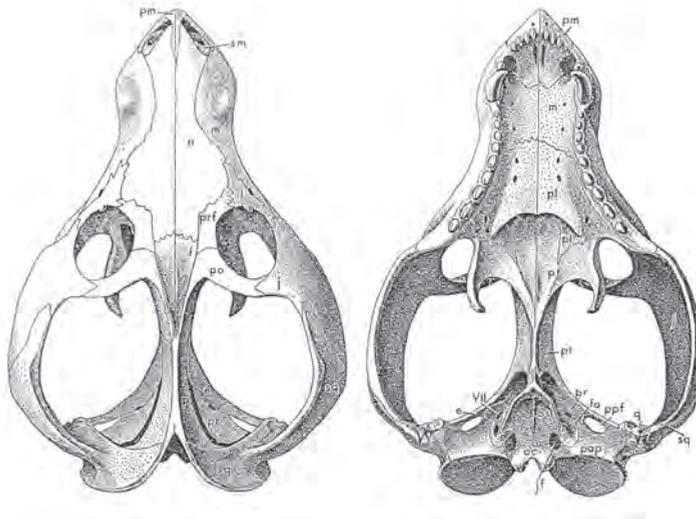


Fig. 5-5. *Probesodon lewisi*, Vistas dorsal y palatina del cráneo tipo, procedente de la Formación Ischichuca del área de Talampaya, La Rioja. Depositado en las colecciones de la Universidad Nacional de La Rioja. Tomado de Romer, 1969.

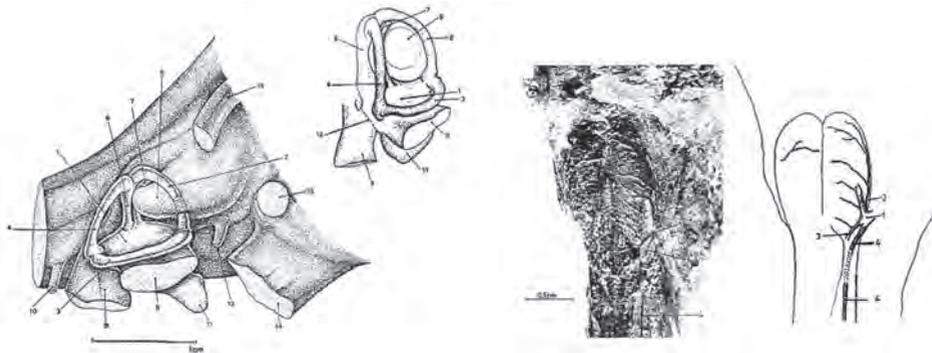


Fig. 5-6. *Probesodon* sp. A: Vistas lateral esquemática del neurocráneo, mostrando diversos detalles anatómicos, y dibujo esquemático de los canales semicirculares. B: vista dorsal de un relleno del bulbo olfatorio. Procedente de la Formación Ischichuca del área de Talampaya, La Rioja. Depositado en las colecciones de la Universidad Nacional de Tucumán. Tomado de Quiroga, 1979.

grande y curvada hacia atrás sugieren que este cinodonte era un carnívoro activo, posiblemente un buen predador.

Si bien el nivel evolutivo de *Probesodon* y otros chiniquodóntidos muestra su condición de cinodontes visiblemente más derivados que *Thrinaxodon* y *Cynognathus*,

aún conservaban rasgos primitivos. Entre ellos se cuentan la presencia de prefrontal y postorbitario, la gran área sin osificar de la pared interorbitaria y otros caracteres de la pared lateral del neurocráneo que fueron desarrollados en cinodontes más próximos a la condición mamaliana como los *Tritylo-*

dontidae, Tritheledontidae y especialmente los Brasilodontidae, que tratamos en un capítulo especial.

En la región posterior de las narinas internas, los pterigoides están medialmente adheridos al paraesfenoides, formando una quilla delgada y axialmente extensa. En algunos ejemplares se ha observado la presencia de pequeñas aberturas entre los pterigoides y el paraesfenoides que pueden corresponder al final de un notable proceso de modificación anatómica que culminó en el cierre de las aberturas interpterigoideas. Esas aberturas, presentes en Tritheledontidae (Broom, 1912), Tritylodontidae (Cope, 1884) y Brasilodontidae (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005), funcionalmente habrían sido una adaptación para albergar los órganos nasofaríngeos (Barghusen, 1986).

***Probelesodon minor* Romer, 1973.**

Esta especie es aproximadamente la mitad del tamaño de *P. lewisi*, también procedente

de la rica localidad de Los Chañares, Provincia de La Rioja, Argentina.

Romer (1973) fundamentó esta especie en el tamaño pequeño de los ejemplares adultos estudiados, y una mayor exposición dorsal de lacrimal y prefrontal. En cierta medida, la amplia experiencia de Romer hace que no podamos dudar de la validez de esta especie representada por ejemplares más pequeños que los de *P. lewisi*, y atribuirlos superficialmente a individuos juveniles de *P. lewisi*. Considero que *P. minor* es una especie válida mientras no se demuestre lo contrario a partir de estudios ontogenéticos detallados de la especie tipo del género.

***Probelesodon kitchingi* Teixeira, 1982.**

El holotipo de esta especie procede de Rincón do Pinhal, cercanías de Agudo, Estado de Rio Grande do Sul, de niveles referidos a la Zona de Therapsida de Barberena (1977), eventualmente correlacionable con los niveles de la Formación Los Chañares de La Rio-

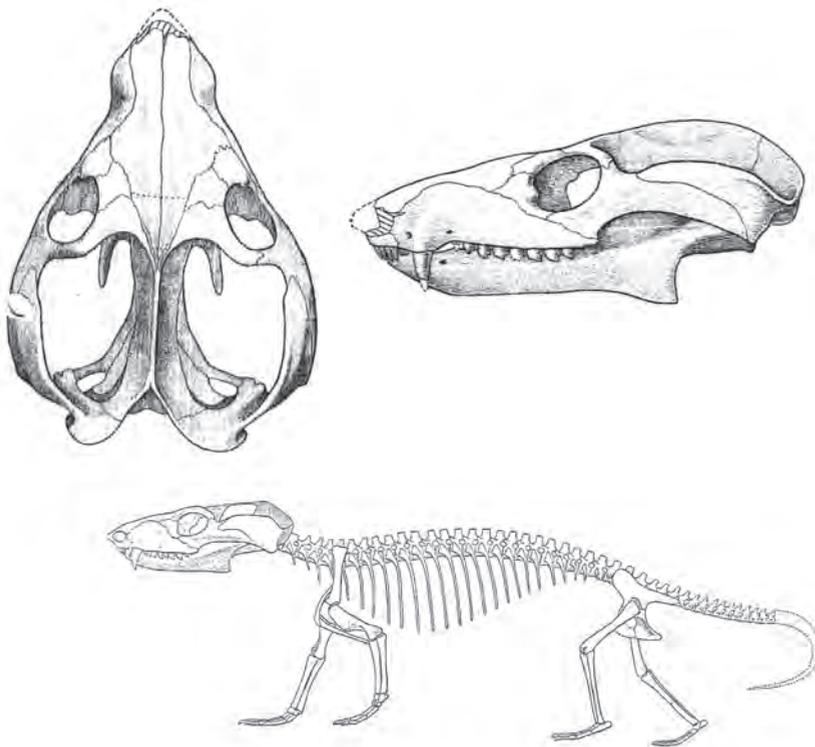


Fig. 5-7. Vistas dorsal y lateral del cráneo de *Probelesodon minor*. Abajo, reconstrucción del esqueleto de *Probelesodon lewisi*, según Romer, 1973.

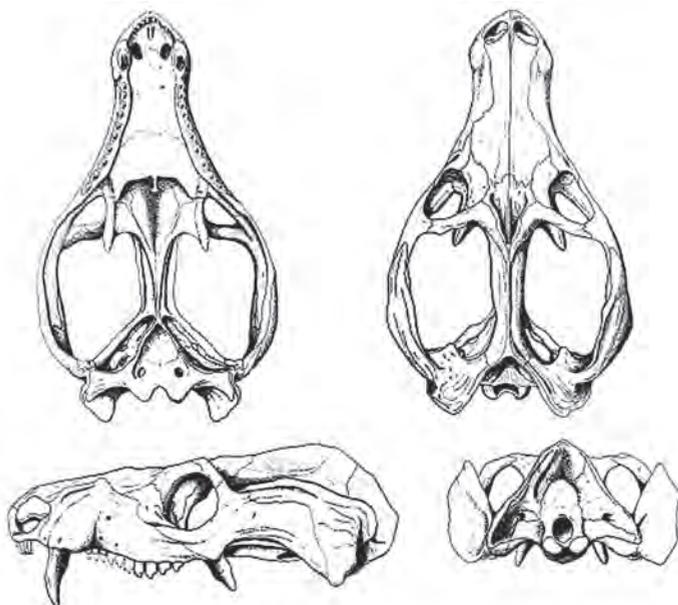


Fig. 5-8. Vistas palatina, dorsal, lateral y occipital del cráneo de *Probelesodon kitchingi*, de la Formación Sta. María de Río Grande do Sul, Brasil, según Teixeira, 1982.

ja, Argentina. Estos niveles son generalmente interpretados como correspondientes al sector superior del Triásico Medio (Romer, 1966; Bonaparte, 1973; Rogers *et al.*, 1994).

P. kitchingi es de tamaño similar a *P. lewisi* y también de proporciones y caracteres muy similares en las diversas vistas de su cráneo, pero ofrece detalles osteológicos diferentes que bien pueden corresponder a diferencias específicas.

En la vista dorsal del cráneo la cresta parietal de *P. kitchingi* es sensiblemente más larga; los prefrontales se exponen más ampliamente y los frontales son más expandidos transversalmente.

En la vista palatina los palatinos son más breves axialmente, las alas de los pterigoides son diferentes, la sutura premaxilar-maxilar en el paladar secundario es de posición más anterior y la ventana pterigoparaoccipital está más alejada del cuadrado en la especie brasileña.

Aún cuando el concepto de especie está lejos de ser comprendido en su expresión osteológica entre los cinodontes, es muy probable que hayan existido especies distintas

de *Probelesodon*, dado que este género ocupa una gran amplitud cronológica del Triásico Medio y Superior (aproximadamente 6 m.a.) en las diversas latitudes de Gondwana.

Probelesodon sanjuanensis

Martínez, Forster, 1996.

En esta especie del género *Probelesodon* se ha reconocido como carácter diagnóstico importante la presencia de una articulación entre surangular y escamosal, lo cual sería un carácter paralelo al desarrollado en *Probatognathus*.

El resto de los posibles caracteres diagnósticos descritos por los autores no son confiables ya que es muy poco lo que se conoce de su variación en la ontogenia de esta especie. La presencia del cinodonte carnívoro *Probelesodon* ha sido registrada en la Formación Ischigualasto por primera vez a partir de este ejemplar, lo cual sugiere que su biocrón incluyó, al menos, parte del Triásico Superior. El pequeño ejemplar holotipo se encuentra en las colecciones del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan.

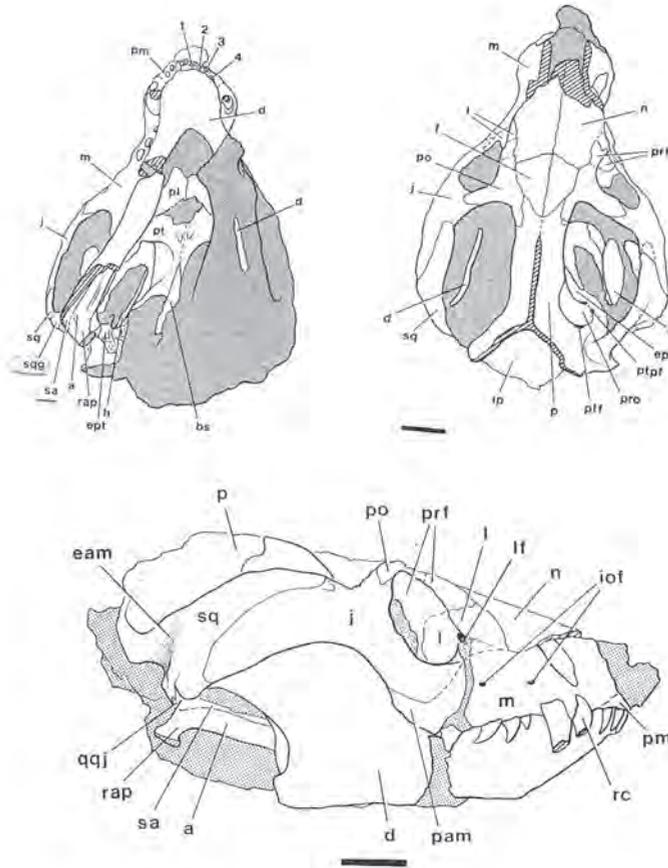


Fig. 5-9. Vistas palatina, dorsal y lateral del cráneo y mandíbula de *Probesodon sanjuanensis*, procedente de la Formación Ischigualasto, prov. de San Juan. Tomado de Martínez y Forster, 1996.

Probainognathidae Romer, 1973.

Esta familia de cinodontes avanzados fue propuesta por Romer (1973), quien enfatizó las diferencias anatómicas entre chiniquodóntidos y probainognátididos.

Romer señaló que, aún cuando ambos grupos de cinodontes carnívoros pueden considerarse originados en los galesáuridos, Chiniquodontidae y Probainognathidae siguieron dos líneas evolutivas diferentes.

Los primeros desarrollaron un extenso paladar secundario y una dentición postcanina muy particular, en tanto que los Probainognathidae muestran un menor desarrollo del paladar secundario, sus dientes postcaninos no son muy distintos a los de *Thrinaxodon*, y presentan doble articulación mandibular, entre el cuadrado y el articular y también entre surangular y escamosal (Romer, 1973). Esto

último los acerca a la condición mamaliana primitiva que muestra dos articulaciones mandibulares.

La condición anatómica de *Probainognathus* llenó en su momento un gran vacío transicional entre cinodontes y mamíferos, lo cual dio lugar a que se lo considerara como un posible ancestro de aquellos. No obstante, los caracteres derivados, más avanzados que en los primeros mamíferos, observados en el paladar primario, arco cigomático, etc. han permitido refutar esa relación ancestral (Bonaparte 2011, 2012). Esto, indica que el proceso de reemplazo de la articulación mandibular primitiva entre cuadrado y articular por la de tipo mamaliano entre dentario y escamosal ya estaba en desarrollo no solo en los ancestros de los mamíferos, sino también en otros cinodontes lejanamente emparentados.

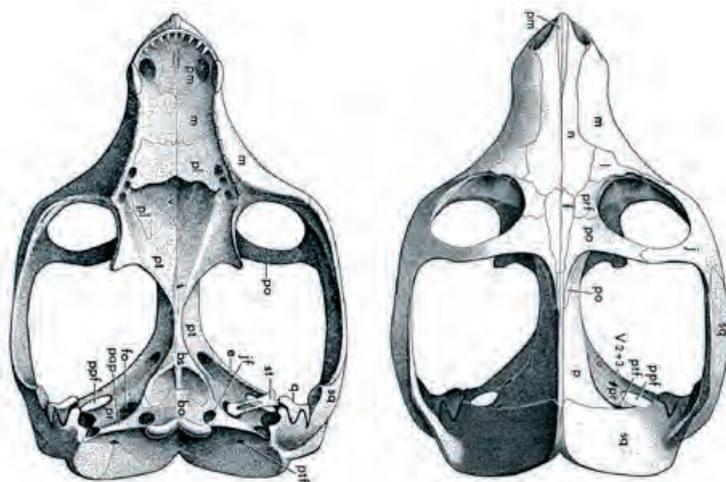


Fig. 5-10. *Probainognathus jenseni*. Vistas palatina y dorsal del ejemplar tipo. Procede de la Formación Ischichuca, de Las Cañares, área de Talampaya, La Rioja. Depositado en el Museo de La Universidad Nacional de La Rioja. Tomando de Romer, 1970.

Probainognathus jenseni Romer 1970.

Romer (1970) describió *Probainognathus jenseni*, un pequeño cinodonte insectívoro-carnívoro, procedente de la localidad fosilífera de Los Chañares, La Rioja. Restos craneanos y postcraneanos de *Probainognathus* son frecuentes en esa rica localidad fosilífera. En la colección paleontológica del Instituto-Fundación M. Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán existen diversos ejemplares bien preservados. Poseía el cráneo de unos 7 cm. de largo, en tanto que el ejemplar completo mediría poco más de 50 cm.

El cráneo de *Probainognathus* posee una amplia región temporal, en tanto que el hocico es proporcionalmente pequeño. Posee siete postcaninos sectoriales, con tres cúspides en línea, siendo la central la de mayor desarrollo. Su dentición se diferencia marcadamente de los chiniquodóntidos, que poseen una cúspide anterior grande, recurvada hacia atrás. Originalmente Romer describió la presencia de una doble articulación mandibular en este cinodonte. Una de ellas primitiva, entre cuadrado y articular, y la

otra derivada, de características mamalianas, entre dentario y escamosal, revelando así un carácter muy derivado no registrado en otros cinodotes del Triásico, pero presente en formas del Jurásico inferior como *Diarthrognathus* (Crompton, 1958).

Con posterioridad se demostró que la novedosa articulación mandibular ocurría en verdad entre surangular y escamosal (Crompton y Hylander 1986), aunque su significación evolutiva no fue disminuida ya que la existencia de la doble articulación indica una decidida tendencia hacia la condición mamaliana.

También el estudio de la cavidad cerebral de *Probainognathus* por medio de moldes naturales (reellenos de la cavidad cerebral) y observaciones directas realizadas por Quiroga (1979), han demostrado que presenta caracteres muy derivados en la formación de los lóbulos cerebrales, lo que también lo acerca a la condición presente en mamíferos muy primitivos. No obstante, diversos caracteres de su anatomía craneana como la falta de osificación de la pared interorbitaria, el gran desarrollo del escamosal en el

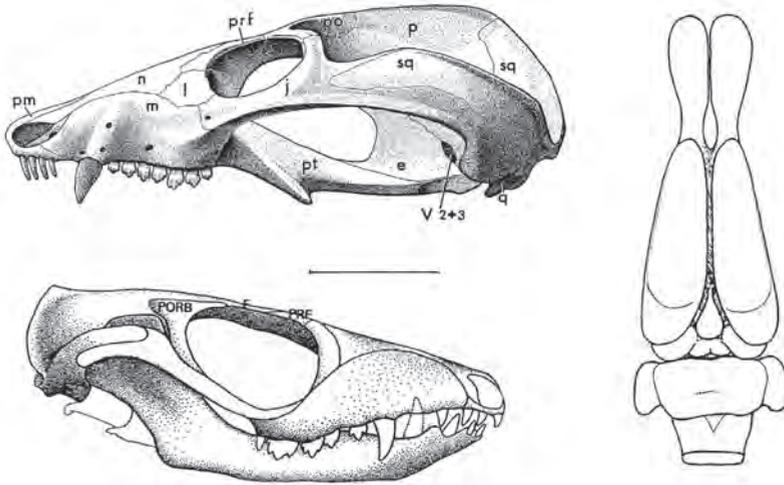


Fig. 5-11. Vista lateral del ejemplar tipo de *Probainognathus jenseni* y lateral del ejemplar juvenil de *Probainognathus* sp. de la Formación Ischigualasto. A la derecha, vista dorsal del relleno de las cavidades nasal y cerebral de *P. jenseni*. Tomados de Romer, 1970, Quiroga, 1979, y Bonaparte y Crompton, 1993.

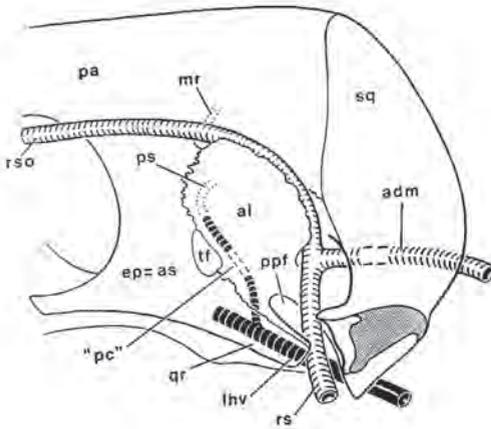


Fig. 5-12. Vista lateral del neurocráneo de *Probainognathus* con el sistema venoso y arterial parcialmente reconstruido, según Rougier, 1992.

arco zigomático, la presencia de prefrontal, postorbitario y del arco postorbitario indican, entre otros, que *Probainognathus* es un típico cinodonte, lejos de la condición mamaliana.

En los niveles inferiores de la Formación Ischigualasto se registró la presencia de un

cráneo y mandíbulas de un ejemplar muy juvenil atribuido a *Probainognathus* sp. (Bonaparte y Crompton, 1994), el que presenta diversos caracteres más derivados que las formas adultas de Los Chañares, y que han sido interpretados por los citados autores como caracteres pedomórficos presentes en el estado juvenil, los que serían reemplazados por caracteres más primitivos en los individuos adultos. Los caracteres derivados presentes en este cráneo juvenil son: el frontal bordea la órbita, la cresta parietal es reducida y la caja craneana es ancha; los tres últimos postcaninos están ubicados ventralmente a la órbita; el arco cigomático es dorso-ventralmente reducido; y presenta un incipiente promontorium.

La presencia de estos caracteres sugiere que los juveniles de *Probainognathus* presentaban un mayor número de caracteres mamalianos que los adultos, y que la evolución hacia la condición mamaliana se habría dado, al menos en parte por la fijación de caracteres juveniles en la etapa adulta.

El conocimiento de *Probainognathus* ha avanzado significativamente en los últi-

mos años, con análisis parciales de Hopson y Barghusen (1986), Kemp (1982), Wible y Hopson (1995), Wible (1991) y Rougier (1992). En la actualidad, la mayoría, sino todos, los estudios sobre el origen y la diferenciación inicial de los mamíferos incluyen referencias, sucintas o detalladas, sobre la anatomía craneana de *Probainognathus jenseni* Romer. No obstante las evidencias anatómicas-evolutivas aportadas por los Brasilodontia, indican que los caracteres mamalianos de *Probainognathus* son parte de un amplio proceso de paralelismo o evolución convergente hacia la condición mamaliana desarrollado en los cinodontes triásicos.

Los cinodontes carnívoros que reseñamos a continuación los asignamos tentativa-

mente a la Familia Chiniquodontidae, pero muestran diversos caracteres que los diferencian de los típicos chiniquodontidos, especialmente en el paladar secundario óseo y en los caracteres del área temporal.

Ecteninion lunensi,

Martínez, May y Forster, 1996

Esta interesante especie de la Formación Ischigualasto, de la cual se conocen un cráneo y mandíbula suficientemente completos, brinda información sobre caracteres derivados que sugieren una aproximación a la condición mamaliana.

Sus caracteres más notables se refieren a una gran osificación del septum interorbitario, a la cresta parietal muy prolongada,

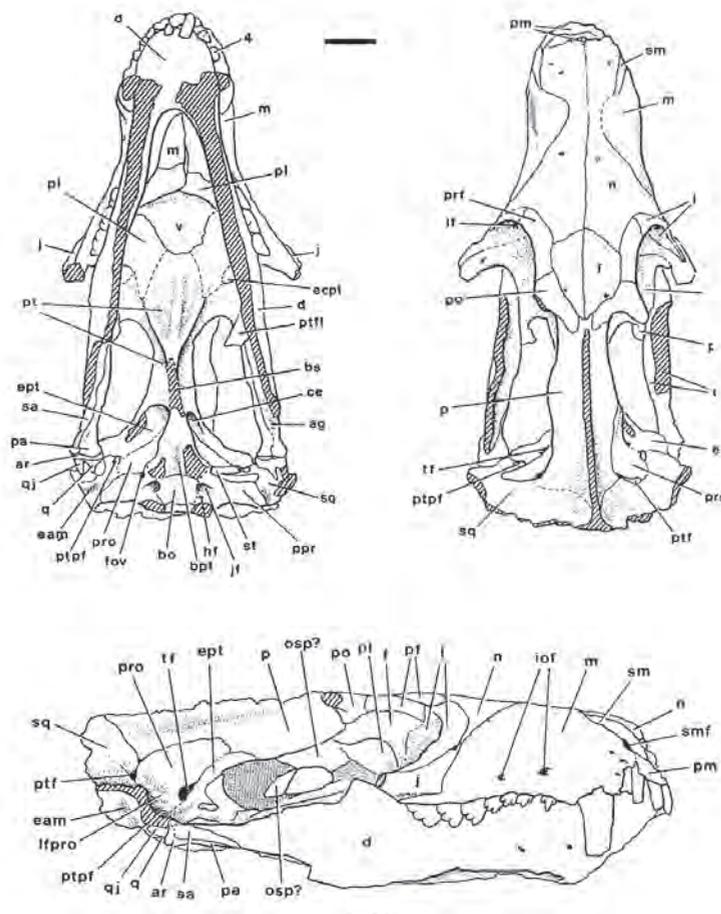


Fig. 5-13. *Ecteninion lunensi*. Vistas palatina, dorsal y lateral del cráneo y mandíbulas del ejemplar holotipo. Procedente del sector inferior de la Formación Ischigualasto. Material en las colecciones del Museo de la Universidad Nacional de San Juan. Tomado de Martínez *et al.*, 1996.

los arcos temporales poco expandidos lateralmente y un extenso hocico en sentido axial. Los dientes no ofrecen detalles que permitan inferir relaciones con probainognátidos o brasilodóntidos. Los caracteres citados indican una fuerte diferencia con los cinodontes agrupados en la familia Chiniquodontidae.

Hasta ahora esta especie solo está representada por el ejemplar tipo que se conserva en el Museo de la Universidad Nacional de San Juan.

Trucidocynodon riograndensis

Oliveira, Bento Soares y Schultz, 2010.

Este nuevo cinodonte carnívoro del Triásico Superior del sur de Brasil fue ampliamente estudiado y publicado recientemente a partir de un esqueleto casi completo procedente del Municipio de Agudo, ubicado unos kilómetros al oeste de la rica localidad fosilífera de Candelaria, RGS. *Trucidocynodon* es morfológicamente

muy similar a *Ecteninion* de la Formación Ischigualasto. Posee el cráneo relativamente angosto, alargado, con los arcos temporales poco proyectados lateralmente y sin la robustez característica de esos arcos presente en los chiniquodóntidos y otros galesaurios del Triásico. El paladar secundario óseo es primitivo como en *Ecteninion* ya que su borde posterior llega sólo hasta el cuarto post-canino, o sea hasta la mitad de la fila de estos dientes. Contrastando con este carácter plesiomorfo, presenta un orbitoesfenoides bien desarrollado, y el cavum epiptericum más reducido que en otros galesaurios.

En cuanto a la dentición parece evidente su relación con los chiniquodóntidos ya que muestra la cúspide “a”, muy proyectada distalmente e hipertrofiada.

La mandíbula presenta la sínfisis fusionada como en otros chiniquodóntidos. Muestra los caninos hipertrofiados ubicados en una posición muy anterior, y tres incisivos pequeños. Los post-caninos mandibulares

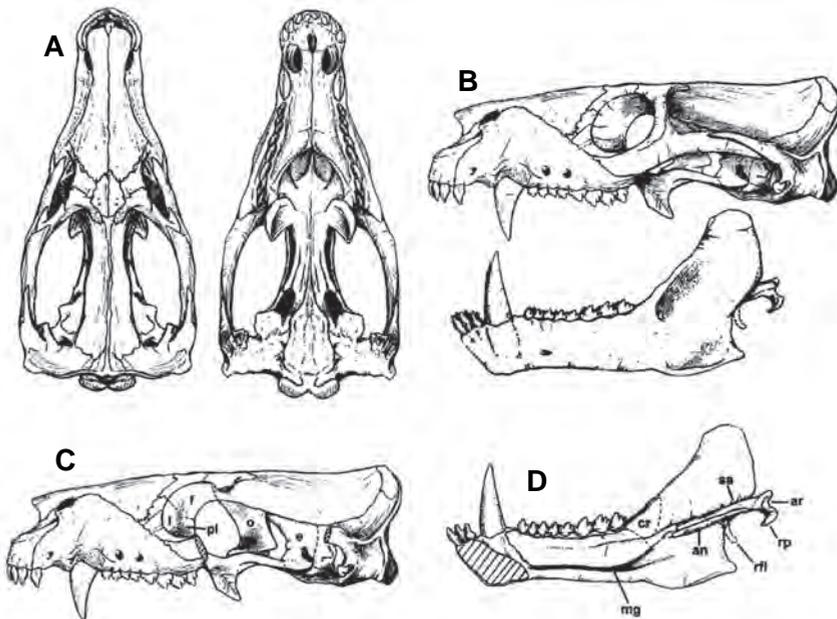


Fig. 5-14. *Trucidocynodon riograndensis*, reconstrucción del cráneo y mandíbula en vistas: A, dorsal, B, palatina, C, lateral, D, lateral del cráneo con el arco zigomático removido y E, vista medial de la mandíbula. Tomado de Oliveira *et al.*, 2010.

son morfológicamente similares a los superiores pero con mayor definición en las cúspides accesorias a la principal.

Sistemáticamente *Trucidocynodon* está muy relacionado a los chiniquodóntidos, pero los caracteres más primitivos hacen dudar de esta relación. Eventualmente ambos géneros, *Ecteninon* y *Trucidocynodon* son primitivos chiniquodóntidos mostrando divergencias evolutivas como resultado de sus hábitos más estrictamente carnívoros, eventualmente de predadores activos. Estas características comunes han sido notadas también por Martínez y colaboradores, quienes en 2013 establecieron la familia Ecteniniidae para abarcar ambos taxones. En ese mismo trabajo, estos autores describen el género y especie *Diegocanis elegans*, basado en un cráneo parcial muy semejante al de *Ecteninon* y procedente de la Formación Ischigualasto en la provincia de San Juan, y

consecuentemente lo incluyeron dentro de esa misma familia.

Candelariodon barberenai

Oliveira, Schultz, Soares y Rodríguez 2011.

Candelariodon es un pequeño cinodonte insectívoro – carnívoro del Triásico Medio, Formación Santa María. El único material disponible es una mandíbula inferior incompleta, pero con buena información sobre sus características dentarias que lo diferencia del resto de los cinodontes de Argentina y Brasil, conocidos hasta ahora. Los post-caninos posteriores poseen dos filas paralelas de cúspides orientadas axialmente, una bucal y otra lingual, integradas por cuatro cúspides cada una, lo cual indica una notable característica de esta especie. Los post-caninos anteriores poseen una cúspide principal orientada posteriormente, recordando la condición presente en los chiniquodóntidos.

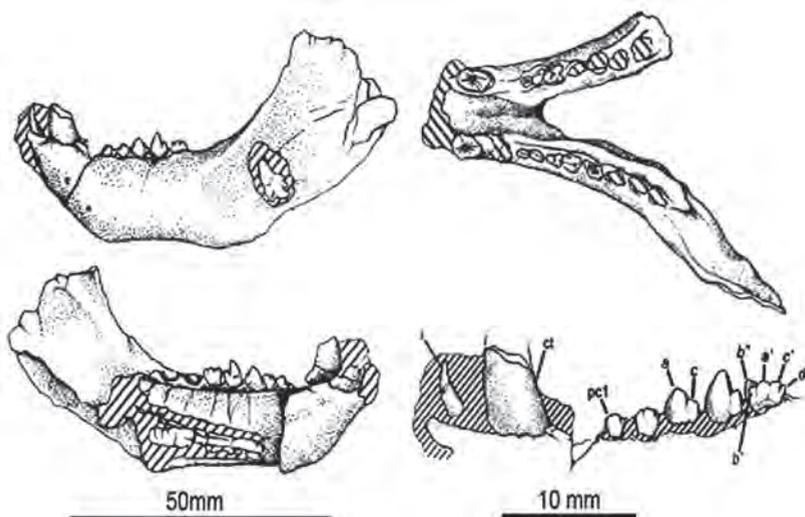
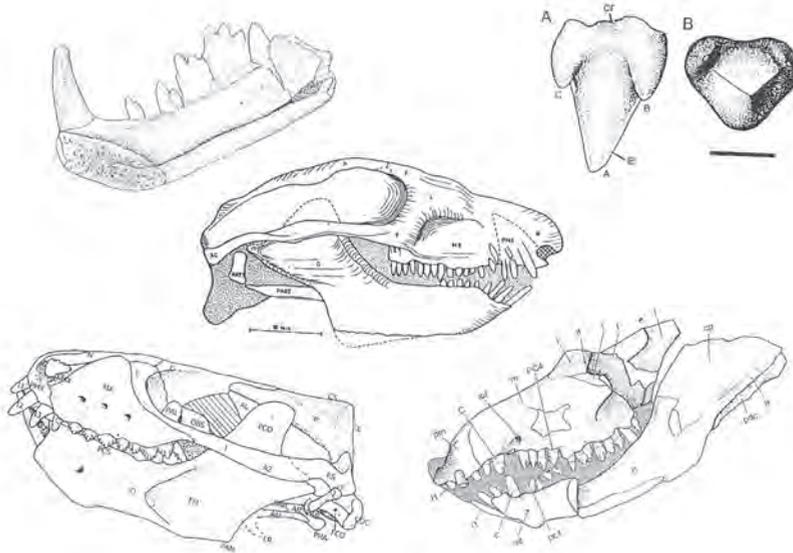


Fig. 5-15. *Candelariodon barberenai*. Diversas vistas de la mandíbula tipo, único material de esta especie. Tomado de Oliveira *et al.*, 2011.

Subclado Brasilodonta: Tritheledonta (in part.) Kemp, 2005.
LOS "ICTIDOSAURIA"
FAMILIA TRITHELEDONTIDAE



El término "Ictidosauria" fue propuesto por Broom (1912) para agrupar a tres formas incompletamente representadas de pequeños cinodontes muy derivados, procedentes de los Red Beds de África del Sur. Estos pequeños cinodontes presentan tipos dentarios muy distintos a los de típicos cinodontes como Thrinaxodontidae, Galesauridae, Cynognathidae y también de los cinodontes gonfodontes, lo cual alentó la diferenciación taxonómica informal reconocida por Broom (1912).

En la actualidad esas formas se consideran parte de la familia Tritheledontidae y a su vez Tritheledontidae y Brasilodontidae integran el subclado Brasilodonta del clado Epicynodontia de Hopson y Kitching (2001). Las formas mejor conocidas son *Pachygenelus monus* (Watson 1913), *Tritheledon riconoi* (Broom, 1912) y *Diarthrognathus bro-*

omi (Crompton, 1958), además de otras recientemente publicadas que se citan más abajo, y que representan una etapa evolutiva más próxima a la condición mamaliana que la de los típicos cinodontes triásicos conocidos hasta la década de 1990.

A estos "ictidosaurios" de África del Sur se les sumó *Chalimimia musteloides* de la Formación Los Colorados de Argentina descrito por Bonaparte en 1980. Este autor, al analizar las afinidades de *Chalimimia* objetó la agrupación de aquellas especies sudafricanas en una única familia, Tritheledontidae, propuesta por Hopson y Barghusen (1986) por cuanto existen diferencias muy marcadas en la dentición de *Pachygenelus* y *Tritheledon*. Por ello Bonaparte (1980) reconoció la validez de la familia Tritheledontidae, reconocida también por Hopson y Barghusen (1986), pero sólo para *Tritheledon* y *Diar-*

throgathus, y propuso la familia Pachygenelidae para incluir en ella los géneros *Pachygenelus* y *Chaliminia*. Esta propuesta no fue seguida por otros autores y se continúa incluyendo dentro de Tritheledontidae a géneros del Triásico superior y Jurásico inferior con patrones dentarios muy diferentes. Es probable que los "Ictidosauria" o Tritheledontidae, se caractericen por una serie de rasgos comunes como la pequeña talla, presencia de aberturas interpterigoideas, promontorium, caja encefálica expandida lateralmente, arco cigomático muy grácil, etc., independientemente de los tipos dentarios, los cuales podrían representar adaptaciones a dietas distintas sin importantes consecuencias filogenéticas.

Descubrimientos recientes de Trithelodontidae incluyen restos de una nueva especie, *Elliotherium kersteni* de Africa del Sur (Sidor and Hancox, 2006) y un nuevo ejemplar de *Chaliminia musteloides* dado a conocer por Martinelli y Rougier, (2007). Finalmente, en la Formación Caturrita del sur de Brasil fueron descubiertos y estudiados buenos ejemplares de un primitivo Tritheledontidae *Riograndia guaibaensis* (Bonaparte *et al.*, 2001; Soares, 2004) y una especie vinculada, *Trajatherium hernandezii* Martinelli *et al.*, 2004. En la discusión de las afinidades de *Riograndia guaibaensis* Bonaparte *et al.* (2001), señalaron la inconsistencia del alcance taxonómico atribuido a Trithelodontidae.

Las evidencias disponibles indican que los "ictidosaurios" de Broom (1912) del Jurásico inferior más los géneros del Triásico superior de América del Sur son parte de un subclado que convencionalmente llamamos Brasilodonta (Bonaparte, 2012).

Subclado Brasilodonta:

Tritheledonta (in part.) Kemp, 2005.

En un trabajo reciente, Bonaparte (2012) reconoció el sub-clado Brasilodontia para agrupar a los integrantes de las familias Brasilodontidae y Tritheledontidae, y así diferenciarlos taxonómicamente de los subclados Gomphodonta y Galesauria, todos

ellos integrantes del clado Epicynodontia de Hopson y Kitching, 2001.

Los Brasilodonta están bien caracterizados por su pequeña talla, posibles hábitos insectívoros, presencia de aberturas interpterigoideas, arco zigomático muy grácil, cresta parietal reducida dorsoventralmente, cavidad encefálica transversalmente amplia, presencia de promontorium, mandíbula larga y grácil con sinfisis libre, y otros caracteres. Las diferencias básicas entre Brasilodontidae y Tritheledontidae se dan en los caracteres más primitivos de la dentición y la mandíbula que presentan los primeros frente a la dentición sensiblemente más derivada de los Tritheledontidae. Diversos rasgos cráneo-mandibulares los diferencian del resto de los cinodontes triásicos tan claramente que hacen suponer un origen separado de los Brasilodonta, tal vez como una derivación muy temprana ocurrida dentro de los Procynosuchidae del límite Permo-Triásico. Crompton y Jenkins (1968), estudiando a los Tritheledontidae (Ictidosauria) registrados en el Triásico-Jurásico de Africa del Sur, consideraron que esos pequeños cinodontes muy derivados hacia la condición mamaliana muestran caracteres anatómicos que los diferencian totalmente del resto de los cinodontes y que debieron tener un origen distinto, presumiblemente entre los Scaloposauria del Pérmico Superior. Lamentablemente ese enunciado de Crompton y Jenkins no fue atendido por los paleontólogos que se han ocupado del origen de los mamíferos. Después de 45 años los descubrimientos y estudios sobre los pequeños brasilodóntidos del Triásico Superior del Sur de Brasil, (Bonaparte *et al.*, 2003; 2005; 2006; etc.) han confirmado las observaciones de Crompton y Jenkins (1968) y demostrado la gran diferencia anatómica con los cinodontes triásicos, y alentado el posible origen de ellos (incluso mamíferos) en grupos muy basales de cinodontes.

El registro de los Brasilodonta (sensu Bonaparte, 2012) ha sido muy prolífico a partir del Triásico Medio con *Protheriodon estu-*

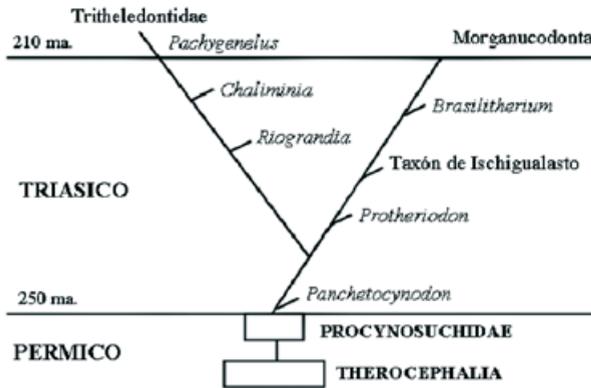


Fig. 6-1. Cladograma tentativo mostrando el origen y la dicotomía de los Brasilodonta en las familias Brasilodontidae y Tritheledontidae según Bonaparte 2012.

dianti con sus poco reducidos huesos postdentarios.

Vale señalar aquí que Tritheledontidae sensu Hopson y Barghusen (1986), (basados fundamentalmente en el género *Pachygenelus*) fueron considerados como el grupo hermano de los Mammalia, una interpretación adoptada por la mayoría de los paleontólogos hasta 2003, año en que se publicó el estudio de *Brasilodon* y *Brasilitherium* (Bonaparte *et al.*, 2003). En ese trabajo se propuso que estos pequeños cinodontes de Brasil, muy derivados, y que se tratan más adelante, representan al grupo hermano de los mamíferos.

Riograndia guuibensis Bonaparte, Ferigolo y Ribeiro, 2001.

Esta especie representa al más antiguo "ictidosaurio" registrado hasta el presente. Procede de los niveles de areniscas masivas de la Formación Caturrita (Andreis *et al.*, 1980) del estado de Río Grande do Sul, Brasil. Estas areniscas corresponden aproximadamente a los niveles inferiores o medios de la Formación Los Colorados de Argentina, portadores del dicinodonte *Jachaleria colorata* Bonaparte (1971), que también está presente en la citada unidad del sur de Brasil. Su antigüedad probable es, en consecuencia, Coloradense inferior, aproximadamente Noriano inferior de la escala geocronológica europea.

Riograndia fue dado a conocer a partir de un cráneo incompleto y varias mandíbulas que muestran los caracteres diagnósticos de los "ictidosaurios" en su dentición anterior. Posee tres incisivos en el premaxilar y tres en la mandíbula; el tercer incisivo (I3) del premaxilar es hipertrofiado, los incisivos primero y segundo (I1, I2) están reducidos o atrofiados, en tanto que los incisivos inferiores muestran una condición inversa, con el incisivo uno (i1) hipertrofiado y los incisivos dos y tres (i2, i3) atrofiados.

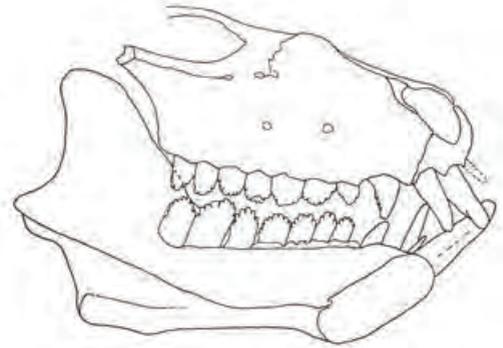


Fig. 6-2. *Riograndia guuibensis*, sector anterior del cráneo y mandíbulas del ejemplar tipo, procedentes de la Formación Caturrita del sur de Brasil y depositado en las colecciones del Museo de Ciencias Naturales de la Fundación Zoobotánica de Porto Alegre, Brasil. Tomado de Bonaparte, Ferigolo y Ribeiro, 2001.

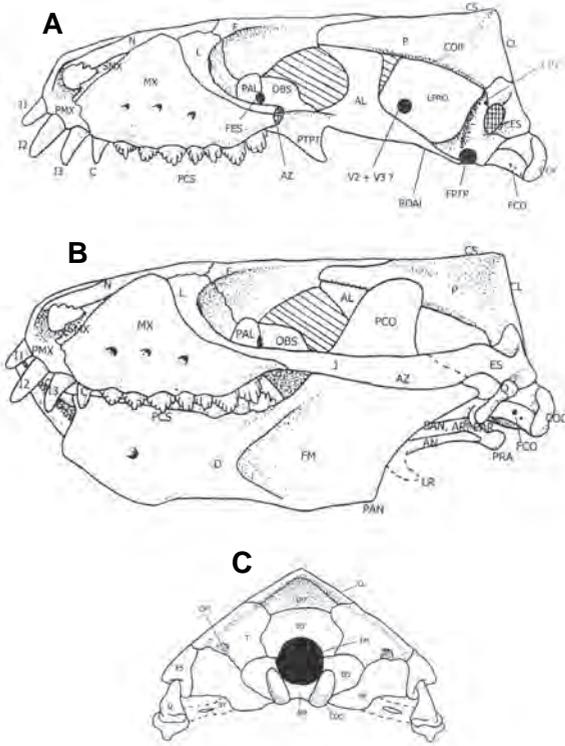


Fig. 6-3. *Riograndia guaibensis*, reconstrucción del cráneo en vistas: A, lateral (sin el arco temporal); B, lateral de cráneo y mandíbula; C, occipital del cráneo. Tomado de M. Bento Soares, 2004.

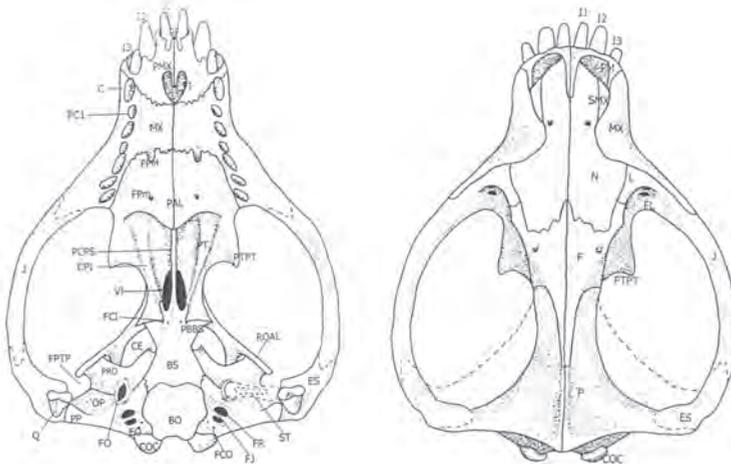


Fig. 6-4. *Riograndia guaibensis*, vistas palatina y dorsal del cráneo muy completo de un ejemplar procedente de la Formación Caturrita, cercanías de Candelaria. Depositado en las colecciones paleontológicas de la Universidad Federal de Río Grande do Sul. Tomado de M. Bento Soares, 2004.

Una condición similar de los caracteres de los dientes anteriores se halla presente en *Pachygenelus* (Hopson, com. pers.) y en *Chalimimia* (Bonaparte, 1981).

Riograndia posee otros caracteres comunes con los “ictidosaurios” citados, como la falta del arco postorbitario y la ausencia de prefrontal y postorbitario. Esto ha permitido observar que el frontal delimita el borde ántero-dorsal de la órbita, una condición mamaliana típica. Los caninos de *Riograndia* generalmente están poco desarrollados como en otros “ictidosaurios”, en tanto que los postcaninos muestran una estructura completamente distinta, lo cual ha dado lugar a la propuesta de reconocer una familia diferente: Riograndiidae (Bonaparte *et al.*, 2001), idea abandonada en la actualidad, por razones expuestas al principio de este capítulo.

Estos dientes son transversalmente planos y poseen el borde de la corona provisto de 6 a 9 pequeñas cúspides, delimitadas por surcos bien definidos.

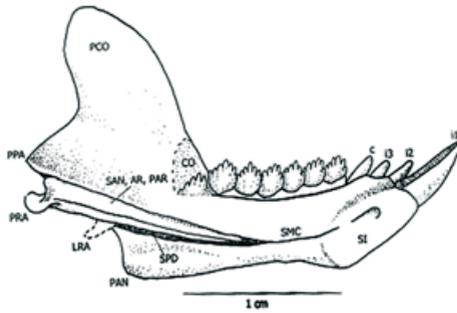


Fig. 6-5. Vista interna de la rama mandibular de *Riograndia*. Según Bento Soares, 2004.

En años recientes fueron encontrados ejemplares adicionales, entre ellos un cráneo y mandíbulas muy completos, brindan diversa información adicional sobre su anatomía craneana y dentaria, especialmente en los incisivos superiores que muestran algunas diferencias con el restante material de la especie.

Este material completo ha sido motivo de una tesis doctoral realizada por Marina Bento Soares, quien nos ha legado un detallado e inteligente análisis comparativo de esta especie. Sus conclusiones muestran que *Riograndia* es una especie con caracteres muy derivados en la estructura del paladar secundario y en la inferida osificación del paladar primario para albergar supuestas estructuras nasofaríngeas y el tubo de eustaquio.

Estas observaciones nos han permitido interpretar que la vacuidad interpterigoidea es una pre-condición para la formación del paladar primario, transversalmente ancho, que está presente en *Morganucodon* y otros primitivos mamíferos. Otros caracteres del basicraneo, de la región del oído interno, y de la pared lateral del neurocraneo identifican notablemente a *Riograndia* con formas derivadas del Jurásico Inferior como *Pachygenelus* y aún con el mamífero primitivo *Morganucodon*.

La dentición postcanina de *Riograndia*, tanto la superior como la inferior, son difíciles de interpretar filogenéticamente pues son radicalmente distintas a lo conocido entre los brasilodóntidos, aún cuando la identidad de sus caracteres anatómicos craneanos ha permitido reconocerlos como “grupo hermano” (Bonaparte, 2011, 2012).

También se ha hipotetizado que los postcaninos de *Riograndia* habrían reducido el número y distribución de sus cúspides dando lugar a la dentición postcanina de los restantes “ictidosaurios”.

La tarea de recolección del mejor ejemplar de *Riograndia guaibensis* tuvo ciertos percalces que merecen ser reseñados por ser parte de los trasfondos que más de una vez debe afrontar el paleontólogo para llevar adelante sus trabajos de exploraciones.

En Julio de 2000, después de trabajar con mucho éxito en Faxinal do Soturno, visitamos la localidad fosilífera de Sesmaría do Pinhal. La comisión paleontológica, encabezada por el Prof. Dr. Mario Costa Barbarena, la integraron el que esto escribe, el técnico

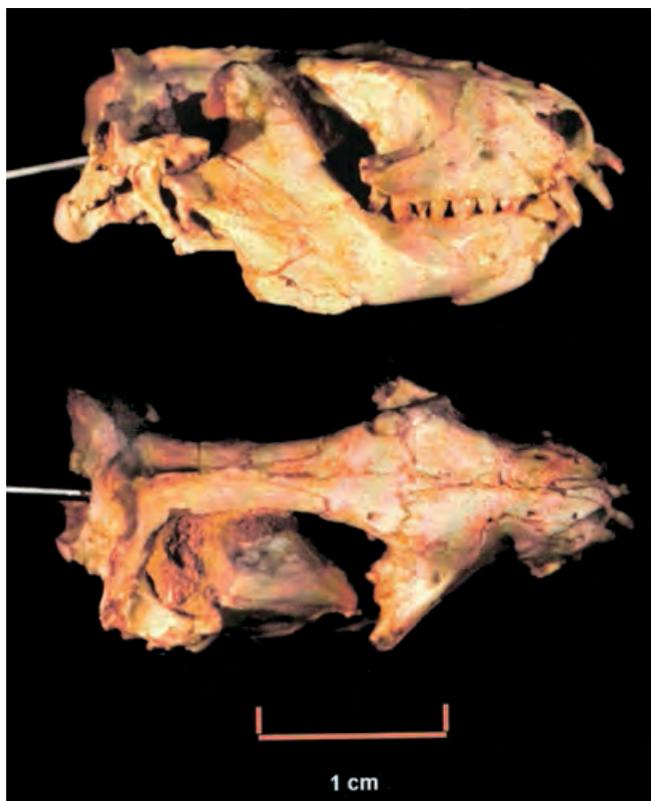


Fig. 6-6. *Riograndia guaibensis*, el notable ejemplar de Sesmaria do Pinhal depositado en la colección de la UFRGS de Porto Alegre, vistas lateral y dorsal.

co Sr. Daniel Hernández, y los estudiantes Agustín Martinelli y Rogerio Rupert, en un vehículo con chofer de la UFRGS.

Al cabo de una hora aproximadamente de iniciadas las tareas, Martinelli descubrió restos bien preservados de un pequeño cinodonte y, justo al mismo tiempo recibimos, sorprendidos, la visita de un Juez de Candelaria escoltado por agentes de la Brigada Militar. Con muy poca cortesía el Juez conminó al Prof. Barberena y su comisión, a que se retirasen del lugar en el término de 5 minutos ante la falta de un permiso para realizar exploraciones paleontológicas que otorga la Dirección Nacional de Producción Mineral. En vano trató de explicar el Prof. Barberena que la Universidad Federal tiene jurisdicción en todo el Estado de Río Grande do Sul para realizar exploraciones e investigaciones de distinta índole. De tal forma,

Barberena muy azorado nos dijo: “Bona, dejemos todo y nos vamos de inmediato”. Así ocurrió, pero al día siguiente, con una molesta lluvia, realizamos una operación “comando” protagonizada por Daniel Hernández, a quien dejamos en el lugar para extraer, como sea, los restos descubiertos el día anterior. Daniel los recogió como pudo en 10 minutos, tiempo en el que regresamos con el vehículo para levantar a Daniel y su preciosa carga.

Una vez preparado el material reveló ser un tritheledontido, el primero registrado en Brasil, lamentablemente extraído con tal apuro que diversas piezas óseas se habrán perdido.

No obstante, se conservaron piezas diagnósticas, incompletas, del cráneo y postcráneo que permitieron su estudio y comparación.

Chaliminia musteloides Bonaparte, 1980.

Chaliminia musteloides procede de los niveles más altos de la Formación Los Colorados que se exponen al pie del Cerro Rajado, La Rioja, Argentina, de antigüedad Coloradense superior (Bonaparte, 1973), aproximadamente Noriano superior de la escala geocronológica europea. Sería algo más reciente que *Riograndia* del sur de Brasil, pero más antiguo que los "ictidosaurios" de África del Sur que se han citado más arriba.

El material conocido de *Chaliminia* incluye el holotipo coleccionado por el autor y colaboradores en 1970, el que consiste de un cráneo y mandíbulas articuladas, pertenecientes a la colección del Instituto-Fundación M. Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, con el número PVL. 3857. Además, recientemente se ha coleccionado un cráneo incompleto de *Chaliminia* que fue descrito por Martinelli y Rougier, (2007), depositado en el Museo de la Universidad Nacional de La Rioja.

Chaliminia posee una amplia caja craneana y, supuestamente, una breve cresta parietal de la que sólo se ha conservado el sector más posterior. Como en otros "ictidosaurios" no posee el arco postorbitario y los frontales delimitan las órbitas. El arco cigomático es una delgada barra ósea, dorsoventralmente breve, formando un escalón marcado en su unión con el maxilar.

Probablemente, *Chaliminia* no poseía doble articulación mandibular, limitándose esta al cuadrado y articular. No obstante,

la proximidad entre el proceso articular del dentario y el escamosal es muy marcada.

La región anterior del hocico presenta una curvatura ventral de los nasales, lo cual indica que las narinas externas tenían una posición muy anterior, protegidas dorsalmente por la citada expansión de los nasales, eventualmente relacionada a hábitos excavadores.

En la región palatina *Chaliminia* presenta amplias vacuidades interpterigoideas separadas por el proceso cultriforme del paraesfenoides y bordeadas lateralmente por los transversalmente amplios pterigoides. Estas vacuidades se han registrado en todos los "ictidosaurios", y representan una etapa inicial para la formación del paladar primario ancho transversalmente, supuestamente para albergar órganos nasofaríngeos y el tubo de Eustaquio, caracteres presentes en los mamíferos más primitivos (Barghusen, 1986).

La dentición anterior de *Chaliminia* muestra tres incisivos inferiores procumbentes, con el incisivo uno (i1) de mayor tamaño que los restantes. Los incisivos superiores, no muy bien preservados, muestran un diastema entre el incisivo uno de cada premaxilar, formando un espacio en donde se acomodaban los incisivos inferiores al cerrarse la boca.

Los postcaninos superiores presentan una extensa cúspide central y probablemente una cúspide accesoria anterior y otra posterior más pequeñas, dispuestas en un plano más dorsal que la cúspide principal en el lado bucal.



Fig. 6-7. *Chaliminia musteloides*. Vista lateral derecha del holotipo. Depositado en las colecciones de la Fundación - Instituto M. Lillo, de la Univ. Nac. de Tucumán.

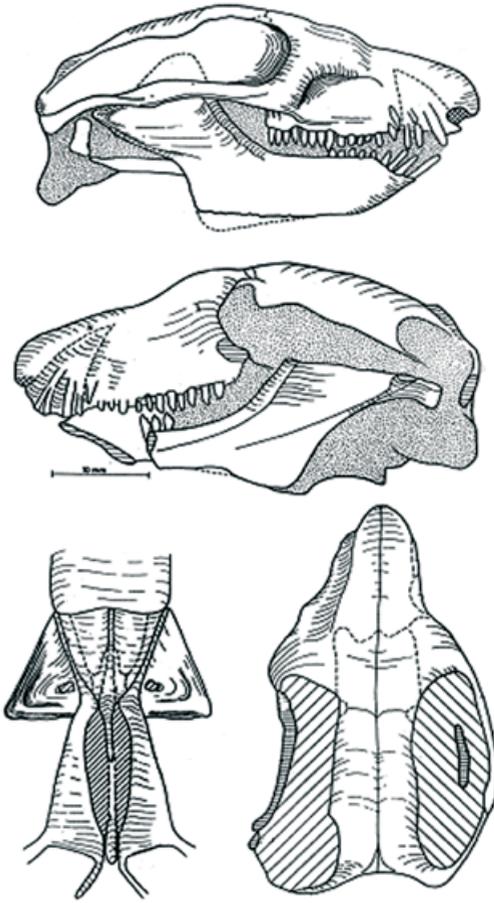


Fig. 6-8. *Chalimnia musteloides*, Vistas del cráneo y mandíbula holotipo, vista lateral derecha; lateral izquierda; dorsal y región palatina, incluyendo las aperturas interpterygoideas. Procedente de la sección superior de la Formación Los Colorados, La Rioja. Depositado en las colecciones paleontológicas del Instituto Miguel Lillo, Univ. Nac. de Tucumán.



Fig. 6- 9. *Neoaetosauroides engaeus*, un tecodonte acorazado frecuente en los niveles superiores de la Form. Los Colorados. Se infiere que habría sido parte de la comunidad faunística de Chalimnia.

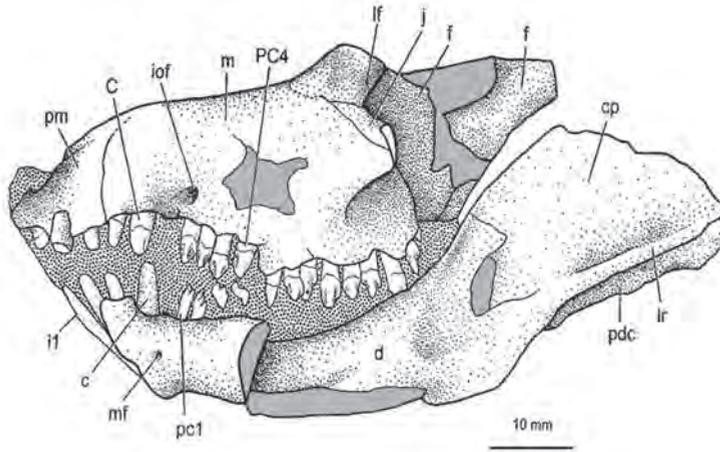


Fig. 6-10. Este segundo ejemplar incompleto de *Chaliminia* fue descubierto recientemente en la sección superior de la Formación Los Colorados, La Rioja. Tomado de Martinelli y Rougier, 2007.

Los postcaninos inferiores, transversalmente planos, son típicos de “ictidosaurios”, con una cúspide anterior alta que es sucedida por dos o tres cúspides progresivamente más bajas, hacia atrás.

Chaliminia junto a otros “ictidosaurios” conocidos del Triásico superior y Jurásico inferior de diversos continentes, demuestran que el grupo alcanzó una gran distribución geográfica.

El estudio del nuevo espécimen de Martinelli y Rougier (2007) reportó algunos detalles del neurocráneo, aunque se prestó más atención a la filogenia de los “ictidosaurios”. Llama la atención que consideraran a *Riograndia* fuera de la familia Tritheledontidae.

Irajatherium hernandezii

Martinelli *et al.*, 2004.

Se trata de una especie incompletamente representada, procedente de la localidad fosilífera de Sesmaria do Pinhal, en el Municipio de Candelaria, Río Grande do Sul, de los niveles de areniscas masivas de la Formación Caturrita.

Irajatherium se encontró asociado en los mismos niveles, con *Riograndia*, los brasilotóntidos *Brasilodonta* y *Brasilitherium*, el esfenodonte *Clevosaurus*, el procolofónido

Soturnia (Cisneros y Schultz, 2003), y restos de Archosauria indeterminados.

El material tipo consiste de un maxilar izquierdo incompleto con sus postcaninos, el dentario izquierdo incompleto con tres postcaninos, y del postcráneo sólo el húmero y fémur izquierdos.

La dentición superior de *Irajatherium* consiste en un número desconocido de postcaninos provistos de una cúspide central grande y dos pequeñas cúspides accesorias, una anterior y otra posterior, básicamente comparables a *Pachygenelus* del Jurásico Inferior de África del Sur (Broom, 1912, Watson, 1913, Gow, 1980, 2001) y Canadá (Shubin *et al.*, 1991). Los postcaninos inferiores presentan una cúspide anterior grande, algo recurvada hacia atrás, seguida de dos cúspides progresivamente más pequeñas, muy similar a *Pachygenelus* y comparable, básicamente al plan presente en *Chaliminia* (Bonaparte, 1980). Tanto los postcaninos superiores como los inferiores se imbrican progresivamente hacia atrás, de tal modo que el sector más posterior de los postcaninos es cubierto lateralmente por la parte anterior del diente que le sigue.

Diversos caracteres observados en el húmero de *Irajatherium* sugieren hábitos fosoriales, particularmente por la presencia de

una fuerte depresión próximo-ventral y la presencia de dos procesos óseos sobre la cara medial y ventral del robusto húmero. Es probable que los hábitos fosoriales inferidos para *Irajatherium* hayan sido muy generalizados entre los cinodontes de talla pequeña que conocemos del Triásico Medio y Superior.

Irajatherium, con sus caracteres dentarios diagnósticos, y típicos de Tritheledontidae, nos muestra que esta familia de pequeños cinodontes ya estaba bien definida antes de fines del Triásico, y que los géneros *Pachygenelus*, *Diarthrognathus* y *Tritheledon*, del Jurásico inferior podrían representar la etapa final del biocrón de estos cinodontes derivados.



Fig. 6- 12. El Dr. A. W. Crompton realizó importantes estudios sobre los “ictidosaurios” del Jurásico inferior de Sudáfrica

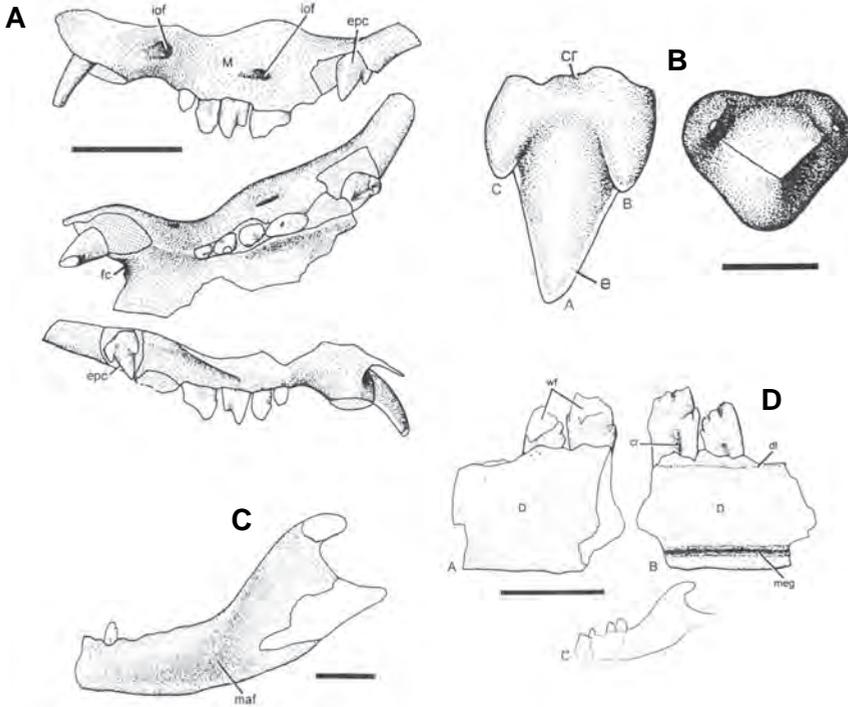
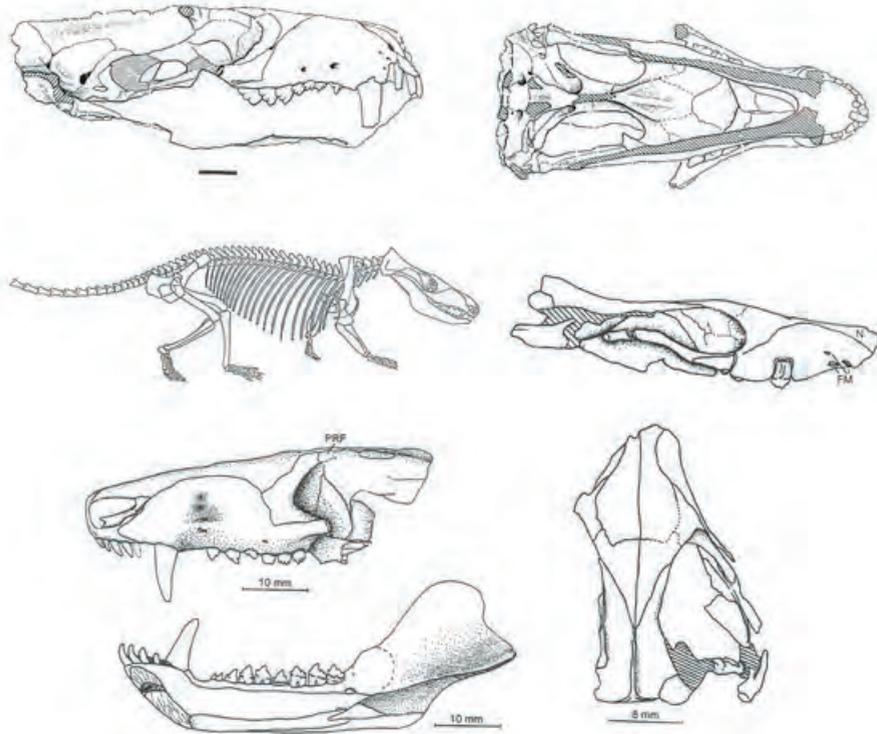


Fig. 6-11. *Irajatherium hernandesi*, material tipo procedente de la Formación Caturrita de Ses maria de Pinhal, cercanías de Candelaria, sur de Brasil. A: Maxilar izquierdo en vista lateral, palatina y medial; B: Vistas lateral y oclusal de un postcanino; C: vista lateral de la mandíbula incompleta y D: Fragmento de dentario con dos postcaninos en vista lateral y medial. Depositado en las colecciones de la Universidad Federal de Río Grande do Sul. Tomado de Martinelli *et al.*, 2004.

CINODONTES TENTATIVAMENTE
BRASILODONTIDAE



El reestudio reciente de *Therioherpeton carnini* y *Prozostrodon brasiliensis* (Bonaparte y Barberena, 2001) considerados como “cinodontes de afinidades inciertas” en la primera edición de este libro (Bonaparte y Migale, 2010: 123), creemos más acertado considerarlos como integrantes de Brasilodontidae, mostrando algunas diferencias que solo serían de orden genérico. Cabe recordar que tanto *Therioherpeton* como *Prozostrodon* son de antigüedad más reciente que *Protheriodon* (Triásico Medio), y más antiguos que *Brasilodon*, *Brasilitherium* y *Minicynodon*, diferenciándose así tanto de

unos como de los otros. No obstante, en una apreciación más amplia de la supuesta diversidad de especies que habrían integrado a la familia Brasilodontidae en los enormes tiempos transcurridos entre el Triásico Medio y el Noriano del Triásico Superior (aproximadamente 10 a 12 millones de años), creemos más acertado referir estos géneros a Brasilodontidae por presentar numerosos caracteres propios de esa familia, aún cuando los incompletos cráneos de ambos taxones no conservaron ciertos caracteres claves p.e. las vacuidades interpterigoideas, que generaron dudas y confusión.

Familia "Therioherpetidae"

Bonaparte y Barberena, 1975.

Las relaciones sistemáticas de esta familia de cinodontes muy avanzados están en situación incierta debido a que las evidencias craneodentarias disponibles son incompletas, especialmente por la falta de la serie de postcaninos, la ausencia del basicráneo y de información sobre el paladar primario. No obstante, los caracteres preservados, reestudiados frente a hallazgos recientes confirman su vinculación con el o los grupos ancestrales a los mamíferos, tal como fue expresado por los autores en 1975.

Therioherpeton cargini

Bonaparte y Barberena, 1975.

El tipo de *Therioherpeton cargini* consiste en un pequeño esqueleto incompleto, que fue encontrado entre las costillas de un rincosaurio mientras se realizaban las tareas de preparación de este último. La indudable asociación de *Therioherpeton* con un rincosaurio nos demuestra que es más antiguo, dentro del Triásico Superior, que los típicos brasilodóntidos de la Formación Caturrita (Andreis *et al.*, 1980) en donde se han registrado una variada asociación de tetrápodos del Noriano Inferior (Coloradense inferior, sensu Bonaparte, 1973).

Por cierto que esa antigüedad intermedia de *Therioherpeton* entre la de *Protheriodon* y la de los típicos brasilodóntidos (*Brasilodon*, *Brasilitherium* y *Minicynodon*), es de sumo

interés para evaluar la historia evolutiva de esta familia de "protomamíferos".

Therioherpeton procede de la Formación Santa María, a unos 200 metros al Noroeste del lugar conocido como cerro Cerriquito, en el Municipio de Santa María, Estado de Río Grande do Sul, Brasil. Su antigüedad, corresponde al Ischigualastense (Bonaparte, 1973), y sería correlacionable con el Carniano medio o superior de la escala geocronológica europea.

El cráneo y fragmento mandibular preservados muestran diversos caracteres mamalianos, especialmente la reducida cresta parietal, la caja encefálica dilatada y transversalmente ancha, el arco cigomático muy grácil, de sección triangular, la ausencia de prefrontal, postorbitario y de la barra postorbitaria, y el frontal que bordea ampliamente la órbita y que contacta ventralmente con el palatino por medio de su proceso o ala orbital.

Estos caracteres, más el extenso paladar secundario óseo y los postcaninos de tipo triconodonte con incipiente proceso de bifurcación de sus raíces, permitieron interpretar que *Therioherpeton* debía estar vinculado con el grupo ancestral de los mamíferos (Bonaparte y Barberena, 1975, 2001).

Sus postcaninos, por un lado derivados por el proceso de bifurcación de sus raíces, muestran al mismo tiempo caracteres primitivos por el tipo de reemplazo dentario alternado que poseen, evidenciado por el

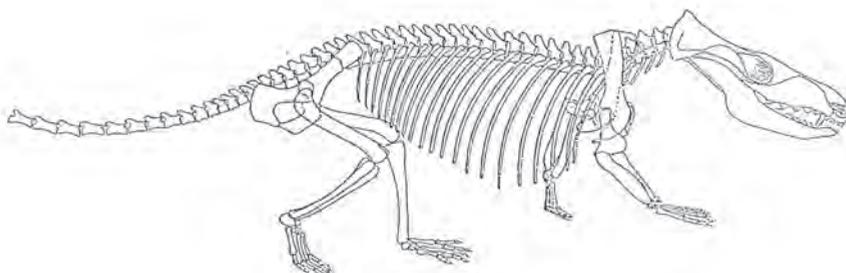


Fig. 7-1. Reconstrucción del esqueleto de *Therioherpeton cargini*, basado en abundante material, aunque con porciones incompletas. Originales en el Patronato Alvez Ramos, Santa María. Río Grande do Sul.

diferente grado de ajuste entre sus dientes fragmentados y alvéolos a lo largo de la secuencia observada en el maxilar derecho. Este carácter sugiere que *Therioherpeton* es un taxón primitivo, con numerosos caracteres mamalianos que nos permiten referirlo a la familia Brasilodontidae.

Más recientemente Bonaparte y Barbarena (2001) estudiaron el postcráneo de *Therioherpeton* que, aunque incompleto, posee numerosa información anatómica de especial interés filogenético. La mayor parte del postcráneo estaba articulado en su posición original, aunque resultó afectado en parte

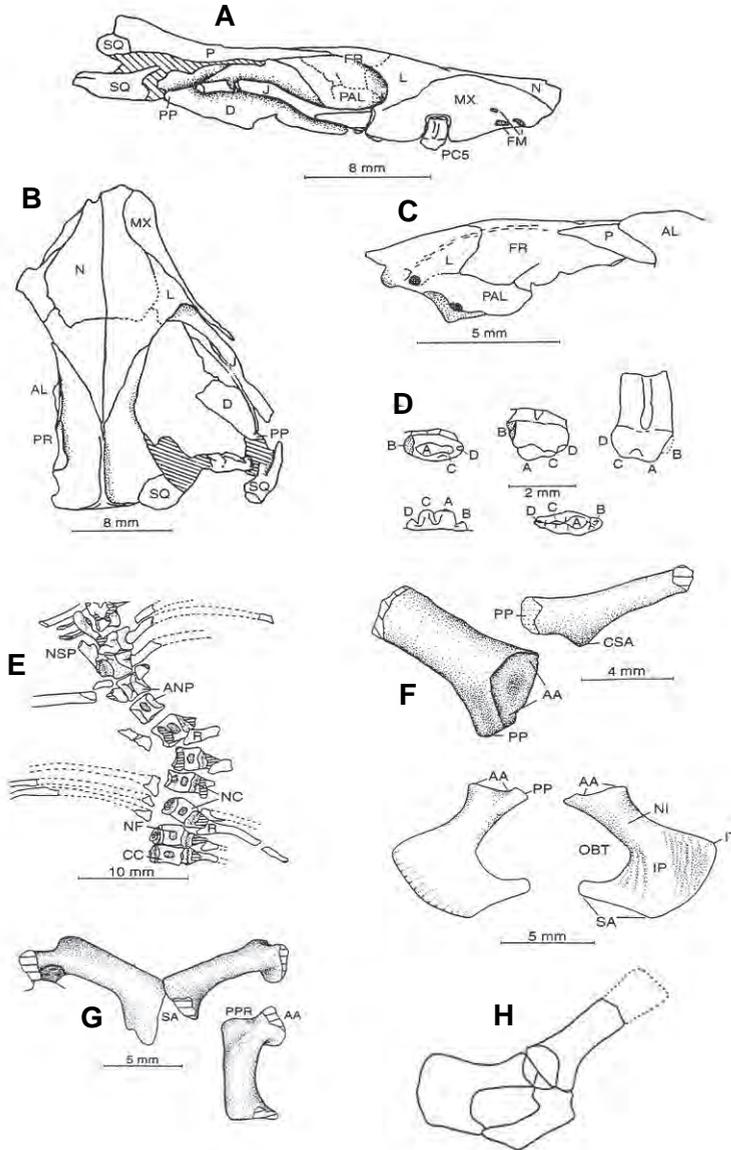


Fig. 7-2. *Therioherpeton carnigini*, Cráneo en vistas lateral A, dorsal B y región interorbitaria C, según se ha preservado; D, postcaninos superiores y uno inferior; E, secuencia vertebral presacra en vista dorsal; F, ilion izquierdo en vista lateral y medial; G, ambos pubis en vista ventral; H: reconstrucción de la pelvis en vista lateral derecha. Sección superior de la Formación Santa María, proximidades de Santa María, Río Grande do Sul, Brasil. Tomado de Bonaparte y Barbarena, 1975 y 2001. Depositado en el Museo del Patronato Alves Ramos, ciudad de Santa María.

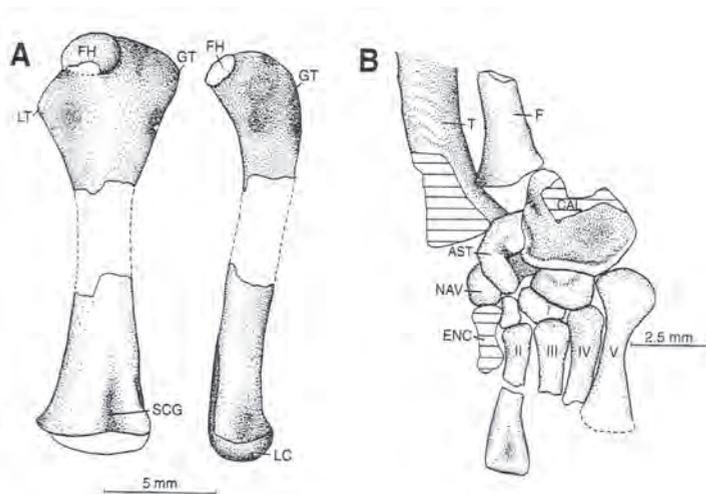


Fig. 7-3.
Therioherpeton cargini, A, reconstrucción del fémur en vistas dorsal y lateral; B, pie izquierdo en vista laterodorsal.

durante los trabajos de preparación debido a su muy pequeño tamaño y la falta de experiencia local en ese tiempo (1970) para tratar ese tipo de material.

La columna vertebral, preservada en gran parte, muestra una secuencia articulada de 16 vértebras (la última cervical y 15 dorsales), en las que se aprecia el amplio canal neural que poseen, más ancho que los centros vertebrales debido a una inflexión lateral que muestran los pedicelos de los arcos neurales. Este carácter se interpreta como evidencia de una organización neural más derivada que en los típicos cinodontes probainognátidos, chiniquodóntidos, etc. Las vértebras cervicales conservadas, asociadas a restos de la cintura pectoral, poseen los centros vertebrales anchos transversalmente, dorsoventralmente bajos y ánteroposteriormente cortos. Las numerosas costillas preservadas, que están articuladas a las vértebras dorsales, no presentan procesos uncinados o sobrepuestos, y poseen una sección aproximadamente en forma de 8.

En la cintura pélvica también se observan caracteres derivados, mostrando los bordes dorsal y ventral del ilion paralelos y sin el proceso postacetabular característico de los cinodontes del Triásico, carácter que lo acerca mucho a la condición mamaliana. En el fémur se observa que el trocánter mayor

se encuentra en una posición muy dorsal, al mismo nivel de la cabeza femoral. Otros rasgos del fémur se observan en la posición del trocánter menor y en los cóndilos distales que sugieren caracteres muy derivados dentro de Cynodontia.

El panorama general de la anatomía postcraneana de *Therioherpeton* indica un grado de derivación (o especialización) comparable al presente en *Oligokyphus* y *Pachygenelus* (Hopson, com. pers.) del Jurásico Inferior de Europa y África del Sur, respectivamente. Pero a diferencia de esos taxones, que han sido considerados como representantes del grupo hermano de los mamíferos (Kemp, 1982; Hopson y Barghusen, 1986), *Therioherpeton* aún con su magra información dentaria muestra que ella no contradice, como en aquellos, su posible relación ancestral con los más primitivos mamíferos como *Morganucodon* y *Kuehneotherium*.

Prozostrodon brasiliensis

Bonaparte & Barberena, 2001.

El tipo de esta especie fue originalmente descrito como *Thrinaxodon brasiliensis* por Barberena, Bonaparte y Teixeira (1987) y posteriormente reestudiado por Bonaparte y Barberena (2001). El material consiste de un cráneo incompleto al que le falta la región temporo-occipital y el basicráneo. Po-

see bien preservada la región interorbitaria y rostral con su serie dentaria, ambas mandíbulas con sus denticiones y algunas piezas del postcráneo. Procede de la parte superior de la Formación Santa María, en las proximidades del cerro Cerriquito, Municipio de Santa María, Estado de Río Grande do Sul, Brasil. Su antigüedad corresponde aproximadamente al Ischigualastense (Bonaparte, 1973), correlacionable con el Carniano medio a superior de la escala geocronológica europea.

Su cráneo completo mediría unos 7 cm. de largo total, o sea aproximadamente del tamaño de *Probainognathus*. Pero a diferencia de éste muestra numerosos caracteres derivados, como la presencia vestigial del prefrontal y el postorbitario, un extenso lacrimal, y el frontal bordeando la órbita y con un amplio proceso ventral u orbitario. El carácter vestigial de prefrontal y postorbitario indica una etapa evolutiva previa a la de los cinodontes triteledontidos, tritiledontidos y brasilodontidos que ya no los poseen.

La región interorbitaria de *Prozostrodon* muestra una osificación avanzada, con amplios contactos entre el proceso orbital del palatino, proceso orbital del frontal y el orbitoesfenoides, lo cual sugiere una etapa próxima a la condición mamaliana. En la región palatina, el paladar secundario óseo, incompletamente preservado, demuestra que se extendía más atrás que el último postcanino, carácter ya presente en los cinodontes chiniquodontidos.

La dentición de *Prozostrodon* muestra la presencia de 5 incisivos superiores y 4 inferiores, estos últimos no procumbentes. Los postcaninos superiores son del tipo triconodonte con sus cúspides alineadas axialmente y sin cíngulos bucales.

Los postcaninos inferiores, en número de 8-9, también son de tipo triconodonte, con las cúspides alineadas, pero a diferencia de los superiores presentan un cíngulo lingual desarrollado en sus últimos cuatro postcaninos, el que disminuye hasta desaparecer en los dos primeros postcaninos. La inci-

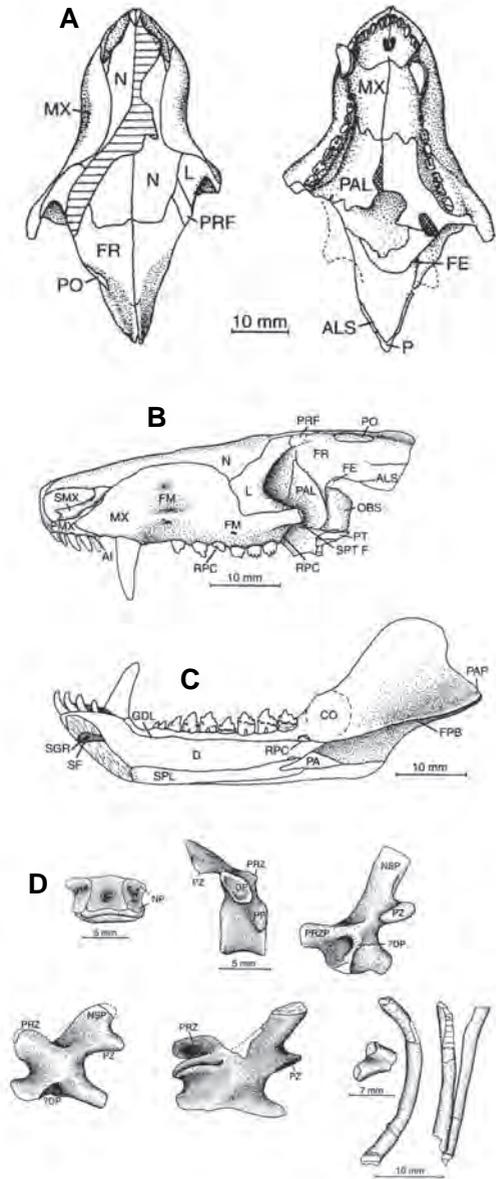


Fig. 7-4. *Prozostrodon brasiliensis*, vistas del ejemplar tipo; A, vistas dorsal y palatina del cráneo incompleto; B, Vista lateral del mismo cráneo; C, vista medial de la mandíbula y D, diversas vértebras y costillas. Sección superior Formación Santa María, Río Grande do Sul, Brasil. Depositado en las colecciones de la Universidad Federal de Río Grande do Sul. Tomado de Bonaparte y Barberena, 2001.

piente bifurcación de la raíz está presente en los postcaninos superiores e inferiores. No se han observado facetas de desgaste en sus postcaninos, lo que hace suponer que aún no se habría desarrollado el sistema de oclusión dentaria ajustada característico de los brasilodóntidos y los mamíferos más primitivos.

La mandíbula de *Prozostrodon* es relativamente gracil, más bien baja dorsoventralmente y larga anteroposteriormente, con la sínfisis no fusionada y el sector anterior que incluye incisivos y caninos, dispuesta en un plano más dorsal que la región alveolar de los postcaninos, carácter que con variantes está presente en *Brasilodon* y *Brasilitherium*.

El escaso material postcraneano de *Prozostrodon* coincide en mostrar algunos caracteres derivados como en *Therioherpeton*, que indican más similitudes a la condición mamaliana que a los chiniquodóntidos y probainognátidos. Entre ellos tenemos que los centros vertebrales cervicales son anteroposteriormente cortos, transversalmente anchos y dorsoventralmente bajos. Asimismo, la lámina ilíaca posee bordes dorsal y

ventral subparalelos y el proceso postacetabular está muy reducido.

A pesar de lo incompleto del material disponible, estas afinidades justifican su asignación preliminar a la familia Brasilodontidae, pero reconociendo que se trata de un taxón con significativas diferencias con respecto al resto de los brasilodóntidos, lo cual sugiere una interesante diversidad entre sus componentes.

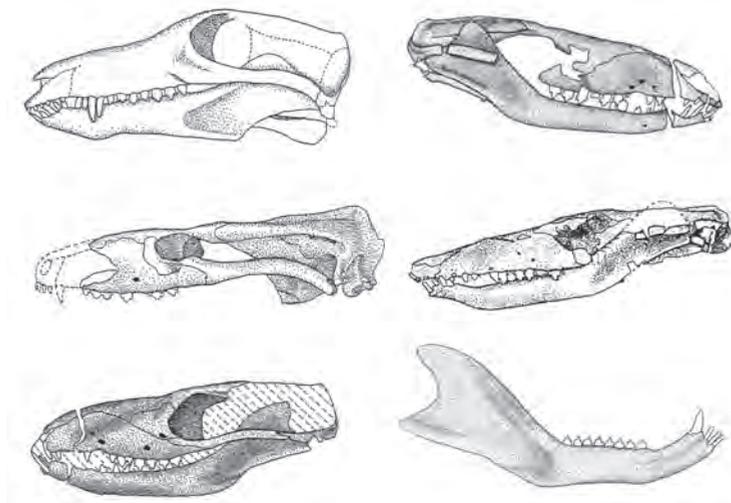
A este respecto, Hopson y Kitching (2011: 27) han comentado sobre los géneros *Therioherpeton* y *Prozostrodon* (traducido del inglés): “Bonaparte y Barbarena (2001) describen dos cinodontes carnívoros del Triásico Tardío que son también muy mamalianos en su postráneo y que parecen superar el gap morfológico entre *Probainognathus* y los Tritheledontidae mammaliaformes en la morfología craneana y dental”. “Creemos que estos nuevos cinodontes del Triásico Tardío proveerán evidencias críticas para reconocer la dicotomía Probainognatha-Cynognatha y también la presencia de una cantidad extraordinaria de homoplasias en la evolución de los eucynodontes”.



Fig. 7-5. *Prozostrodon brasiliensis*. Rama mandibular derecha en vista lateral del material holotípico.

Subclado Brasilodonta

FAMILIA BRASILODONTIDAE



De acuerdo a lo expuesto en el capítulo anterior, consideramos que la familia Brasilodontidae se encuentra basada en diversos caracteres anatómicos bien fundamentados. Los géneros que consideramos a continuación son los que nos han brindado la totalidad de la información básica en la que se sustenta esta familia del subclado Brasilodonta (Bonaparte 2012).

Protheriodon estudianti (Bonaparte *et al.*, 2006) de la sección inferior de la Formación Santa María (Triásico Medio) y los tres restantes, *Brasilodon*, *Brasilitherium* y *Minicynodon*, que proceden de la Formación Caturrita (Andreis *et al.*, 1980; Bonaparte *et al.*, 2003, 2005, 2009) de edad Coloradense Inferior (Noriano inferior), abarcan un amplio biocrón del orden de 8 a 10 millones de años.

Se trata de cinodontes no mamalianos provistos de cráneos relativamente angostos y alargados con el hocico bien desarrollado, los caninos superiores lejos del borde

anterior del premaxilar, arcos temporales formados por yugales gráciles y dorsoventralmente reducidos, postcaninos con incipiente bifurcación de la raíz, presencia de paladar primario transversalmente ancho detrás de las alas de los pterigoides, cresta parietal reducida y caja craneana globosa.

Los análisis de caracteres realizados en dos de sus géneros (Bonaparte *et al.* 2003, 2005) han revelado su condición de grupo hermano de los mamíferos, eventualmente ancestrales de los Morganucodonta. Con anterioridad, los estudios de Kemp (1982) y Hopson y Barghusen (1986) habían postulado a los tritilodóntidos y a los tritheledóntidos, respectivamente, como grupo hermano de los mamíferos, pero con diversos caracteres más derivados que en los Morganucodonta, lo cual impidió considerarlos como potenciales ancestros de aquellos. En los tres géneros de brasilodóntidos del Triásico Superior no existen, o al menos no hemos observado, caracteres que impidan consi-

derarlos como potenciales ancestros de los Morganuocodonta (sensu Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004).

Protheriodon estudianti

Bonaparte, Soares y Schultz 2006.

El único material disponible de este interesante cinodonte es un cráneo y mandíbulas incompletos procedentes de niveles de la Formación Santa María que afloran en la localidad fosilífera de Dona Francisca, a unos 70 km. al este de la ciudad de Santa María, en el estado de Río Grande do Sul, Brasil. Su antigüedad es Triásico Medio, en niveles donde abundan restos de *Massetognathus* y de *Dinodontosaurus*, fósiles muy frecuentes en la Formación Ischichuca de Los Chañares, La Rioja, bien datada como correspondiente al Triásico Medio según los numerosos trabajos de Romer publicados entre 1966 y 1973 y Rogers *et al.* (1994).

Tanto el cráneo como las mandíbulas y la dentición están suficientemente preservados como para reconocer los principales caracteres anatómicos que distinguen a este cinodonte de los restantes conocidos. Posee la región preorbitaria extensa dando lugar a un hocico grácil y prolongado. Sus arcos temporales son poco expandidos lateralmente, configurando un cráneo relativamente angosto y largo, básicamente similar al cinodonte brasilodóntido *Brasilitherium* que se describe más adelante. Curiosamente, posee el carácter derivado de la ausencia del arco postorbitario, lo que por primera vez se documenta para el Triásico Medio, así como la ausencia de prefrontal, postorbitario y el frontal bordeando la órbita.

Protheriodon posee un extenso paladar secundario óseo que no alcanza a llegar a la altura del último postcanino. El paladar primario es amplio detrás de las alas de los pterigoideas, con bien definidas aberturas interpterigoideas, comparables a las presentes en *Brasilitherium* y que también tienen significación en relación al origen de los mamíferos.

Las mandíbulas de *Protheriodon* se carac-

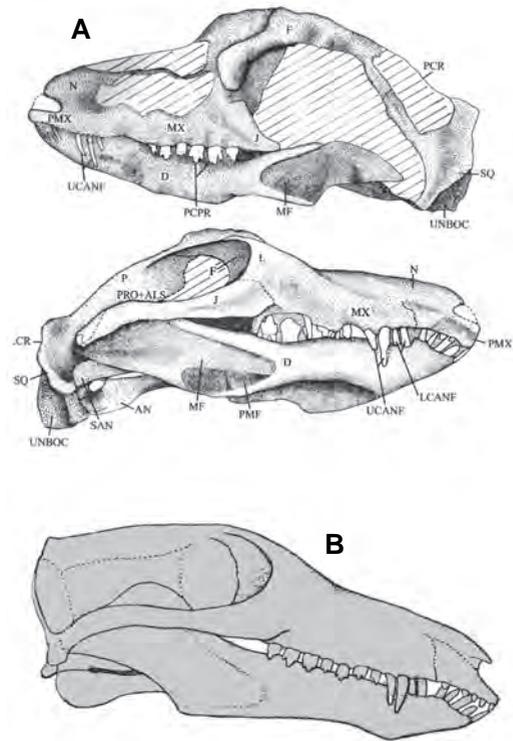


Fig. 8-1. *Protheriodon estudianti*, A, Cráneo y mandíbulas tipo en vistas lateral izquierda y lateral derecha; B, reconstrucción del cráneo y mandíbulas en vista lateral derecha. Formación Santa María del área Dona Francisca, sur de Brasil, y depositado en las colecciones de la Universidad Federal de Río Grande do Sul. Tomado de Bonaparte, Bento Soares y Schultz, 2006.

terizan por presentar el dentario muy desarrollado, con un amplio proceso articular que llega muy cerca del escamosal, asociado a huesos postdentarios grandes, lo cual es un carácter primitivo y que ofrece ciertas discrepancias entre el grado evolutivo muy derivado del dentario y el carácter primitivo de los huesos postdentarios.

La dentición de este cinodonte muestra postcaninos con cúspides simétricas: una cúspide central grande mas una cúspide anterior y otra posterior pequeñas dispuestas en una misma línea anteroposterior. Estas características dentarias están presentes en

Brasilodon y en los postcaninos maxilares de *Brasilitherium* lo cual, sumado a otros caracteres comunes han permitido considerar a *Protheriodon* como un primitivo integrante de la familia Brasilodontidae.

Otro carácter importante filogenéticamente de la dentición de *Protheriodon* es la presencia de 8 incisivos, 3 de ellos en el maxilar por delante del canino y 5 incisivos en el premaxilar, con lo cual el canino está ubicado a cierta distancia de la sutura maxilar-premaxilar. Estos caracteres dentarios de la región anterior del hocico son básicamente similares a los del primitivo mamífero *Morganucodon* (Kermack *et al.*, 1973; 1981).

El estudio comparativo de *Protheriodon*, a pesar de tratarse de un único ejemplar que no está totalmente completo, nos demuestra que la clásica hipótesis sostenida por los estudiantes del origen de los mamíferos de los últimos 40 años puede ser actualizada. Tradicionalmente se ha indicado que los cinodontes del Triásico Inferior de África del Sur como *Thrinaxodon*, del Triásico Medio de Argentina como *Probainognathus* y *Pachygenelus*, del Jurásico Inferior de diversas latitudes, representan etapas sucesivas de transformaciones anatómicas de los cinodontes hacia la condición mamaliana. Esta hipótesis bien puede ser reemplazada por interpretaciones más demostrables a partir

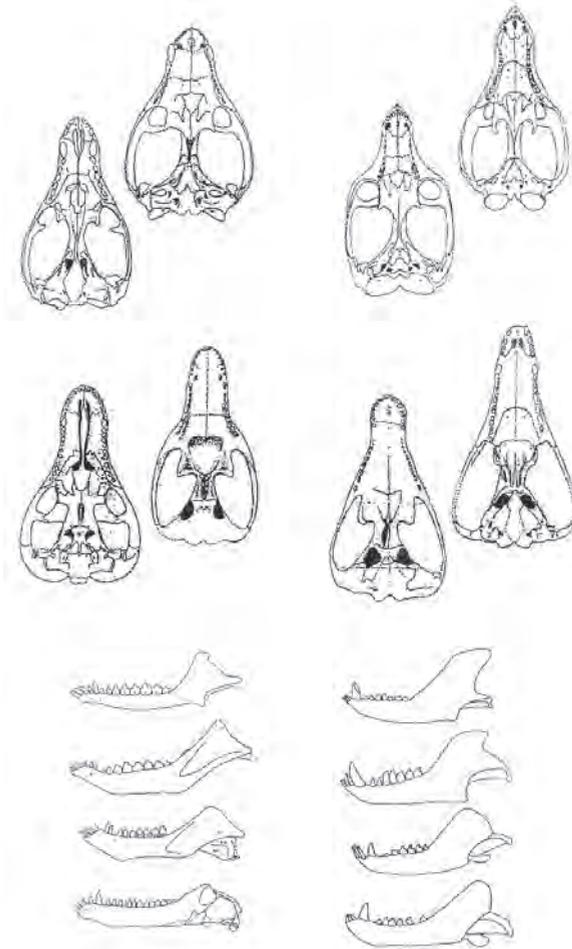


Fig. 8-2. Vista palatina comparativa de cráneos de cinodontes carnívoros de los dos principales tipos adaptativos. Arriba *Thrinaxodon*, *Lumkuia*, *Probainognathus* y *Probelesodon*, con cráneos cortos y anchos. Abajo *Procynosuchus*, *Protheriodon*, *Brasilitherium* y *Morganucodon*, con cráneos angostos y alargados. Vista comparativa de las mandíbulas de ambos grupos. A la izquierda *Morganucodon*, *Brasilitherium*, *Protheriodon*, *Procynosuchus*. A la derecha *Probainognathus*, *Probelesodon*, *Lumkuia* y *Thrinaxodon*. Tomado de Bonaparte, Bento Soares y Schultz, 2006.

de los descubrimientos recientes efectuados en Brasil (Bonaparte *et al.*, 2003; 2005, 2006, 2012).

Las nuevas interpretaciones están basadas en una amplia gama de caracteres del paladar primario, la menor amplitud de los arcos temporales y la reducción del largo proporcional del hocico asociado a la existencia o no de incisivos por delante del canino, y de la ubicación relativa de este diente en la extensión del hocico, los caracteres del largo y alto de la rama horizontal de la mandíbula, y los caracteres de la sínfisis, si está fusionada o no, si es espesa o grácil. Estos y otros caracteres nos hacen admitir que los nuevos hallazgos de Brasil ofrecen una interpretación alternativa seria para comprender mejor las etapas evolutivas previas verificadas entre los cinodontes avanzados, conducentes al surgimiento de los mamíferos. Vale la pena remarcar que el surgimiento de los mamíferos a partir de las nuevas evidencias no requiere el auxilio, a veces artificial, de reversiones (reaparición de caracteres primitivos), para vincular a los más primitivos mamíferos, como es el caso de la interpretación clásica sostenida

por Crompton y Jenkins; Hopson y Barghuesen; y otros desde la década de 1960.

El linaje propuesto, el de los Brasilodontidae, que se habría originado en formas similares a *Procynosuchus* del Pérmico Superior de África del Sur, se integra tentativamente con *Panchetocynodon* del Triásico Inferior de India, (Das y Gupta, 2012) (Bonaparte, 2012) y con mayor certidumbre con *Protheriodon* del Triásico Medio, *Brasilodon*, *Brasilitherium* y *Minicynodon*, del Triásico Superior de Brasil, culminando en los primitivos mamíferos morganucodóntidos registrados en los límites del Triásico- Jurásico de diversas localidades de Pangea, especialmente Europa.

Brasilodon quadrangularis

Bonaparte, Martinelli, Schultz & Rubert, 2003.

Brasilodon está representado por abundante material cráneo-mandibular y dentario procedente de las areniscas masivas y homogéneas de la sección inferior de la Formación Caturrita (Andreis *et al.*, 1980), de una cantera ubicada a 2 km al NW de la ciudad de Faxinal do Soturno, Estado de Río Gran-

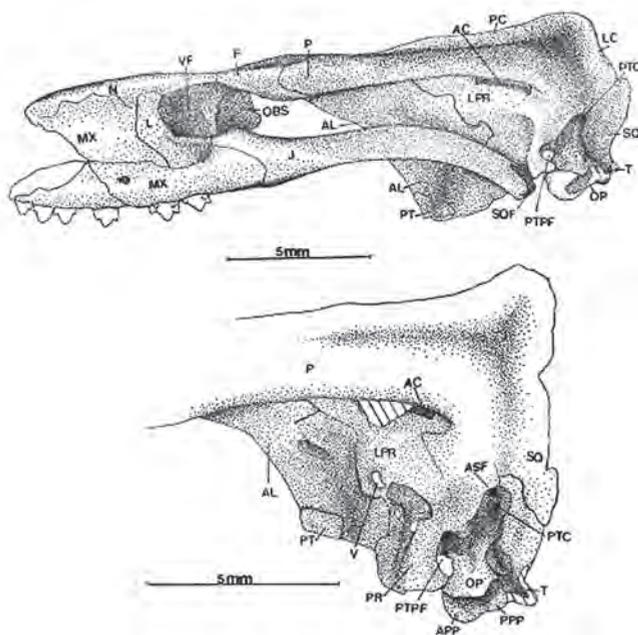


Fig. 8-3. *Brasilodon quadrangularis*, arriba: vista lateral del cráneo con el arco temporal; abajo, vista lateral izquierda de la caja craneana.

de do Sul, Brasil. Su antigüedad es aproximadamente Coloradense inferior (Bonaparte, 1973), correlacionable con el Noriano inferior o medio de la escala geocronológica europea.

Los cráneos de *Brasilodon* oscilan entre 35 mm. y 45 mm. de longitud total, con buenas evidencias de su condición adulta a partir del fuerte desgaste que presenta la secuencia de postcaninos de los ejemplares más grandes. En el ejemplar tipo la secuencia de los ocho postcaninos del cráneo no muestran desgaste evidente, lo que sugiere que se trata de un individuo juvenil-adulto. El plan morfológico de sus postcaninos superiores es bastante uniforme a lo largo de la secuencia, con leve variación de tamaño en los más anteriores que son algo más pequeños. Los postcaninos superiores son muy similares a los inferiores, con una cúspide central grande acompañada de una cúspide accesoria anterior y otra posterior subiguales, y dos cúspides del cíngulo bucal en los superiores y lingual en los inferiores, subiguales, ubicadas una en el sector anterior y la otra en el sector posterior de cada postcanino. Tal distribución de las cúspides hace que los postcaninos superiores e inferiores sean simétricos a partir de la cúspide principal, lo cual sería un carácter algo diferente al observado en la dentición del primitivo mamífero *Morganucodon*.

El cráneo de *Brasilodon* muestra una caja encefálica ancha, recordando la condición presente en *Therioherpeton* (Bonaparte y Barberena, 1975) y la cresta parietal muy baja y reducida en su extensión ánteroposterior. La pared lateral de la caja craneana tiene caracteres avanzados, como ser la presencia del foramen para el V nervio ubicado dentro de la lámina anterior del proótico, y el canal para la "vena capitis lateralis" que se encuentra cubierto en gran parte por la unión entre proótico y parietal, a diferencia de otros cinodontes menos derivados en los que éste canal es abierto.

En la región ventral del cráneo se observa la presencia de un extenso paladar secunda-

rio óseo que sobrepasa levemente la posición del último postcanino. En la región basioccipital se manifiesta la presencia bien definida del promontorium, estructura ósea en donde se encuentra la cóclea, presumiblemente aún no espiralada en este nivel evolutivo. Aquí muestra caracteres primitivos como ser el opistótico y el proótico no fusionados, y la continuidad entre el forámen epitimpanico y el forámen yugular, carácter superado en el nivel mamaliano.

Frente a estos caracteres primitivos muestra otros derivados, como la fuerte vascularización de la región dorsal al lugar ocu-

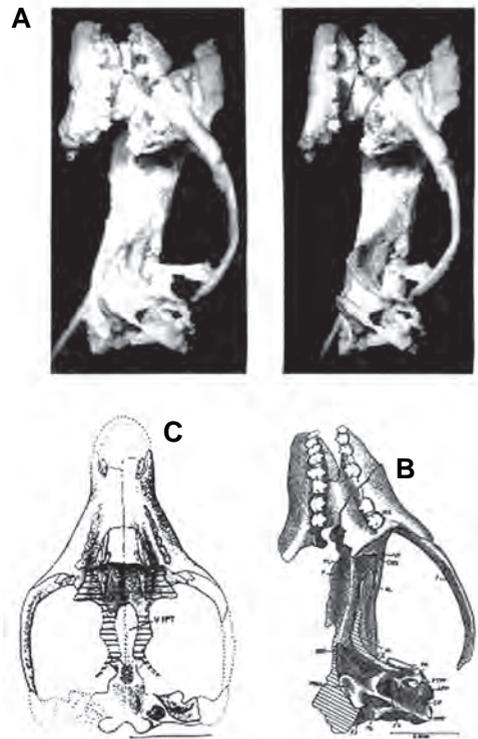


Fig. 8-4. *Brasilodon quadrangularis*, material tipo, procedente de la Formación Caturrita, de Faxinal do Soturno, estado de Río Grande do Sul, Brasil. A: Vistas estereoscópicas del cráneo tipo en vista palatina; B: interpretación de la vista palatina del cráneo y C: reconstrucción del cráneo en vista palatina. Depositado en las colecciones paleontológicas de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

pado por el estribo (“depresión ótica”) y el notable desarrollo del proceso estapedial del cuadrado, muy similar al presente en el primitivo mamífero *Morganucodon* del límite Triásico-Jurásico de Europa y Asia.

La estructura del arco cigomático es muy diferente a la presente en otros cinodontes como *Probelesodon*, *Probainognathus*, *Massetognathus* o *Exaeretodon* en los que ese arco es laminar y dorsoventralmente espeso. En *Brasilodon*, como en *Brasilitherium*, *Therioherpeton*, *Pachygenelus*, *Minicynodon* y *Morganucodon*, el arco cigomático es una estructura grácil, dorsoventralmente reducida, con mínima participación del escamosal.

La mandíbula de *Brasilodon* posee la sínfisis no fusionada y sus incisivos I y II son procumbentes, caracteres comparables a los del primitivo mamífero *Morganucodon* (Kermack *et al.*, 1981). El proceso articular del dentario es muy extenso posteriormente, tal vez tocando al escamosal, pero sin evidencias de cóndilo y de cavidad glenoidea. Sin dudas que la articulación cráneo mandibular se realizaba entre los bien desarrollados huesos articular y cuadrado.

Tal vez el aspecto morfofuncional más fascinante de *Brasilodon* se refiere al reemplazo dentario de sus postcaninos. El casi inexistente desgaste de todos los postcaninos superiores del ejemplar tipo, indica que el reemplazo dentario era inexistente hasta por lo menos la etapa de sub-adulto. En otro ejemplar en que se han conservado 5 postcaninos muy desgastados nos sugiere que la falta de reemplazos se extendía por gran parte de la etapa adulta.

Finalmente, en el ejemplar de mayor tamaño disponible, cuyo cráneo e de unos 45 mm. de longitud total, se observa que junto a postcaninos muy desgastados existen postcaninos “frescos”, en los extremos anterior y posterior de la serie postcanina, con sus cúspides sin desgaste evidente, indicando un reemplazo tardío o parcial. De tal modo, los ejemplares disponibles de *Brasilodon* sugieren que el reemplazo dentario sólo ocurría en la etapa adulta senil, lo cual indica una condición intermedia entre la observada en cinodontes del Triásico Inferior como *Thrinaxodon* (Osborn y Crompton, 1973) con reemplazo del tipo alternado

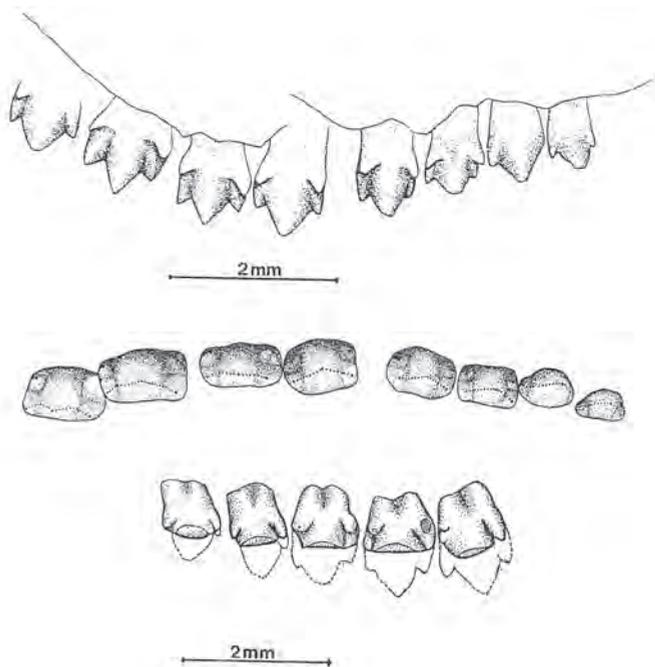


Fig. 8-5. *Brasilodon quadrangularis*, material tipo y referido, procedente de la Formación Caturrita, de Faxinal do Soturno, estado de Río Grande do Sul, Brasil. A, dentición superior en vista lateral; B, idem en vista oclusal; C, postcaninos superiores referidos, con fuerte desgaste.

y continuo, y aquella supuestamente “difiodonta” (dos denticiones), de los mamíferos morganucodontes.

Brasilitherium riograndensis

Bonaparte, Martinelli, Schultz y Rubert, 2003.

El material disponible de *Brasilitherium* es más numeroso e informativo que aquel de *Brasilodon*. Incluye varios cráneos y mandíbulas, algunos de ellos asociados, articulados, con buena y amplia información sobre aspectos de la anatomía cráneo - mandibular, de sus caracteres dentarios, y diverso material postcraneano.

La mayoría de los ejemplares de *Brasilitherium* proceden de Faxinal do Soturno, Río Grande do Sul, Brasil, de las areniscas masivas de la sección inferior de la Formación Caturrita (Andreis *et al.*, 1980), en tanto que otros ejemplares proceden de afloramientos correlacionables de Sesmaría do Pinhal, 8 km. al oeste de Candelaria, Río Grande do Sul, Brasil.

El proceso de reemplazo dentario exhibe evidencias de una secuencia más primitiva en *Brasilitherium*, ya que muestra reemplazos alternados en la mayoría de los ejemplares disponibles, sin muestras de postcaninos uniformemente desgastados como en el caso de *Brasilodon* (Martinelli y Bonaparte, 2011).

El cráneo de *Brasilitherium*, que oscila entre los 36 mm. y 38 mm. de longitud, es básicamente similar al de *Brasilodon* en su estructura general, aunque muestra interesantes particularidades. El hocico es transversalmente más delgado y puntiagudo, con los premaxilares bien proyectados hacia delante.

Su dentición anterior, incisivos, caninos y los postcaninos más anteriores integran una secuencia poco diferenciada, con diastema muy breve o ausente entre caninos y postcaninos. El paladar óseo secundario es extenso posteriormente como en *Brasilodon*. También posee las amplias vacuidades interpterigoideas que conforman la extensión

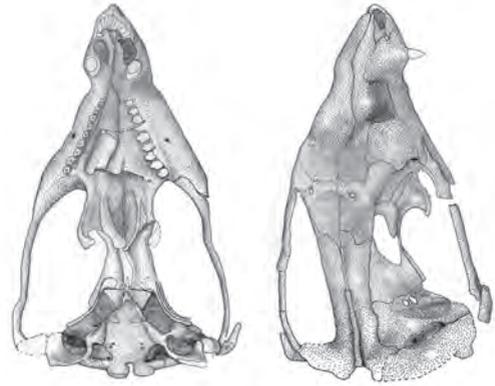


Fig. 8-6. *Brasilitherium*, ejemplar UFRGS P 1043 T, en vista palatina y dorsal.



Fig. 8-7. *Brasilitherium riograndensis*, vista dorsal de los cráneos UFRGS - T0804 y UFRGS 1043, depositados en la colección de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, en Porto Alegre, Brasil.

axial y transversal del paladar primario, dispuesto desde las alas de los pterigoides hacia atrás hasta la región anterior del cuerpo del basiesfenoides. Esa área del paladar primario alojaría los órganos nasofaríngeos y el tubo de Eustaquio (Barghusen, 1986). En el ejemplar UFRGS.P1043, debido a su excepcional buena conservación, se puede observar que la relación entre el pterigoides y el basiesfenoides muestra una leve sepa-

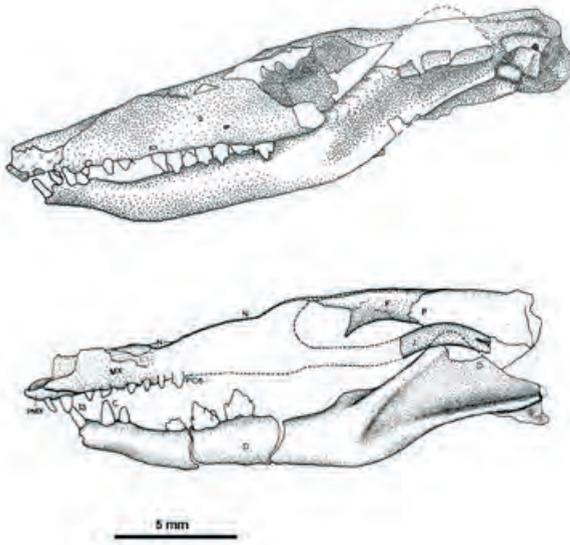


Fig. 8-8.
Brasilitherium
riograndensis.
Arriba un
ejemplar
adicional. Abajo
el ejemplar tipo
de esta especie.

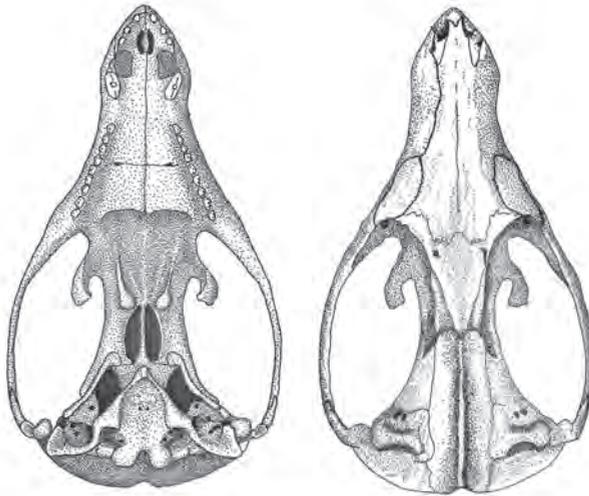


Fig. 8-9.
Brasilitherium
riograndensis,
reconstrucción
del cráneo
basado en el
ejemplar UFRGS
P1043T, en
vistas palatina y
dorsal.

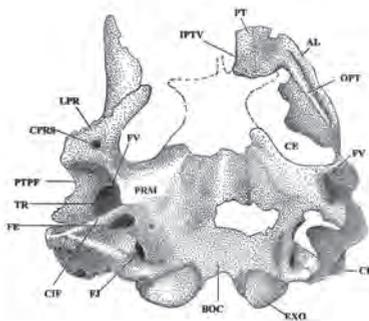


Fig. 8-10. *Brasilitherium*
riograndensis,
vista ventral del
basicráneo del ejemplar UFRGS
P0804T, mostrando detalles no tan
bien preservados en otros ejemplares.
Procede de la Formación Caturrita,
Faxinal do Soturno, Rio Grande do
Sul, Brasil.

ración, presumiblemente para ligamentos cartilagosos, con lo cual se produciría cierto movimiento de flexión entre la región anterior y posterior del cráneo, o sea, la llamada kinesis craneana. La evidencia en tal sentido parece firme pues se aprecia una continuidad de la línea de flexión en la pared lateral del cráneo por delante del borde anterior del aliesfenoides, y finalmente en el área dorsal entre el frontal y el parietal, en donde se observa una superposición de estos huesos, donde existe una faceta de articulación que permitía un deslizamiento antero-posterior de esos huesos.

En la región basicraneana *Brasilitherium* posee algunos rasgos más derivados que *Brasilodon*, especialmente en el mayor desarrollo del promontorium que se manifiesta extenso ánteroposteriormente y muy convexo transversalmente, y también en la separación ósea entre el foramen epitimpánico y el foramen yugular, que en *Brasilodon* son confluentes, o sea de condición más primitiva.

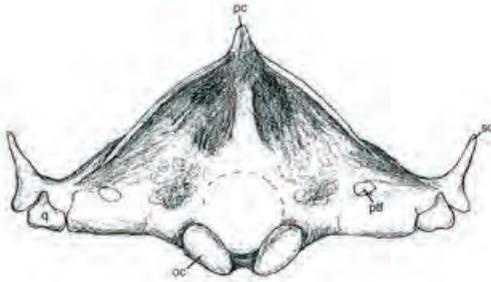


Fig. 8-11. *Brasilitherium riograndensis*, Reconstitución de la vista occipital del cráneo, basado en el ejemplar UFRGS-P1043T.

La mandíbula de *Brasilitherium* muestra la articulación cuadrado-articular muy bien desarrollada. En la región anterior de la mandíbula de *Brasilitherium* la sínfisis no está fusionada, y toda el área mandibular que incluye el canino, incisivos y la totalidad de la sínfisis se proyecta dorsoanteriormente, formando un ángulo de aproximadamente 30° con la rama horizontal.

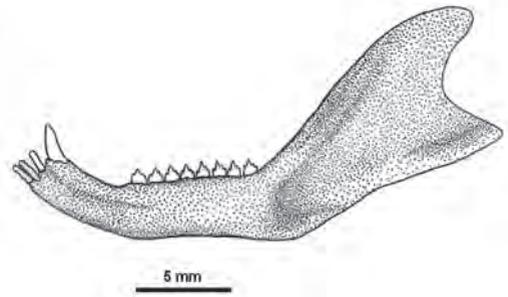


Fig. 8-12. *Brasilitherium riograndensis*, ejemplar FRGS T1043, vista lateral del dentario izquierdo.

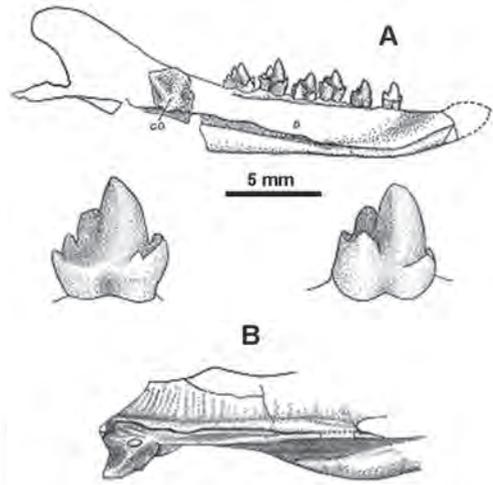


Fig. 8-13. *Brasilitherium riograndensis*, A: Vista medial de la mandíbula izquierda, mostrando un supuesto coronoide y detalles de algunos de sus postcaninos; B: Vista medial del sector posterior de una mandíbula, mostrando detalles de huesos postdentarios.

Diversos restos post-craneanos del ejemplar UFRGS.1043T fueron hallados estrechamente asociados al cráneo y mandíbula, especialmente el sector anterior de la columna vertebral y parte de la cintura escapular. Aquí reseñamos brevemente algunos huesos apendiculares, en tanto que la totalidad del postráneo disponible será analizado en el futuro.



Fig. 8-14.
Brasilitherium
riograndensis,
vistas palatina y
lateral del ejemplar
UFRGS P 1043T.
Largo total del
cráneo 38 mm.

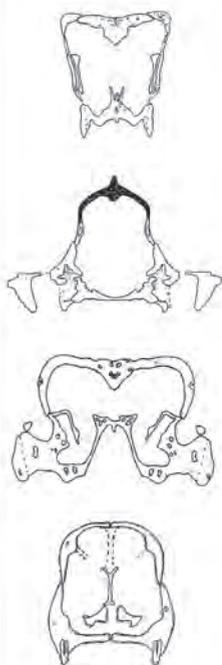
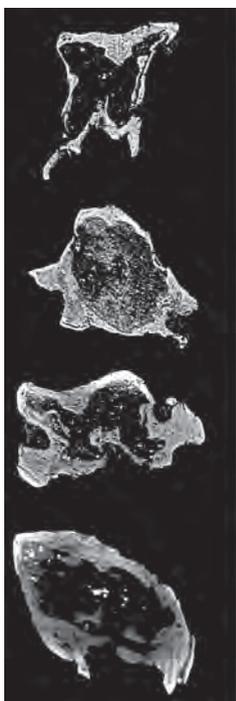


Fig. 8-15. *Brasilitherium riograndensis* Secciones tomográficas del cráneo UFRGS - P1043T y sus respectivas reconstrucciones. Ejemplar depositado en la colección de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, en Porto Alegre, Brasil.



Fig. 8-16. *Brasilitherium riograndensis*. Se muestran algunas piezas apendiculares. Arriba: húmero izquierdo en vista ventral y dorsal, ulna izquierda en vista lateral y radio izquierdo en vista posterior; abajo fémur derecho en vistas ventral y medial, y tibia derecha en vista lateral. Largo total del húmero 15,7 mm. y del fémur 16,5 mm. Material depositado en las colecciones paleontológicas de la UFRGS en Porto Alegre, Brasil.

Los caracteres sobresalientes del húmero y el fémur muestran fuertes diferencias con lo conocido de los Galesaurios y Gonfodontes, al mismo tiempo que exhiben notables afinidades con *Morganucodon* (Jenkins y Parrington, 1976). El húmero, con un largo total de 15,7 mm. es proporcionalmente angosto y alargado, con modesta expansión distal. También la cresta deltoidea es poco expandida láteroventralmente. En la cara ventral de la cresta deltoidea se observa un pronunciado proceso subcircular que corresponde a fuertes inserciones musculares, eventualmente relacionadas con los hábitos cavadores. La cabeza humeral es subesférica, proyectada dorsalmente y separada de ambas tuberosidades por evidentes surcos. Un pronunciado reborde dorsal se extiende distalmente desde la región proximal hasta confluir con el ectepicóndilo. La diáfisis del húmero es algo más breve que en *Morganucodon* (Jenkins y Parrington, 1976). Ambos condilos radial y ulnar están bien expuestos en la región ventral.

La ulna es sensiblemente más robusta y larga que el radio, diferencia que es más pronunciada que en *Morganucodon*, según la reconstrucción presentada por Jenkins y Parrington (1976, fig. 10). El fémur dere-

cho completo del ejemplar UFRGS. 1043T se expone en vistas ventral y medial pues aún se encuentra en un bloque de areniscas. El fémur de *Brasilitherium* presenta fuertes diferencias con el de los galesaurios y también con *Therioherpeton*, ya que el trocánter menor está en una posición más alta, el trocánter mayor está separado de la cabeza del fémur, y esta última es subesférica, con una pronunciada cicatriz para los ligamentos capitales. La cabeza femoral indica estar más proyectada medialmente que en *Morganucodon*. La fosa intertrocanterica es pronunciada, más profunda hacia el trocánter menor. Distalmente, el cóndilo lateral es mayor que el cóndilo medial. La proyección posterior de estos cóndilos sugiere un fuerte ángulo entre el fémur y la tibia-fíbula.

Minicynodon maieri Bonaparte et al. 2009.

El ejemplar tipo UFRGS. P 1030T., fue coleccionado por uno de los ayudantes de campo durante los trabajos realizados en Mayo de 2005 en el yacimiento fosilífero ubicado en las cercanías de la ciudad de Faxinal do Soturno, en el Estado de Río Grande do Sul, Brasil. En ese viaje, financiado por la National Geographic Society,

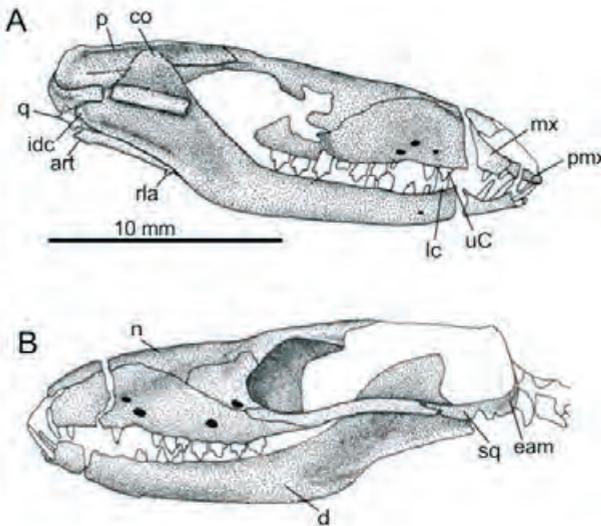


Fig. 8-17. *Minicynodon maieri*, ejemplar tipo, proveniente de la Formación Caturrita de Faxinal do Soturno, Estado de Río Grande do Sul, Brasil. Cráneo en vistas lateral izquierda y lateral derecha. Universidad Federal de Río Grande do Sul, en Porto Alegre, Brasil.

participaron personal del Museo de Buenos Aires, de la Universidad Federal de Río Grande do Sul y estudiantes de la Universidad Nacional de Buenos Aires.

El ejemplar UFRGS. P 1030T., consiste de un cráneo y mandíbulas bastante completos con la totalidad de la dentición bien preservada. Se trata de una especie muy pequeña, con sólo 23 mm. de largo total del cráneo.

Los caracteres generales de este nuevo material se corresponden mucho con los presentes en *Brasilitherium riograndensis*, pero se diferencia por la fusión de los huesos del techo craneano y por la presencia de un cóndilo articular incipiente en el dentario.

Los caninos superiores e inferiores de este ejemplar son pequeños como en *Brasilitherium* pero diferentes de los grandes caninos de *Brasilodon*. Los incisivos mediales inferiores son más procumbentes y largos que los incisivos 2 y 3. Este tipo de dentición anterior es muy similar a la presente en el primitivo mamífero *Morganucodon* y, al mismo tiempo, es sensiblemente diferente al presente en *Tritylodontidae* y *Tritheledontidae*, familias consideradas como grupos hermanos de los mamíferos (Kemp, 1982; Hopson y Barghusen, 1986) en las que está presente un modelo que recuerda al de roedores cenozoicos.

Los postcaninos superiores e inferiores de *Minicynodon* son simétricos en vista lateral, y muy similares entre sí a lo largo de la fila de dientes. Poseen una cúspide central grande, con una cúspide pequeña anterior y otra posterior ubicadas a cada lado de la central. En los últimos postcaninos superiores se observan dos pequeñísimas cúspides accesorias en la cara bucal de esos postcaninos representando un modesto cingulo bucal, carácter que no está presente en los postcaninos inferiores. El tipo de dentición superior de este ejemplar es muy similar al de *Brasilitherium*, pero no así la dentición inferior. En esta, los postcaninos no poseen las cúspides linguales e y g, ni tampoco la cúspide d presentes en *Brasilitherium*. En *Brasilitherium* la cúspide principal está leve-

mente desplazada mesialmente, en cambio en *Minicynodon* está en el medio del diente. Estas diferencias coinciden en demostrarnos la validez de esta especie, ya que la mayor complejidad dentaria presente en *Brasilitherium*, deberían estar presentes en el diminuto cráneo de *Minicynodon*, si se tratara de la misma especie, ya que los caracteres más complejos de la dentición en los cinodontes se han registrado en la etapa juvenil y se pierden en los adultos (Osborn y Crompton, 1973).

Con respecto a *Brasilodon* se diferencia claramente por los huesos del techo craneano interorbitario que en *Minicynodon* están fusionados, en tanto que en *Brasilodon* están bien individualizados, con suturas abiertas.

Un importante carácter que muestra el cráneo y mandíbula es la incipiente articulación entre el dentario y el escamosal. El dentario presenta un cóndilo muy pequeño, en formación, en el extremo posterolateral del proceso articular del dentario, junto a la existencia de la articulación cuadrado-articular. Ambos caracteres se observan muy bien en el lado derecho del citado ejemplar UFRGS. PV1030T.

Otro significativo carácter del cráneo consiste en el notable desarrollo del promontorio, de aspecto globular, con su eje principal dirigido antero-medialmente. El desarrollo proporcional del promontorio es mayor que en los ejemplares de *Brasilitherium* y muy similar al presente en el primitivo mamífero *Morganucodon* (Kermack *et al.*, 1981). El mayor desarrollo del promontorio que alberga la cóclea, en el oído interno, significa una gran cercanía anatómica-auditiva a la de *Morganucodon*.

Aún cuando los postcaninos son sensiblemente más primitivos que en *Morganucodon*, otros caracteres como la morfología de la dentición anterior, el promontorio y el tipo de articulación cráneo-mandibular lo acercan notablemente a ese género de primitivos mamíferos. Esos caracteres mamalianos de *Minicynodon*, permiten especular que en el proceso evolutivo entre cinodontes muy

derivados y los más primitivos mamíferos, estos últimos heredaron numerosos caracteres mamalianos ya presentes en sus ancestros. También podemos suponer que se verificó el llamado fenómeno de paedomorfosis en la transición morfológica entre cinodontes y mamíferos, la que se refiere a la persistencia de caracteres juveniles en la etapa adulta.

Otro fenómeno evolutivo distinto, posiblemente de menor frecuencia, también se habría operado en esa importante transición evolutiva: los caracteres que sólo aparecían en la etapa adulta de los cinodontes deriva-

dos, mientras que en los primitivos mamíferos se manifestarían desde la etapa juvenil. Tal es el caso de los postcaninos inferiores de *Brasilitherium* que sólo en la etapa juvenil-adulto se manifiesta la cúspide "d", "e" y "g" y que se retiene en los más primitivos mamíferos como *Morganucodon*.

DISCUSIÓN

El descubrimiento de los cuatro géneros de la familia Brasilodontidae y el reconocimiento de esta entidad que los agrupa son



Fig. 8-19. Izquierda: ejemplar de restos de plantas del Triásico medio, integrante de la flora de *Dicroidium* que bien habría sido un condicionante de la evolución Cynodontia–Mammalia. Abajo: José Bonaparte y asistentes en tareas previas de identificación de pequeños materiales de la Formación Caturrita, 2003.



hechos recientes que aún no están asimilados ampliamente por los pocos investigadores actuales que estudian el tema de la transición entre cinodontes y mamíferos, excepto Luo (2007) que ya ha reconocido la posición ancestral de *Brasilitherium* al clado *mamaliano*.

Si bien el carácter transicional a los Morganucodonta (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), el análisis somero de los caracteres involucrados en esa transición ofrecen perspectivas tan interesantes como complejas cuan-

do tratamos de comprender la secuencia temporal de esos cambios. Por ello estamos seguros que los brasilodóntidos, estudiados sólo preliminarmente por el autor y asociados entre 2003 y 2012, ofrecen posibilidades únicas para estudios comparativos detallados que podrán ilustrarnos con mayor detalle la transición entre cinodontes y pequeños mamíferos.

Esta notable y compleja transición ha sido magníficamente reseñada por Luo (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), pero ilustrando



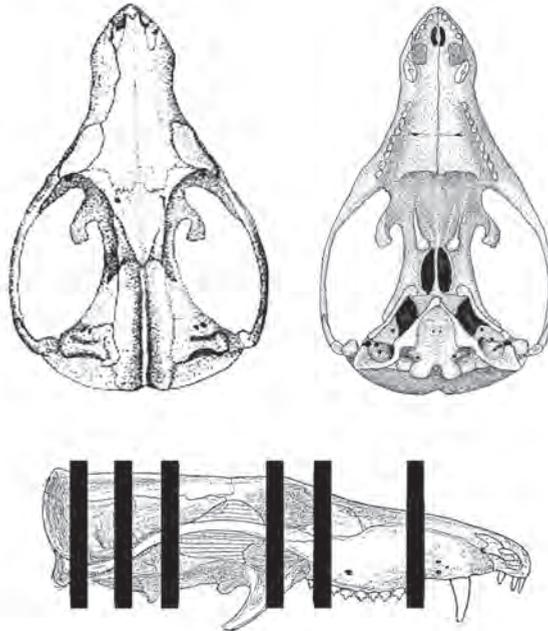
Fig. 8-20. Arriba cráneo y mandíbula de *Brasilodon* antes de su preparación. En el centro cráneo tipo de *Minicynodon maieri*; y abajo tres mandíbulas incompletas de *Brasilitherium*. Material en la UFRGS. Porto Alegre. Brasil

y considerando muchos ejemplos de importantes caracteres anatómicos tomados de líneas evolutivas marginales, como los chiniquodóntidos, probainognáthidos o thrinaxodóntidos, a la transición cinodontia – mammalia, lo cual resulta en algo teóricamente válido, pero con evidencias inciertas. Un análisis comparativo del linaje de los brasilodóntidos, tal vez con menos ejemplos que los usados por Luo, podría ser más realista.

Sobre el tema tan importante paleontológicamente como es el origen de los mamíferos, debemos recordar que las evidencias disponibles proceden de sectores geográficos extremadamente reducidos de ese gran super-

continente llamado Pangea, por lo que no son más que pequeñas muestras de la gran diversidad de especies que habrían integrado el o los grupos involucrados en el origen del gran clado de los mamíferos. En América del Sur tenemos la suerte de poseer el registro paleontológico sobre este tema más informativo y amplio que en otras latitudes, oportunidad sobresaliente para que nuestros jóvenes paleontólogos aborden temas morfoanatómicos y evolutivos que siempre fueron privativos de los grandes paleontólogos del hemisferio Norte, como Simpson, Kermack, Parrington y Westoll, Watson, Crompton, Jenkins, Hopson, Allin, Barghusen, Kemp, y más recientemente Luo.

LA CAJA CEREBRAL DE
Brasilitherium riograndensis



En el año 2006 y gracias al apoyo financiero de la Fundación Humboldt de Alemania, el autor pudo realizar, en cooperación con el notable embriólogo mamaliano, el Prof. Dr. Wolfgang Maier, de la Universidad de Tübingen, una serie de observaciones morfológicas comparativas, de las cavidades del cráneo de *Brasilitherium riograndensis*, ejemplar UFRGSP 1043T, con las evidencias disponibles en ese tiempo del cinodonte del Triásico Inferior *Thrinaxodon liorhynchus* y con el primitivo mamífero Triásico-Jurásico *Morganucodon watsoni*, con la esperanza de reconocer la transformación de los principales caracteres óseos internos entre el citado primitivo cinodonte, y el mamífero basal *Morganucodon*. Tales caracteres

están muy bien manifiestos en el brasilo-dóntido *Brasilitherium*.

La disponibilidad de las numerosas tomografías obtenidas del ejemplar citado de *Brasilitherium* gracias a la intervención del Prof. W. Maier, es una parte fundamental de este trabajo morfológico-comparativo, que será complementado por un análisis más estrictamente anatómico-funcional que está en desarrollo por el Prof. Maier y asistentes.

TOMOGRAFÍAS

Se analizan 7 tomografías del cráneo de *Brasilitherium riograndensis* obtenidas transversalmente al eje mesio-distal del cráneo,

y que afectan la región nasal anterior, nasal media, naso-frontal, fronto-parietal y otras de la región parietal media y posterior.

Por cuanto todos los estudios previos que hemos efectuado sobre los 4 taxones de esta familia (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005, 2006, etc.), han estado basados en la morfología externa, creemos que el siguiente material bien puede brindar información adicional para comprender mejor la anatomía craneana de *Brasilitherium* y, especialmente para conocer mejor la secuencia de cambios morfológicos ocurridos entre cinodontes del Triásico Inferior y *Morganucodon*, en un largo espacio temporal de aproximadamente 30-40 m. de años, y cómo *Brasilitherium* nos muestra algunas etapas de esos notables cambios.

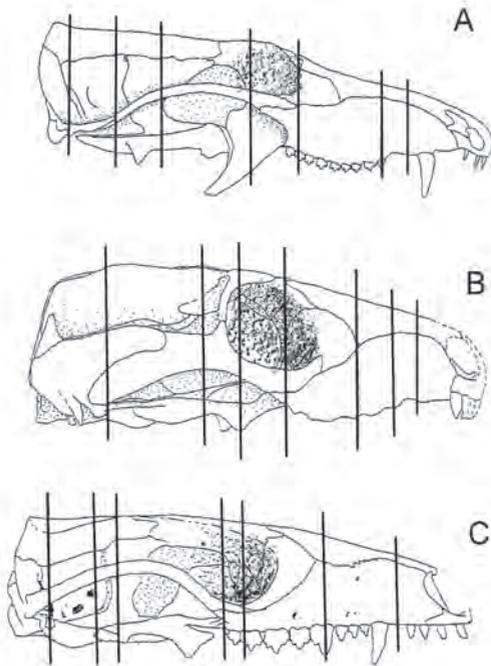


Fig. 9-1. Vista lateral de los cráneos que se estudian con indicaciones de la ubicación de las distintas secciones realizadas. A, *Brasilitherium riograndensis*, espécimen UFRGS PV1043T; B, *Thrinaxodon liorhinus* según Fourié, 1974; y C, *Morganucodon watsoni* según Kermack *et al.*, 1981.

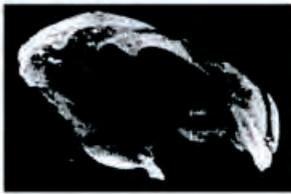
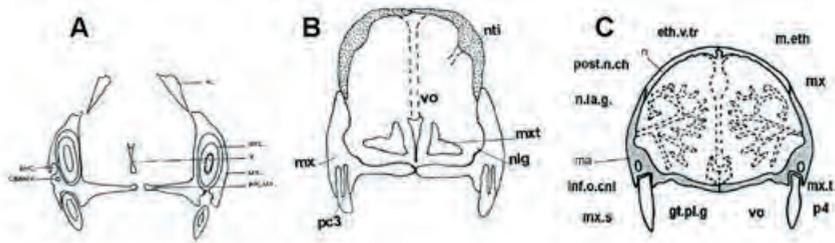
Las evidencias anatómicas de *Thrinaxodon*, las hemos tomado del extenso y fecundo trabajo monográfico de S. Fourié (1974), en tanto que la información sobre *Morganucodon* está basada mayormente en Kermack *et al.* (1981) y alguna información de Luo (com.pers.)

Las reconstrucciones del cráneo de *Brasilitherium* y de *Morganucodon* muestran algunas pequeñas áreas dudosas por cuanto en el primero se observan ciertos procesos de deformación dorso-ventrolateral que pueden afectar algo las reconstrucciones; y en el caso de *Morganucodon* las excelentes reconstrucciones brindadas por Kermack *et al.*, 1981, están basadas en diferentes ejemplares muy fragmentarios. No obstante, creo que la veracidad de las reconstrucciones es alta.

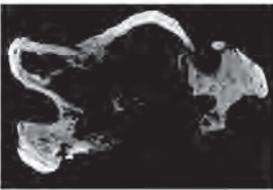
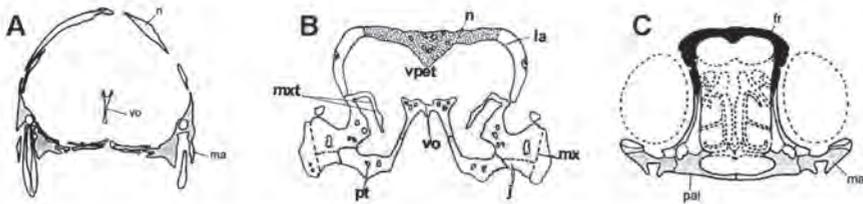
La región nasal (Fig. 9-2). En *Thrinaxodon* según Fourié (1974) vemos que la región nasal no conserva evidencias de nasoturbinales, seguramente por defectos de preservación, por cuanto se observan numerosos bordes internos en los nasales y maxilares que sugieren la fijación de turbinales (Fourié, op. cit.; Hillerniues, 1994).

En *Brasilitherium* se observan dos áreas funcionalmente distintas: una región anterior dorsal amplia, respiratoria, y otra más posterior mayormente olfatoria (Maier, com. pers.).

En línea con el PC3 (sección 259) se observa un proceso interno en cada nasal posiblemente para inserción de nasoturbinales. La típica área dorsal bífida del vomer está presente, con dos secciones "triangulares" adosadas, de huesos correspondientes a maxilo-turbinales. Además se observa un pequeño seno (nlg) en el rincón dorso lateral del maxilar. En el área ventral de los nasales se observa un probable mesetmoides que aumenta su tamaño hacia atrás en los frontales. Probablemente se trata de una apomorfía de la región nasal de *Brasilitherium*.



D Fig. 9-2. Secciones transversales de la región anterior de la cavidad nasal. A, *Thrinaxodon* según Fourié, 1974, Fig. 9B; B, *Brasilitherium*, reconstrucción basada en la sección 259; C, *Morganucodon* según Kermack *et al.*, 1981, Fig. 101 b; y D, *Brasilitherium*, espécimen UFRGS PV1043T, correspondiente a la sección 259. Abreviaturas: et, etmoides; mx, maxilar; mxt, maxiloturbinales; n, nasal; nlg, seno en el maxilar; nti, proceo interno para los nasoturbinales; pc3, tercer postcanino superior; vo, vómer.



D Fig. 9-3. Secciones del área posterior de la cavidad nasal. A, *Thrinaxodon* según Fourié, 1974, Fig. 9 B; B, *Brasilitherium*, reconstrucción basada en la sección 438; C, *Morganucodon* según Kermack *et al.*, 1981, Fig. 101 c; y D, *Brasilitherium*, espécimen UFRGS PV1043T, correspondiente a la sección 438. Abreviaturas: j, yugal; la, lacrimal; pt, pterigoides. Las restantes abreviaturas como en la figura 9-2.

Esta área de la región nasal se integra con una amplia zona dorsal y dos pequeñas áreas ubicadas ventralmente indicando una diferenciación funcional.

En *Morganucodon*, la reconstrucción tentativa del área posterior de la cavidad nasal (Kermack *et al.*, 1981, Fig. 101 a-d) muestra mayor complejidad en el desarrollo del seno esfenopalatino, un área vestibular anterior, y una cámara nasal posterior, ca-

acteres inferidos por la estructura ósea y cualitativamente aceptables (Maier, 1993).

La cavidad nasal en la región interorbital (Fig. 9-4). En la región interorbital la cavidad nasal es proporcionalmente reducida transversalmente pero más alta dorsoventralmente.

Las comparaciones morfológicas de la región interorbital de *Brasilitherium* y *Morga-*

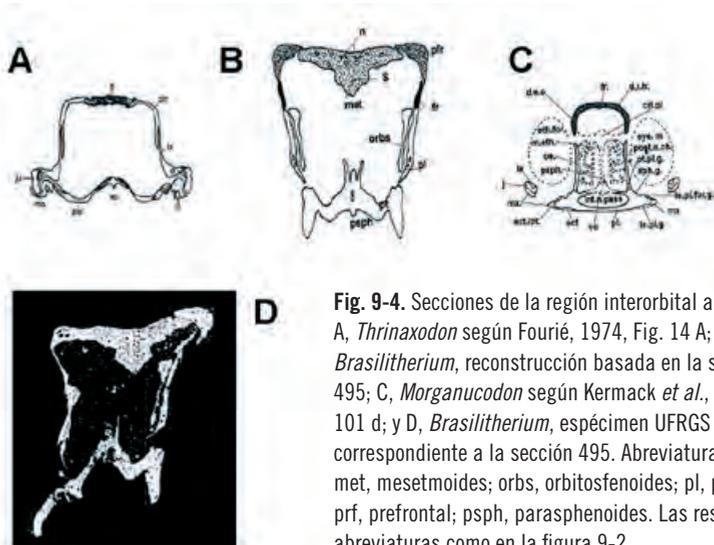


Fig. 9-4. Secciones de la región interorbital anterior. A, *Thrinaxodon* según Fourié, 1974, Fig. 14 A; B, *Brasilitherium*, reconstrucción basada en la sección 495; C, *Morganucodon* según Kermack *et al.*, 1981, Fig. 101 d; y D, *Brasilitherium*, espécimen UFRGS PV1043T, correspondiente a la sección 495. Abreviaturas: fr, frontal; met, mesetmoides; orbs, orbitosfenoides; pl, palatino; prf, prefrontal; psph, parasphenoides. Las restantes abreviaturas como en la figura 9-2.

nucodon ofrecen dudas porque la órbita del género inglés está ubicada proporcionalmente más anteriormente que en el género brasileño.

En *Thrinaxodon* la información es incompleta, pues Fourié (1974) muestra el amplia área posterior pero sin detalles. Tanto en el techo de la cavidad nasal como en sus áreas laterales no se observan detalles. Curiosamente, en una de las secciones, Fourié, (1974, Fig. 14 k) muestra una proyección ventral del prefrontal que puede ser homólogo con el proceso orbital del frontal de *Brasilitherium* (Bonaparte *et al.*, 2005, Fig. 14).

En las secciones interorbitales de *Brasilitherium* se observan caracteres de interés. Uno de ellos es la definitiva presencia de un prefrontal relictual en las secciones 404 a 438, y también en la sección NS 194, cuya presencia fue anticipada en observaciones externas de viso. Otra observación nos ha permitido reconocer la clara presencia del orbitoesfenoides, medialmente ubicado entre las proyecciones orbitales del palatino y del frontal. Esta observación confirma la posición del orbitoesfenoides según Bonaparte *et al.*, (2006, Fig. 14), posición que es muy diferente a la indicada por Hopson y Kitching, (2001, Fig. 2) para *Lumkuia*.

En la sección superior el mesetmoides muestra un pobre contacto sutural con la superficie ventral del sector posterior de las nasales. La morfología de esta región de la cápsula nasal confirma la eventual doble función, respiratoria y olfativa.

La región interorbitaria de *Morganucodon* ilustrada por Kermack *et al.*, (1981, Fig. 101 c y d), muestra al orbitoesfenoides bien desarrollado, el que probablemente no estaba osificado en *Thrinaxodon*, pero bastante bien desarrollado en *Brasilitherium*. Kermack *et al.*, han observado que la cavidad nasal de *Morganucodon* estaría separada de la cavidad cerebral por la llamada "lámina cribiforme", carácter que pudo estar presente en *Brasilitherium* pero en una región más posterior.

La diferente posición del borde posterior del paladar secundario óseo entre *Morganucodon* y *Brasilitherium* no facilita la comparación en esta región de la cápsula nasal. Aquí es bueno hacer notar que el paladar secundario óseo de *Morganucodon* ocupa el 52% del largo total del cráneo, en cambio en *Brasilitherium* es de solo el 43%. Estas diferencias sugieren que la cavidad nasal de *Morganucodon* era proporcionalmente más grande y probablemente más derivada que en *Brasilitherium*.

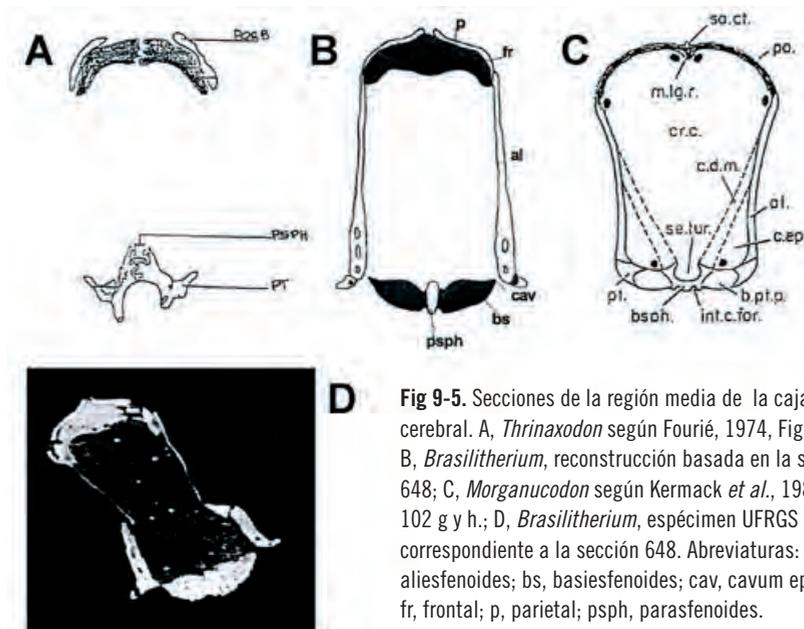
Región media de la cavidad cerebral (Figuras 9-5, 9-6). Este área incluye en *Brasilitherium* secciones de frontales, parietales, epipterigoides, proóticos, basiesfenoides y pterigoides.

En *Thrinaxodon* (Fourié, 1974, Figuras 15 y 17), los frontales son dorsoventralmente gruesos, muy curvados ventralmente y conformando una cavidad angosta y alta, y parcialmente cubierta por los postorbitarios. El ancho de esta cavidad es apreciable según lo indican los frontales. Algo más posteriormente se observa que los epipterigoides están separados por un espacio de los parietales. Los epipterigoides de *Thrinaxodon* están muy cerca de las osificaciones, del paraesfenoides-basiesfenoides, integrando así una cavidad angosta y alta. En *Brasilitherium* (Figuras 5 - 6), la región anterior de la caja cerebral muestra frontales gruesos, aunque más extensos lateralmente que en *Thrinaxodon*, con áreas vascularizadas, y cubiertos por los parietales. Los frontales muestran una clara conexión con los epipterigoides (sección 633). En este género los frontales y parietales muestran el sector

lateral algo más delgado, se curvan ventralmente, y se disponen en posición subvertical (Figura 9-6 B). En *Morganucodon* los frontales son más delgados que en *Brasilitherium*, proporcionalmente más anchos y la porción lateral dirigida ventralmente (Kermack *et al.*, 1981, Fig. 101 e, f). En esta región de la caja craneana se aprecia un fuerte incremento del ancho de la misma entre *Thrinaxodon*, *Brasilitherium* y *Morganucodon*.

El complejo paraesfenoides-basiesfenoides es sencillamente más ancho en *Brasilitherium* que en el género Sudafricano. En forma similar este complejo es más ancho aún en *Morganucodon* (Kermack *et al.*, 1981, Fig. 102 h-c).

Los citados caracteres diferenciales en los huesos craneanos de estos tres géneros integran una firme muestra del desarrollo progresivo de la capacidad endocraneana lograda a lo largo de gran parte del Triásico. En cambio la posición subvertical de los epipterigoides de *Thrinaxodon* no muestra diferencias apreciables con *Brasilitherium* y *Morganucodon*, excepto en su morfología externa.



D Fig 9-5. Secciones de la región media de la caja cerebral. A, *Thrinaxodon* según Fourié, 1974, Fig. 15c; B, *Brasilitherium*, reconstrucción basada en la sección 648; C, *Morganucodon* según Kermack *et al.*, 1981, Fig. 102 g y h.; D, *Brasilitherium*, espécimen UFRGS PV1043T, correspondiente a la sección 648. Abreviaturas: al, aliesfenoides; bs, basiesfenoides; cav, cavum epiptericum; fr, frontal; p, parietal; psph, parasfenoides.

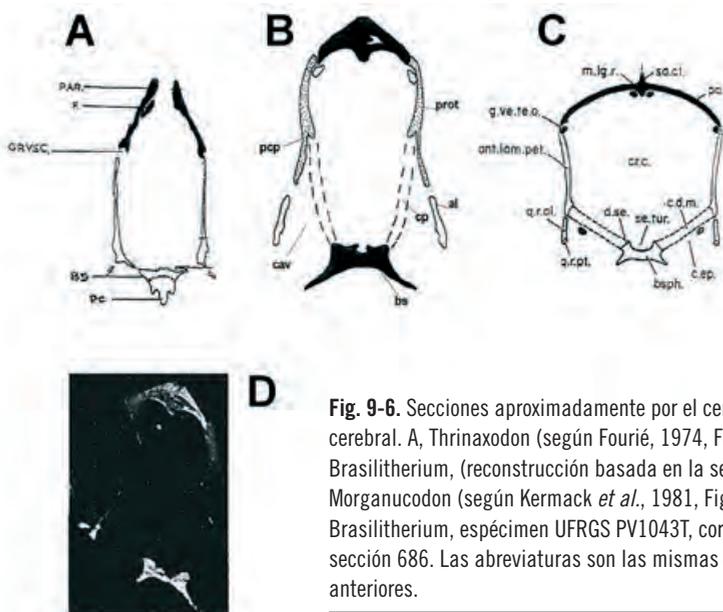


Fig. 9-6. Secciones aproximadamente por el centro de la cavidad cerebral. A, *Thrinaxodon* (según Fourié, 1974, Fig. 18 b); B, *Brasilitherium*, (reconstrucción basada en la sección 686); C, *Morganucodon* (según Kermack *et al.*, 1981, Fig. 102 g,h); y D, *Brasilitherium*, espécimen UFRGS PV1043T, correspondiente a la sección 686. Las abreviaturas son las mismas que en las las figuras anteriores.

Los parietales de *Brasilitherium* son relativamente anchos, según se observa en las secciones 648-743, con los epipterigoides ventralmente dirigidos, separados del complejo paraesfenoides-basiesfenoides por el cavum epipterico (Figura 9-6). En la sección tomográfica 700 se observa una leve proyección medio-ventral sobre la cara interna de los proóticos, que sugieren una separación entre el cerebro y el espacio del cavum, representando, tentativamente, a la lámina cribiforme.

En *Morganucodon* la sección media de la caja cerebral (según interpretamos aquí) se extiende aproximadamente a lo largo de la lámina anterior del proótico. Desde los bordes laterales de los parietales se prolonga ventralmente integrando parte de la sección lateral de la caja cerebral. En esta área, los parietales son lateralmente más extensos y proporcionalmente más delgados que en *Brasilitherium*, conformando una cavidad proporcionalmente más voluminosa que en los restantes géneros que consideramos.

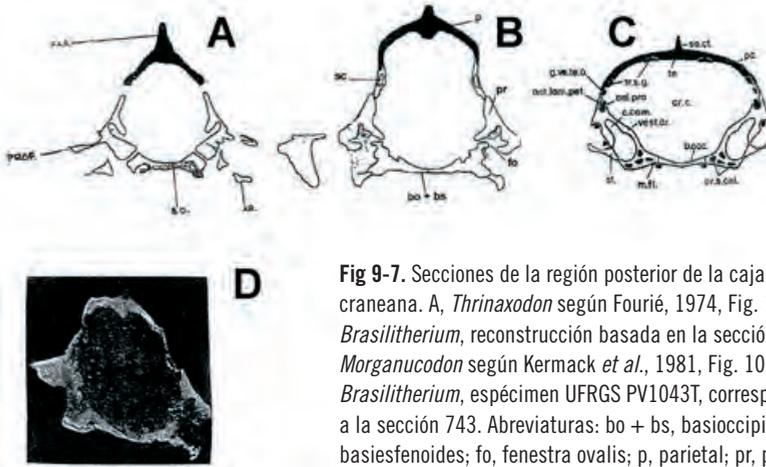
Región posterior de la caja cerebral (Fig. 9-7). Consideramos la región posterior de

la caja cerebral, la porción integrada por parietales, los proóticos, posiblemente los escamosales, basioccipital, y la región de la fenestra ovalis y promontorium.

En *Thrinaxodon* la lámina lateral del proótico, según lo ilustró Fourié (1974, Fig. 19, a-c), es visiblemente más pequeña que en *Brasilitherium* y *Morganucodon*. Incluso la región del promontorium parece estar ausente en el género del Triásico Inferior. En esta región de la caja cerebral de *Thrinaxodon*, los parietales forman una prominente cresta parietal, conservan una posición ventrolateral, pero formando un techo ventralmente cóncavo, más definido que en secciones anteriores.

En *Brasilitherium* los proóticos y escamosales forman la mayor parte de la región lateral y latero ventral de la caja cerebral. *Thrinaxodon* muestra una estructura básicamente similar, pero la contribución proporcional de cada uno de los huesos participantes es diferente.

Brasilitherium muestra un basioccipital más pequeño y el proótico más desarrollado que en *Thrinaxodon*. Así vemos también que el basioccipital de *Morganucodon* es más



pequeño que en *Brasilitherium*. No tenemos certidumbre sobre el significado de estas diferencias que bien pueden ser el resultado de secciones craneanas algo distintas, o diferencias intraespecíficas o simplemente si muestran una tendencia evolutiva entre los cinodontes tratados y el nivel mamaliano representado por *Morganucodon*. Esta última hipótesis nos parece razonable. El área de la fenestra ovalis, forámen perilinfático y promontorium de *Brasilitherium* están ubicados principalmente en el proótico.

En *Morganucodon* notamos que la morfo-

logía básica es como en *Brasilitherium*, pero con una estructura menos robusta según la reconstrucción de Kermack *et al.* (1981). La proyección lateral de los parietales y sus extremos curvados conforman una región intracraneana más ancha pero más baja que en *Brasilitherium*. No obstante, el diferente tamaño de los cráneos en comparación, 26 mm. en *Morganucodon* y 39 mm. en *Brasilitherium* debe ser tenido en cuenta. No obstante, estas comparaciones sugieren que el incremento proporcional del volumen es un resultado fácilmente apreciable.

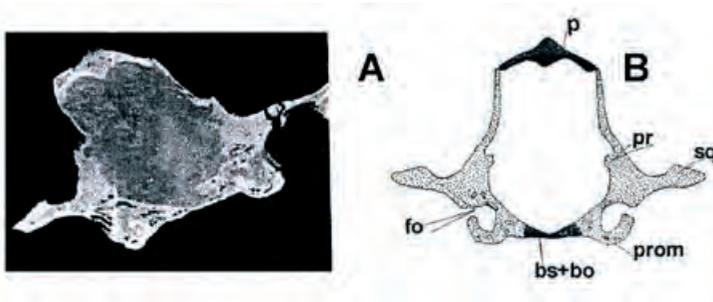


Fig. 9-8. Sección de la región más posterior de la caja cerebral de *Brasilitherium*, espécimen UFRGS PV1073T. A, tomografía sección 757; y B, reconstrucción de la misma. Abreviaturas: bas + bo, basiesfenoides y basioccipital; fo, fenestra oval; p, parietal; pr, proótico; prom, promontorio; sq, escamoso.

DISCUSIÓN

Las comparaciones entre las distintas secciones transversales, basadas en tomografías, del cráneo de *Brasilitherium riograndensis*, y la información disponible de *Thrinaxodon liorhinus* (Fourié, 1974) y de *Morganucodon watsoni* (Kermack *et al.*, 1981), sugieren que el género brasileño es filogenéticamente, más cercano a *Morganucodon* que al *Thrinaxodon*. La secuencia presentada aquí, a pesar que muestra cierta continuidad evolutiva hacia condiciones más derivadas, no indica, por cierto, alguna relación de ancestro-descendiente, pero sí la tendencia de cambios morfológicos hacia niveles más cercanos a la condición mamaliana que, en general, se habría operado entre los cinodontes triásicos.

Entre los caracteres más distintivos de *Brasilitherium* mostrados gracias a las secciones craneanas hemos notado la presencia de dos zonas funcionalmente distintas en la región posterior de la cavidad nasal: una amplia área dorsal respiratoria y dos áreas pares, olfativas ubicadas ventrolateralmente en dicha cavidad, no registradas en *Thrinaxodon* pero que eventualmente podrían estar presentes.

Además se han observado evidencias en la cavidad nasal de *Brasilitherium* de la presencia de nasoturbinales, maxiloturbinales, etmoidesturbinales y mesetmoides por primera vez entre los cinodontes triásicos. Estas estructuras sugieren un alto nivel de funcionalidad de la cavidad nasal, no muy diferente de la organización nasal sugerida por Kermack *et al.*, (1981) para el primitivo mamífero *Morganucodon*.

En sus estudios sobre los cambios morfológicos ocurridos en la transición cinodontes-mamíferos, Rowe (1993, Nodo 5) indica la adquisición de una cámara nasal expandida, basado en el logro de un paladar secundario óseo más extenso posteriormente. *Brasilitherium* nos sugiere al respecto que además de la expansión en volumen se fueron desarrollando turbinales más

numerosos y complejos para mejorar la humedad y temperatura del aire que respiraban. Como lo ha sugerido Maier (1993) la cavidad nasal de *Thrinaxodon*, que muestra muy pocas evidencias óseas, es probable que haya tenido una compleja organización pero a partir de turbinales cartilagineos que no se han conservado fosilizados, excepto por el vomer y diversos rebordes óseos en el interior de los huesos de la cámara nasal.

La mitad posterior del mesetmoides de *Brasilitherium* muestra incremento de tamaño hacia atrás y una fuerte vascularización. Su prolongación hacia delante, disminuída, muestra continuidad con las narinas externas.

Sintetizando la información sobre las secciones craneanas de *Brasilitherium*, complementado en parte con observaciones externas del ejemplar de ese género UFRGS 1043T, intentamos reconocer la presencia de caracteres primitivos y derivados. Entre los primeros, también registrados en *Thrinaxodon* se encuentran los siguientes:

- a) Cavum epiptericum ventralmente abierto, indicando que el ganglio trigémino no estaba aún incorporado a la cavidad cerebral. En *Morganucodon* el cavum parece ser más reducido por cuanto la lámina del proótico es más extendida anteriormente que en *Brasilitherium*.
- b) La distancia proporcional entre el borde posterior del paladar secundario óseo y el borde anterior del basiesfenoides es un importante carácter en taxones involucrados en la transición cinodontemamíferos (Kermack *et al.*, 1981). Esa distancia es mayor en *Brasilitherium* que en *Morganucodon* y no muy diferente a la que muestra *Thrinaxodon*.
- c) La presencia de un pequeño prefrontal, eventualmente en una etapa relictual, es otro primitivo carácter de *Brasilitherium* registrado también en *Prozostrodon*, Bonaparte y Barberena, (2001).

Los más significativos caracteres derivados de *Brasilitherium* observados en el análisis

de las secciones tomográficas son los siguientes:

- d) Presencia del orbitoesfenoides ubicado medialmente a los procesos orbitales del palatino y prefrontal-frontal.
- e) Presencia de osificaciones en la cavidad nasal, como maxilo-nasal, y etmoturbinales y mesetmoides que sugieren una organización nasal compleja.
- f) Ausencia del foramen pineal y evidente reducción dorsoventral de la cresta parietal.
- g) Presencia de promontorium anteriormente extenso hasta el borde lateral del basiesfenoides.

- h) Presencia de ala lateral del proótico bien desarrollada y participando en el piso de la cavidad cerebral (sección 757).
- i) Amplia separación entre las paredes de la caja cerebral como resultado de los transversalmente extensos frontales y parietales, y en el área ventral por las proyecciones laterales del área ventral de los proóticos (secciones 757-772).

Los caracteres derivados registrados en *Brasilitherium* indican un nivel de organización anatómica claramente más derivado que en *Thrinaxodon*, *Probainognathus*, *Probolesodon*, etc., (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005,

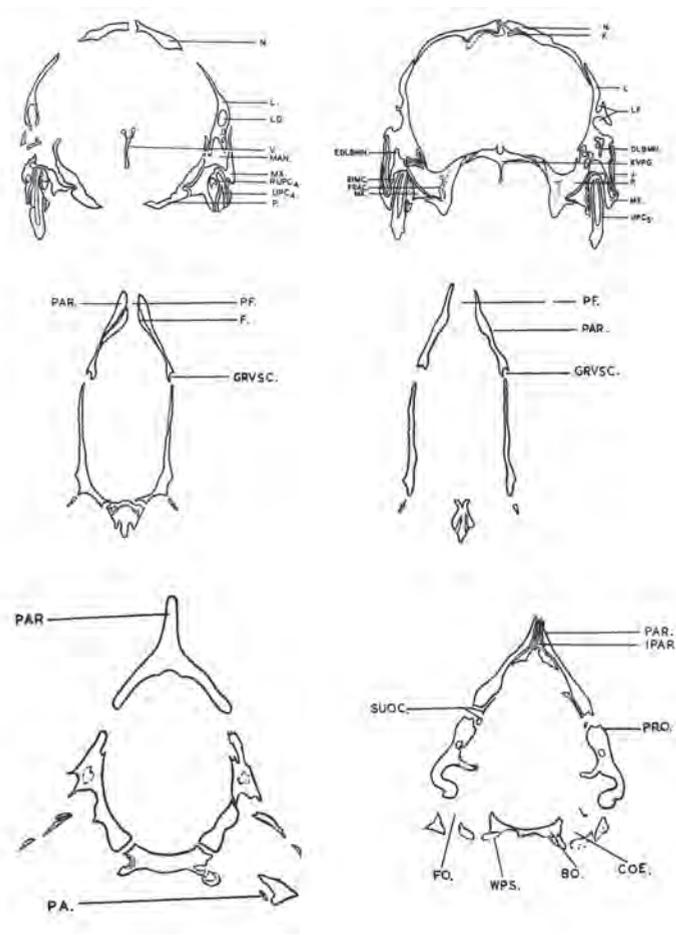


Fig. 9-9. *Thrinaxodon liorhynchus*. A, sección transversal de la región media de la cavidad nasal; B, idem de la región naso-frontal; C, idem de la cavidad cerebral a la altura del foramen pineal; D, idem a la altura de la región posterior de la cresta parietal; E, idem del sector posterior de la cavidad cerebral con la cresta parietal; F, idem del sector más posterior con la presencia del interparietal. Modificado de Fourié (1974).

2006, etc.), pero al mismo tiempo muestra una condición más primitiva que en los mamíferos basales *Sinoconodon* y *Morganucodon*.

Las comparaciones de secciones tomográficas con otros cinodontes vinculados a la transición mamaliana se ha visto muy limitada pues solo se conocen secciones aisladas de algunos de ellos como *Probainognathus*, *Probolesodon* Romer, 1969; *Therioherpeton* Bonaparte y Barberena (1975, 2001), *Pachygenelus* Hopson (com. pers.), *Riograndia* Bonaparte et al., (1999), Soares (2004), *Yunnanodon* y *Hadrocodium* Kielan-Jaworowska et al., (2004).

La secuencia de cinodontes y un primitivo mamífero, *Thrinaxodon*, *Brasilitherium* y *Morganucodon*, con biocrones que cubren la mayor parte del Período Triásico, a pesar que no integran una línea filogenética única, muestran los cambios más significativos en el desarrollo de las cavidades nasal y cerebral, en particular en relación a su volumen proporcional. Así podemos inferir que el logro de una amplia cavidad nasal, con sus turbinales cartilaginosa u óseos, se habría operado en el Triásico Inferior, representando así una etapa inicial del perfeccionamiento funcional de las cavidades craneanas.

Una hipotética segunda o sincrónica etapa habría estado protagonizada por una mayor amplitud de la región cerebral posterior, incluyendo tal vez la mayor parte de la región cerebelar y su conjunto de variados nervios VI a XII. En *Thrinaxodon* es notable este desarrollo en épocas tan tempranas.

Finalmente, se habría operado un fuerte desarrollo lateral del área cerebral en una etapa post-*Thrinaxodon*, muy evidente en *Brasilitherium* y que culmina en *Morganucodon*, sugiriendo un marcado incremento en la funcionalidad y eficacia del sistema nervioso.

En la Figura 9-9 se muestran unas pocas figuras de secciones transversales del cráneo de *Thrinaxodon liorhynchus* reproducidas del notable trabajo de Fourié, (1974), sobre esa especie de Cynodontia. Estas figuras alienan la hipótesis sobre las etapas sucesivas de las modificaciones de las cavidades cra-

neanas que culminaron con el modelo presente en *Morganucodon* según Kermack et al. (1981). Así inferimos un perfeccionamiento inicial de la cavidad nasal, logrando más amplitud y complejidad, tal vez sincrónico con el aumento de volumen de la región cerebral posterior y el cerebelo. Por su parte la región anterior de la caja cerebral se habría demorado en lograr mayor amplitud y complejidad, por cuanto en *Brasilitherium* y *Morganucodon* esa área del cráneo es notablemente más amplia transversalmente. Mejores y más sólidas interpretaciones sobre estos interesantes temas de evolución premamaliana las tendremos cuando se conozcan más evidencias fósiles del clado de los Brasilodontidae.

Reconstrucciones de secciones transversales del cráneo de *Brasilitherium*

Durante la estadía de JFB. en la Universidad de Tübingen trabajando junto a Dr. W. Maier, se pudo realizar una serie de reconstrucciones de secciones transversales del cráneo del brasilodóntido *Brasilitherium riograndensis*, basadas en secciones tomográficas cuyos números se han agregado al pie de cada figura.

Esta secuencia de reconstrucciones ilustran con más precisión que lo expuesto más arriba la continuidad y relaciones de los distintos huesos craneanos en *Brasilitherium*. Es de hacer notar la extensa superposición de los parietales sobre los frontales que se extiende entre las secciones 560 y 648. Esta superposición es parte de la estructura de kinesis del cráneo de esta especie, con un leve movimiento de bisagra entre basiesfenoides y pterigoides en la región basicraneana, y un movimiento de deslizamiento entre parietales y frontales en la región dorsal del cráneo.

En las secciones más posteriores, 801-810, se aprecia la posible participación del esca-mosal en la delimitación de la cavidad cerebral.

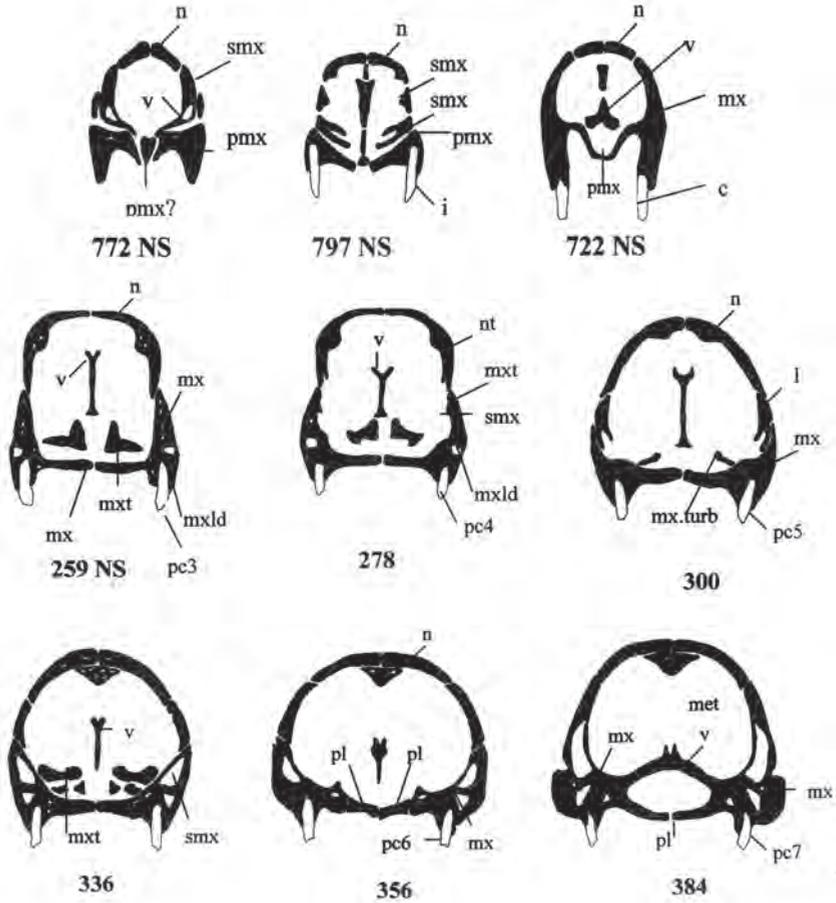


Fig. 9-10. *Brasilitherium riograndensis*, ejemplar P1043T. Reconstrucciones de la región anterior del cráneo, basadas en secciones tomográficas, (se indica el número de cada una de ellas), hasta aproximadamente el borde posterior del paladar secundario óseo. Abreviaturas en Pág. 116.

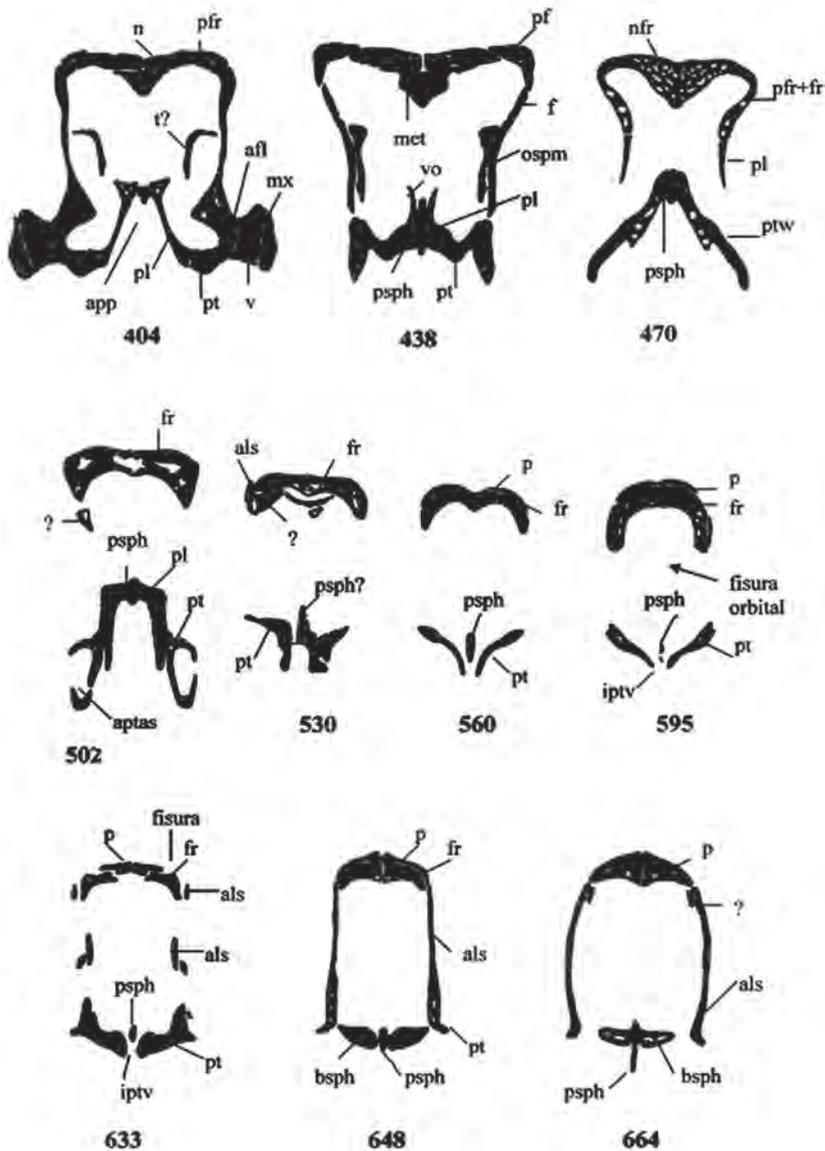


Fig. 9-11. *Brasilitherium riograndensis*, ejemplar P1043T. Reconstrucciones de la región anterior de la cavidad cerebral hasta aproximadamente la región posterior de los frontales, basadas en secciones tomográficas (se indica el número de cada una de ellas). Abreviaturas en Pág. 116.

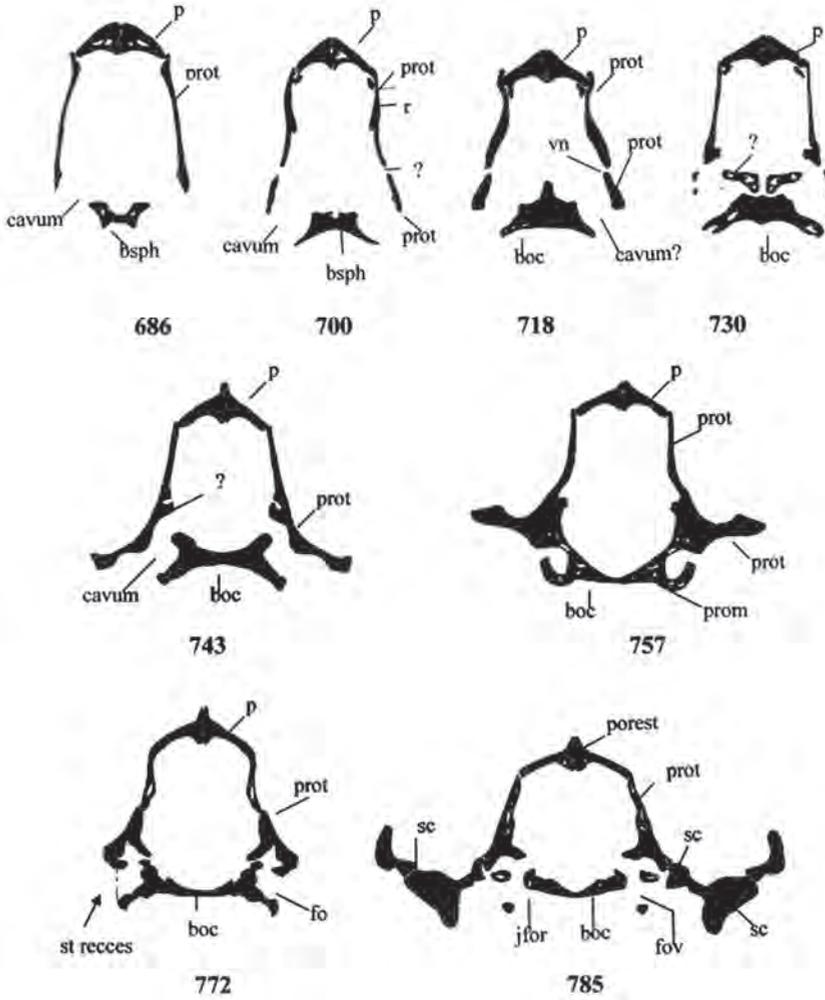


Fig. 9-12. *Brasilitherium riograndensis*, ejemplar P1043T. Reconstrucciones de la región posterior de la caja cerebral basadas en secciones tomográficas (se indica el No de cada una de ellas). Abreviaturas en Pág. 116.

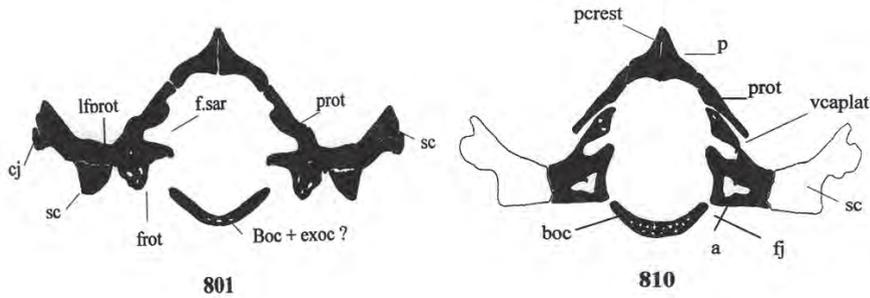


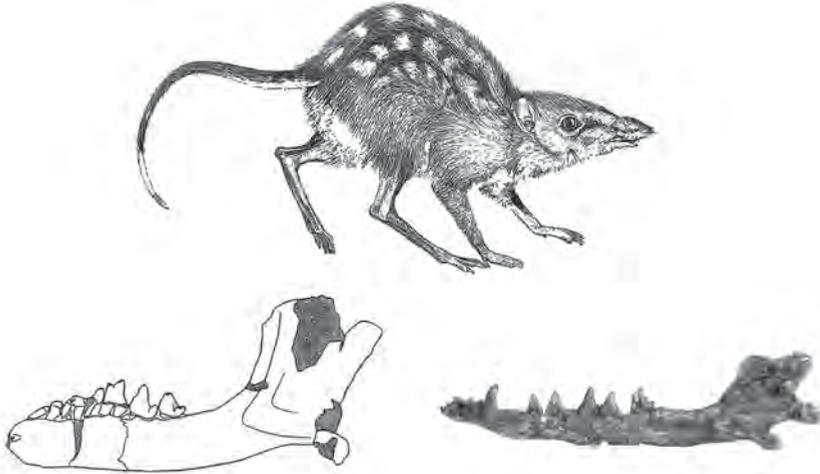
Fig. 9-13. *Brasilitherium riograndensis*, ejemplar P1043T. Reconstrucciones de la región más posterior de la caja cerebral, basadas en secciones tomográficas (se indica el No de cada una de ellas). Abreviaturas en Pág 116.

ABREVIATURAS

AL: aliesfenoides
 ALS: aliesfenoides
 APP: narinas internas
 APTAS:
 BO + BS: basioccipital y basiesfenoides
 BOC: basioccipital
 BS: basiesfenoides
 C: canino
 CAV: cavum epiptericum
 CJ: cuadrado yugal?
 CP: lámina cribiforme
 ET: etmoides
 FO: fenestra ovalis
 FR: frontal
 I: incisivo
 IPTV: vacuidad interpterigoidea
 JFOR: foramen yugular
 JU: yugal
 LA: lacrimal
 MET: mesetmoides
 MX: maxilar
 MXT: maxiloturbinal
 MXT: maxiloturbinal
 N: nasal
 NLC: escotadura nasolacrimal
 NT: nasoturbinal
 NTI: Inserción de nasoturbinal

ORBS: orbitoesfenoides
 OSPM: orbitoesfenoides
 P: parietal
 PC3: postcanino 3
 PC4: postcanino 4
 PCP: proceso para lamina cribiforme
 PCREST: cresta parietal
 PFR + FR: prefrontal y frontal
 PFR: prefrontal
 PL: palatino
 PMX: premaxilar
 PROM: promontorium
 PROT: proótico
 PT: pterigoides
 PTW: ala del pterigoides
 QRPT: rama cuadrada del pterigoides
 S: seno
 SC: escamosal
 SMX: seno maxilar
 SMX: septomaxilar
 STRE: escotadura estapedial
 T?: ¿turbinal?
 V: vacuidad
 VN: foramen vena
 VO: vómer
 VPET: proceso ventral del etmoides

LOS MAMÍFEROS JURÁSICOS DE AMÉRICA DEL SUR



Después de la reseña de los “protomamíferos” triásicos, pasamos a tratar las pocas pero interesantes evidencias de mamíferos jurásicos de nuestro continente. El Jurásico conforma el primer capítulo global, sumamente complejo y variado de los primitivos mamíferos que surgieron a partir del límite Triásico-Jurásico. El grueso de las evidencias mamalianas jurásicas provienen del Hemisferio Norte y corresponde al notable evolucionista y paleontólogo Dr. George Gaylord Simpson el mérito de haber interpretado filogenéticamente la notable variedad de los minúsculos mamíferos de ese Periodo. De Gondwana se dispone de buenas evidencias del Jurásico Inferior de Africa del Sur donde se registraron un par de especies muy afines a *Morganucodon* de Europa y Asia (Crompton, 1964; Kermack *et al.*, 1981). También se conocen unas pocas especies del Jurásico Superior de In-

dia (Datta y Das, 1996; Prasad y Manhas, 2002), y del Jurásico Superior de Tanzania (Dietrich, 1927; Heinrich, 2001, 1999; y del Jurásico Medio de Madagascar (Flinn *et al.*, 1999).

De América del Sur fue el Dr. Rodolfo Casamiquela quien descubrió conjuntamente con Don Galileo Scaglia, y estudió las primeras evidencias de la presencia de mamíferos jurásicos, hallados en el Jurásico de la Provincia de Santa Cruz (Casamiquela, 1962, 1964a).

Sólo hace unos pocos años fueron descubiertos los primeros restos óseos de mamíferos jurásicos en nuestro continente (Rahut *et al.*, 2002) en la Provincia de Chubut. Seguramente en pocos años más se podrá conocer en mayor amplitud qué mamíferos existieron en América del Sur durante el Jurásico. Esto es debido al incremento de paleontólogos dedicados a exploraciones e

investigaciones de vertebrados mesozoicos en Argentina a partir de la década de 1990, lo cual ha resultado en el hallazgo de numeroso material jurásico y cretácico, fundamentalmente en Patagonia.

Ameghinichnus patagonicus

Casamiquela, 1961.

Multituberculata?

En las areniscas Jurásicas de la región del famoso Bosque Petrificado de Jaramillo, se realizó el hallazgo de huellas fósiles de mamíferos y pequeños dinosaurios asociados durante una expedición conjunta entre el Museo de La Plata y el Instituto M. Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, realizada en 1961 y alentada por el Prof. Osvaldo A. Reig. Ese viaje tenía por objetivo confirmar la presencia de huesos fósiles descubiertos por el entonces geólogo de YPF, Dr. Di Persia, en el Triásico Superior de la Laguna La Colora-

da, en el centro sur de la Provincia de Santa Cruz. En 1961 la citada laguna estaba dentro de la Estancia El Tranquilo, en tanto que en la actualidad pasó a ser parte de la Estancia Cañadón Largo.

Casamiquela publicó breves noticias en 1961 sobre las variadas huellas halladas en la Estancia Laguna Manantiales, correspondientes a mamíferos y pequeños dinosaurios asociados y luego un extenso estudio sobre las mismas en 1964. No obstante, la extensa descripción y el abundante material gráfico presentado, la existencia de mamíferos jurásicos en América del Sur fue visto con demasiada indiferencia por los investigadores del exterior, principalmente del Hemisferio Norte.

Estas huellas fueron denominadas por Casamiquela (1961) como *Ameghinichnus patagonicus* y habrían pertenecido a un pequeño mamífero, probablemente un Multituberculata. Este mamífero era capaz de desplazarse tanto coaminando como a los saltos, marcando sus cuatro huellas, cuando saltaba, en un plano transversal.

Con el pasar de los años se han descubierto restos elocuentes, como mandíbulas con dientes y fragmentos craneanos en el Jurásico Medio-Superior de la Provincia del Chubut, y en el Cretácico Inferior y Superior de las provincias del Neuquén y de Río Negro, lo cual evidenció de manera certera la presencia de mamíferos mesozoicos en nuestro continente, con lo que las huellas fósiles de mamíferos jurásicos descriptas por Casamiquela en 1961 y 1964 como *Ameghinichnus patagonicus* pasaron a ser una documentación inobjetable.

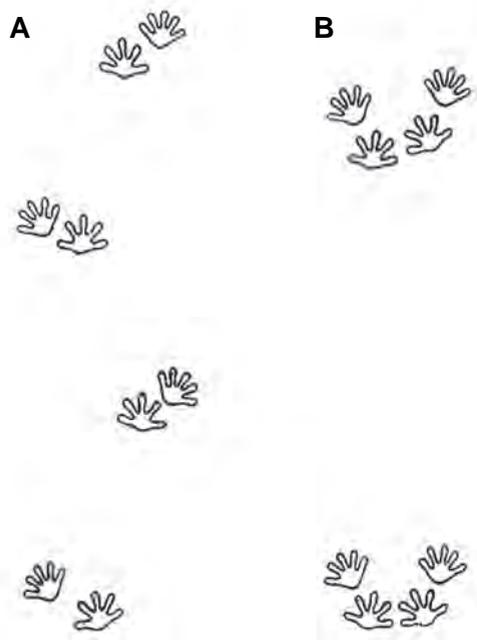


Fig. 10-1. *Ameghinichnus patagonicus*. Esquema de las icnitas caminando normalmente a la izquierda (A), y a saltos en el sector derecho (B).

MAMÍFEROS DE LA REGIÓN DE CERRO CONDOR, CHUBUT

Jurásico Medio a Superior

Asfaltomylos patagonicus

Rahut *et al.*, 2002.

En la Formación Cañadón Asfalto o de niveles referibles a esta unidad estratigráfica,

de la zona de Cerro Cónдор, Provincia de Chubut, fue encontrada una pequeña mandíbula incompleta de un mamífero insectívoro, de unos 12 mm. de largo. El material fue hallado por el técnico Sr. Pablo Puerta, formado como tal en el Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires. Fue estudiada por dos investigadores alemanes como primer y segundo autores, asociados con un paleontólogo argentino (tercer autor) y el técnico P. Puerta. El trabajo, de especial importancia histórica para la pa-

leontología argentina, fue publicado, por Rauhut y otros, en la revista Nature en Marzo de 2002.

El ejemplar representa a un nuevo género y especie de mamíferos Holotheria (según sus autores), provisto de molares muy derivados por la presencia de un talónido bien desarrollado provisto de un talónido e hipoconúlido y una cuenca masticatoria bien definida. Incisivos y canino no se han preservado, en tanto que los supuestos pre-molares 4 a 6 están incompletos, sin más in-

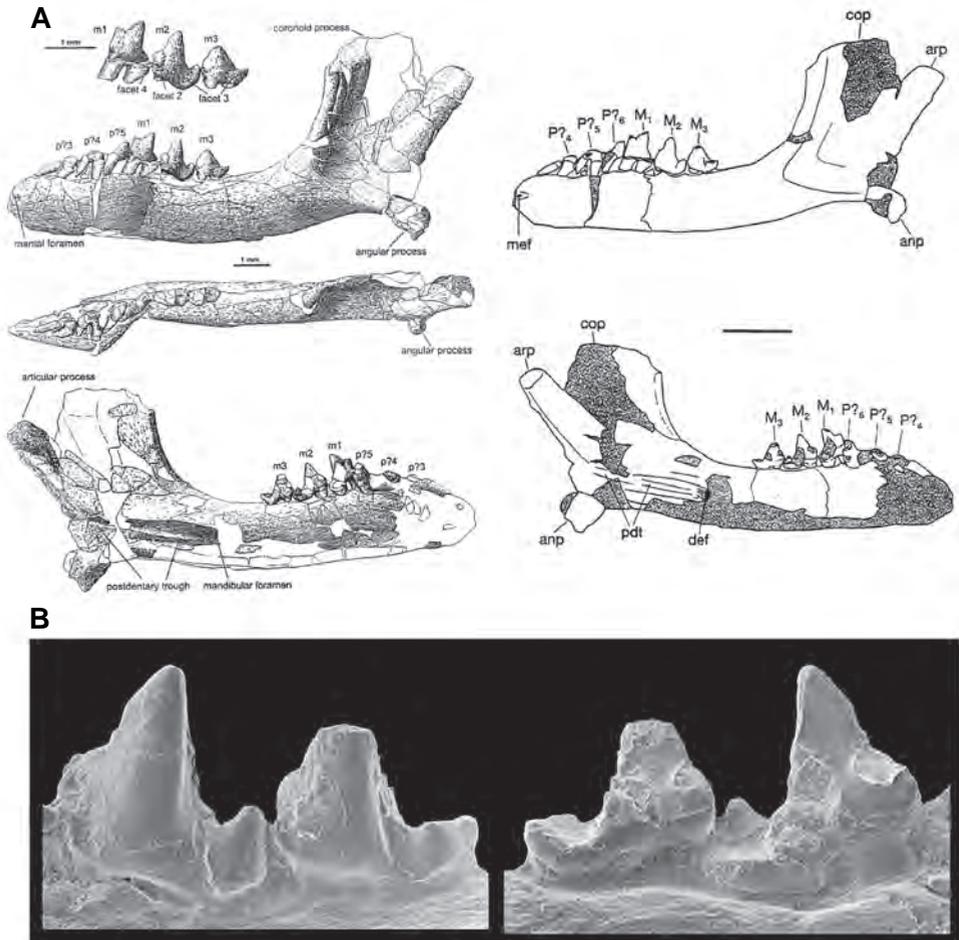


Fig. 10-2. *Asfaltomylos patagonicus*, procedente de la Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio a Superior, del Departamento Paso de los Indios, Provincia de Chubut. A: Vistas de la mandíbula del holotipo, con detalles de sus premolares y molares preservados. B: Vistas interna y lateral del M2 y M3. Tomado de Rauhut *et al.* (2002). Material depositado en las colecciones del Museo R. Feruglio de Trelew, Chubut.

formación que su presencia. Los tres molares preservados poseen la cúspide principal bien desarrollada, sensiblemente más alta que el paraconídeo y el metaconídeo.

El estudio citado considera que *Asfaltomylos* es tribosfénico, comparable en sus caracteres a *Ambondro* del Jurásico Medio de Madagascar y que sería parte del recientemente propuesto clado Australopenida (Luo *et al.*, 2001). Este grupo incluye a diversos mamíferos jurásicos y cretácicos de Gondwana y también a los monotremas fósiles y actuales de Australia. Esta inteligente propuesta que considera a los mamíferos tribosfénicos de Laurasia (es decir los Boreosphenida), originados separadamente de los mamíferos tribosfénicos de Gondwana (o Australopenida), está lejos de ser demostrada y responde, en mi opinión, a la premura que caracteriza a muchos paleontólogos en tratar de interpretar los grandes episodios

de la evolución de los vertebrados a partir de restos insuficientes para tales interpretaciones. Necesariamente debemos esperar a tener más y mejores evidencias para ello.

La condición tribosfénica bien pudo tener un único origen en Pangea y seguir luego caminos evolutivos algo diferentes después de la escisión paleogeográfica de ella en Laurasia y Gondwana. La falta de registros jurásicos de mamíferos tribosfénicos en Laurasia no es necesariamente una prueba de su inexistencia.

Henospherus molus

Rougier, Martinelli, Forasiepi, Novacek, 2007.

En 2002 fueron descubiertas 3 mandíbulas de mamíferos jurásicos en la misma localidad de donde procede *Asfaltomylos*, o sea del paraje Queso Rallado, cercanías de Cerro Cónдор, Provincia del Chubut. El hallazgo

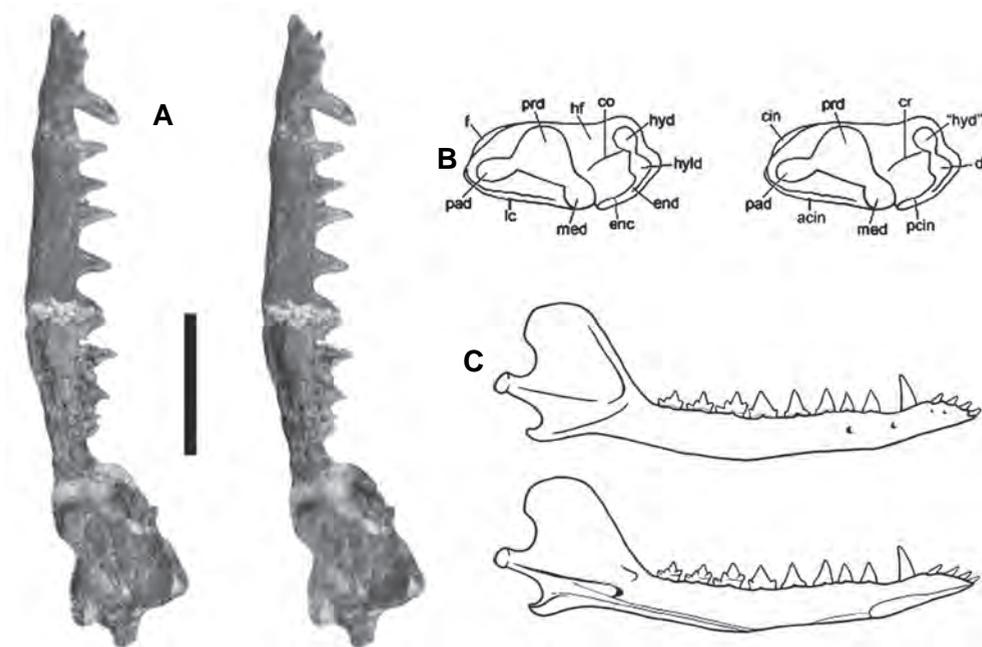


Fig. 10-3. *Henospherus molus*. A, vista estereoscópica de la mandíbula tipo. Barra de escala 5 mm.; B, vista oclusal de dos molares inferiores; C, reconstrucción de la mandíbula en vistas lateral e interna. Tomado de Rougier *et al.* (2007).

fue realizado por el equipo de exploraciones paleontológicas dirigido por el Dr. Guillermo Rougier, trabajando para la Universidad de Louisville-Museo de Historia Natural de New York, en tanto que el material pertenece a las colecciones del Museo Feruglio de Trelew, Provincia de Chubut.

Las mandíbulas descubiertas han permitido reconocer que *Henosferus* poseía 4 incisivos, 5 premolares y 3 molares. Los premolares son simples, con una única cúspide bien desarrollada. Los molares en cambio poseen las tres cúspides del trigónido (paracónido, metacónido y protocónido), y también un talónido bien desarrollado provisto de tres cúspides.

Como vemos, el detalle que ofrecen las 3 mandíbulas de *Henosferus* descubiertas en el Jurásico Medio o Superior de Chubut, es muy superior a lo preservado en *Asfaltomylos*, aunque las interpretaciones evolutivas que aportan para el mejor conocimiento de la historia de los mamíferos, tanto de una como de la otra especie, son coincidentes en indicarnos que para el Jurásico Medio la tribosfenia ya estaba bien desarrollada en ciertos grupos de mamíferos gondwánicos, en tanto que en Laurasia, según el registro fósil disponible, no estaban aún presentes.

Nuevos hallazgos de mamíferos de la misma localidad realizados por el equipo de exploraciones de Rougier incluyen res-

tos craneanos que están actualmente (2014) en estudio.

MAMÍFEROS TRICONODONTES EN EL JURÁSICO DE CERRO CÓNDOR, CHUBUT

Los mamíferos triconodontes representan el nivel de organización dentaria más primitivo que se ha registrado (desde su aparición en los Morganucodonta en el límite Triásico-Jurásico) tanto en Laurasia como en Gondwana. La amplia distribución geográfica de los triconodontes se debió a que en esa época existió una única gran masa continental conocida como Pangea, sin aparentes barreras para la dispersión cosmopolita de las faunas terrestres.

Los intensos trabajos de Rougier y asociados en el Jurásico Medio y Superior de la región de Cerro Cándor en el curso medio del Río Chubut, no muy distante de Paso de Indios, Provincia del Chubut, han logrado hallazgos de mamíferos de crucial importancia para avanzar en el conocimiento de la historia de los mamíferos mesozoicos de nuestro continente.

Orden Triconodonta Familia Indet.

Argentoconodon fariatorum,
Rougier *et al.*; 2007

El primer material descrito es un molar inferior con sus 4-5 cúspides dispuestas en línea mesiodistal, transversalmente es un diente angosto, con una breve faceta anterior para unirse al diente precedente. Se trata de un diente relativamente grande dentro de los variados mamíferos jurásicos ya que mide 3 mm. de largo mesio-distal.

En la búsqueda de afinidades y posible relación filogenéticas con otros grupos de triconodontes, Rougier *et al.* (2003), descartan la posibilidad que *Argentinoconodon* tenga alguna relación con los triconodontes del

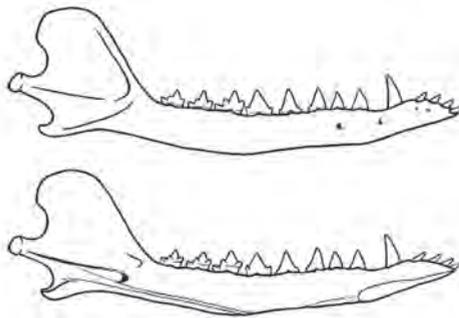


Fig. 10-4. *Henosferus molus*, reconstrucción de la mandíbula en vistas lateral y medial. Largo total aprox. 30 mm. Tomado de Rougier *et al.* (2007).

Cretácico Superior de Los Alamitos. La estimación de estos autores es que la especie que describen muestra diversos caracteres autopomórficos, pero que bien podría ser parte del amplio clado de triconodontes amphiléstidos (Rougier *et al.*, 2003).

Posteriormente, Gaetano y Rougier (2011) describieron un nuevo ejemplar de esta especie, compuesto por material craneano y postcraneano muy informativos. Estos autores concluyeron sobre la base de la novedosa evidencia que *Argentoconodon* se encontraba

cercanamente relacionado a *Volaticotherium*, un triconodonte, posiblemente planeador, del Jurásico de China, y a *Ichthyoconocon*, una forma pobremente conocida del Cretácico de África. Estos tres, junto con otros géneros conforman la subfamilia Alticonodontinae, compuesta por numerosas formas del Hemisferio Norte. Debido a las numerosas similitudes que *Argentoconodon* comparte con *Volaticotherium*, es posible que el género argentino haya también tenido capacidad de planeo al igual que el taxón Asiático

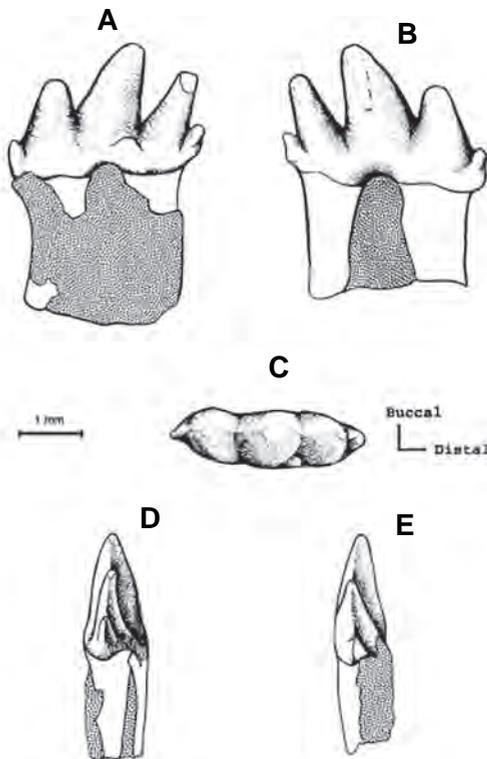
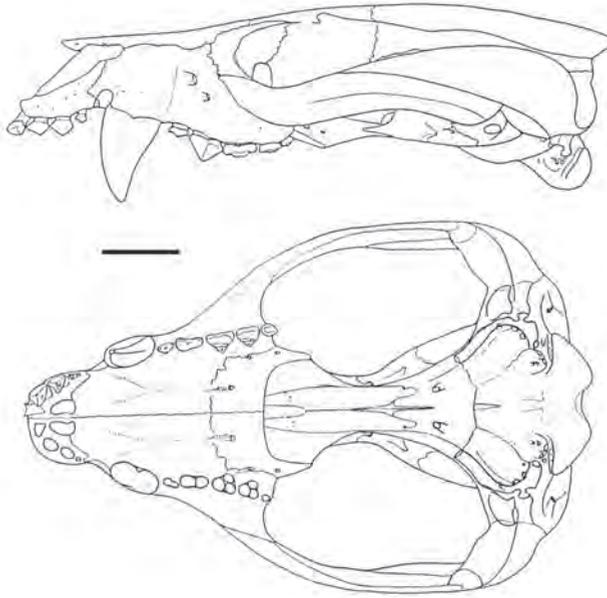


Fig. 10-5.
Argentinoconodon fariasorum. Diversas vistas del diente holotipo. Tomado de Rougier *et al.* (2007).

LOS MAMÍFEROS CRETÁDICOS DE AMÉRICA DEL SUR. CRETÁCIDO INF: *Vinceleste neuquenianus*



Desde el descubrimiento del primer mamífero del Cretácico Inferior en Argentina, *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte, (1986), se han realizado diversos hallazgos de taxones cretácicos que revisten especial significado evolutivo y biogeográfico para el mejor conocimiento de los mamíferos gondwánicos en particular, así como para la historia evolutiva general de ese complejo y variadísimo grupo. Dado que la información que proveen es muy compleja y posee implicancias diferentes según se trate de las especies del Cretácico Inferior o del Cretácico Superior, he creído importante tratar por separado a los mamíferos sudamericanos provenientes de una y otra división del Cretácico.

Creo que es importante recordar que el extenso Período Cretácico, de unos 75 millones

de años de duración, se caracterizó paleobiogeográficamente por la existencia de dos supercontinentes aislados entre sí por el Mar de Tethys: Laurasia en el norte y Gondwana en el sur. Este aislamiento culminó a fines del Cretácico cuando se conectaron Centroamérica con América del Sur, el Norte de África con Europa, e India con Asia, produciéndose un gran intercambio de faunas terrestres, y poco tiempo después la gran extinción del límite Cretácico-Terciario.

En ese escenario paleobiogeográfico, los mamíferos cretácicos de América del Sur corresponden en su totalidad, al menos hasta ahora, a grupos de estirpe gondwánica, o sea mamíferos que a partir de un stock primitivo y de probable distribución pan-géica en el Jurásico Inferior, evolucionaron en Gondwana aislados de los mamíferos (y

otros vertebrados terrestres) de Laurasia. De tal modo se desarrollaron en América del Sur (y seguramente en todas las masas continentales de Gondwana), grupos de mamíferos muy diferentes a los del Cretácico de Laurasia, entre los que sobresalen los Gondwanatheria, que tratamos más adelante.

CRETÁCICO INFERIOR

Los únicos mamíferos registrados en el Cretácico Inferior de nuestro continente provienen de la localidad La Amarga, ubicada a unos 70 km al sur de la ciudad de Zapala en la Provincia del Neuquén. Se trata de materiales numerosos y excepcionales, aparentemente pertenecientes a una única especie: *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte, 1986.

Los pequeños restos fósiles hallados por Martín Vince en la mitad superior de la Formación La Amarga, en los últimos días de la 9ª Expedición Paleontológica, financiada por National Geographic Society, en Marzo de 1985, fueron preparados rápidamente por el autor en el Museo Argentino de Ciencias Naturales y revelaron corresponder a un mamífero Pantotheria (sensu Lillegraven *et al.*, 1979). La presencia de una rama mandibular completa excepto en la región posterior, pero con la casi totalidad de sus dientes, nos demostró rápidamente que se trataba de un "Theria" pero con notables caracteres derivados en su reducida y especializada dentición postcanina. Junto con la mandíbula se encontraban diversas vértebras dorsales y caudales, tibia, fíbula, huesos del tarso, falanges y diversos fragmentos no identificados. Nos llamó mucho la atención el tamaño de este mamífero, un verdadero gigante entre las especies mesozoicas ya que la mandíbula incompleta mide 50 mm. Como es sabido, prácticamente la totalidad de los mamíferos del Mesozoico son especies muy pequeñas, con el cráneo de sólo unos 30 mm. de largo total, o aún menos, por lo que *Vincelestes* nos parece inusualmente grande.

Los trabajos del año siguiente (1986) en La Amarga fueron muy afortunados ya que nos permitieron coleccionar 6 cráneos, uno de ellos con sus mandíbulas articuladas y en buen estado de conservación. Se encontraron también diversas mandíbulas y abundante material postcraneano, generalmente desarticulado y movido. Sólo en el holotipo MACN-N 01 y en el cráneo MACN-N 04, se poseen restos postcraneanos asociados. No obstante, el conjunto del material extraído representa a una única especie, y la diferencia de tamaño de los distintos cráneos es pequeña, aproximadamente el 10% en la máxima diferencia. Las características de sepultación de estos materiales, acumulados en bolsones, nos han hecho pensar en madrigueras en donde habrían encontrado la muerte por algún factor desconocido, eventualmente por una avenida de aguas y barro. El tipo de sedimentos en que se encontraban, consiste de arenitas medianas a finas, con ocasionalmente algún pequeño rodado aislado de 1 cm. de diámetro. El relleno de esas supuestas madrigueras mostraba una concentración de pequeños rodados de no más de 2 a 5 mm., especialmente en las proximidades de los restos fósiles. Por el contrario, fuera de estos "bolsones" irregulares y pequeños, con los huesos fosilizados, de unos 40 cm. de diámetro aproximadamente, la uniformidad de las arenitas es notable y solo ocasionalmente se encontró algún resto óseo o un pequeño rodado.

De todas maneras parece evidente que los ejemplares antes de quedar sepultados habrían permanecido expuestos suficiente tiempo como para que los ligamentos desaparecieran y las partes óseas se desarticularan y movieran por algún factor. El tipo de conservación que presenta no indica desintegración superficial por larga exposición a la intemperie, sino más bien una sepultación definitiva cuando los huesos estaban aún intactos. Los casos en que se observan defectos de preservación, especialmente en uno de los cráneos, serían más probablemente el resultado de procesos diagenéticos

que afectaron a las rocas portadoras y a su contenido en fósiles.

LA FORMACIÓN LA AMARGA

Aquí incluimos un breve informe sobre la unidad estratigráfica portadora del mamífero *Vincelestes neuquenianus* por cuanto se trata de niveles que han provisto materiales de excepcional interés paleontológico como *Amargasaurus*, *Ligabueino*, *Amargasuchus*, etc., mostrando así una suerte de asociación faunística.

La Formación La Amarga presenta un afloramiento muy bien expuesto para su observación al sur del Cerro El Marucho, extendiéndose hacia el Este de la ruta nacional 40, muy próximo a la localidad y arroyo La Amarga. Se trata de una franja de sedimentos continentales de unos 5 km de largo, de rumbo WSW-ENE y algo menos de 0,5 km de ancho, que se apoyan sobre los sedimentos marinos de la Formación Agrio, de edad Valanginiano-Hauteriviano, de aproximadamente unos 140 millones de años de antigüedad. La Formación La Amarga, término propuesto por Parker en un informe inédito de YPF (1965) fue progresivamente mejor conocida y definida por los trabajos de Musacchio (1970, 1971), Volkheimer *et al.* (1977), y otros. Consiste de una secuencia granodecreciente de conglomerados medianos a finos, arenitas y niveles de calcáreos depositados en ambientes continentales, que sucedieron al ambiente marino en que se depositó la unidad infrayacente, la Formación Agrio. La edad de esta Formación se basa en su abundante fauna de invertebrados marinos, datos palinológicos y estudios de geología regional que le confieren una antigüedad fundamentalmente Hauteriviana. Los estudios de Volkheimer *et al.* (1977) han demostrado que tanto la Formación Agrio como la Formación La Amarga poseen una palinoflora común, con diferencias menores. Esto hace admitir que la edad de una y otra unidad son muy próximas y

que no habría un hiato apreciable entre el retiro del mar en que se depositó la Formación Agrio y el establecimiento del régimen continental en que se depositó la Formación La Amarga. Según Leanza (1988) el retiro del mar fue definitivo en la región hacia fines del Barremiano, marcando el comienzo de un prolongado régimen continental en la región.

Los rasgos paleogeográficos de la zona que habitaron estos mamíferos serían entonces un área próxima a la costa, con un relieve interior no muy distante y una asociación de vegetales conocida mayormente por sus palinomorfos (Volkheimer *et al.*, 1977).

La información paleoclimática sugiere en primera instancia, un clima subtropical tal vez no exento de periodos templados y secos (R. Andreis, com. pers.). Curiosamente el único cocodrilo registrado *Amargasuchus minor* (Chiappe, 1988) es muy pequeño, lo que podría significar temperaturas más bajas que las subtropicales. Recordemos que hay algunas interpretaciones recientes (Kemper, 1988) que reconocen fuertes caídas de la temperatura durante el Cretácico inferior.

La Formación La Amarga tiene afloramientos propicios para la búsqueda de fósiles de vertebrados, y particularmente en sus sectores medio e inferior donde hemos descubierto importantes materiales.

LOS VERTEBRADOS DE LA FORMACIÓN LA AMARGA

En 1983 el Dr. Cazau (YPF) nos informó de la existencia de restos fósiles de vertebrados que resultaron corresponder a un saurópodo indeterminado, representado por materiales poco diagnósticos. No obstante, las exploraciones realizadas a partir de los datos del Dr. Cazau nos llevó a registrar la existencia de una asociación de tetrápodos del mayor significado para nuestros estudios de la evolución de los vertebrados mesozoicos de América del Sur. Hasta el

presente esa asociación se integra con los siguientes taxones.

Pterosauria

Pterodactyloidea

Género et sp. indet. Montanelli 1987

Crocodylia

Amargasuchus minor Chiappe 1988

Sauropoda

Dicraeosauridae

Amargasaurus cazau Salgado y

Bonaparte 1991

Género et sp. indet.

Titanosauria

Amargatitanis macni

Theropoda

Ligabuinu andesi Bonaparte 1996

Género et sp. indet.

Ornithischia

Stegosauria

Género et sp. indet

Bonaparte 1996

Mammalia

Familia Vincelestidae

Vincelestes neuquenianus

Bonaparte 1986

El material de mamíferos hallado en los niveles medios de la Formación La Amarga, en 1985, fue estudiado y publicado por el autor en 1986 en las Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. El estudio se limitó a los caracteres de la dentición, siendo así un trabajo preliminar dirigido a dar a conocer ese notable hallazgo.

En ese estudio se reconoció su pertenencia a "Theria", mamíferos caracterizados por poseer postcaninos con una disposición triangular de sus principales cúspides, y con una cuenca posterior en sus molares inferiores llamada talónido, y dentro de los "Theria" se lo refirió al orden Eupantotheria, según la clasificación propuesta por Lillegraven *et al.* (1979).

Previo a su publicación, el hallazgo de *Vincelestes* fue anunciado en una Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, en la que el Dr. Manceñido objetó, con razón la denominación usada originalmente, F. Pichi Licuiri Leufu, para los niveles portadores. Indicándome que se trataba en verdad de la Formación La Amar-



Fig. 11-1. *Amargasaurus cazau*, es el vertebrado más espectacular descubierto en la formación La Amarga. Se trata de un dinosaurio saurópodo de una familia registrada sólo en África y nuestro continente.

ga. También es digno de consignar que en esa reunión solamente el Dr. A. Cuerdo fue el único que mostró su sorpresa por la importancia del hallazgo de este mamífero en el Cretácico Inferior.

OTROS MAMÍFEROS DEL JURÁSICO SUPERIOR - CRETÁCICO INFERIOR DEL MUNDO

Para evaluar más apropiadamente la excepcional importancia del hallazgo de los ejemplares de *Vincelestes neuquenianus*, y su disponibilidad para estudiarlo, creo apropiado señalar los más significativos hallazgos de restos de mamíferos provenientes del intervalo Jurásico Superior-Cretácico Inferior (hasta el Aptiano inclusive).

Hallazgos muy notables se efectuaron en depósitos carbonosos de minas de carbón de Portugal, referidos al Kimmeridgiano inferior, (Jurásico Superior), por los paleontólogos alemanes que obtuvieron una increíble colección de vertebrados continentales, entre ellos gran número de restos de mamíferos, en una de las empresas paleontológicas más sensacionales del siglo, dirigida por el Profesor Dr. Henkel, de la Universidad de Berlín. Entre los materiales más sobresalientes de mamíferos se cuenta gran parte del esqueleto, incluso cráneo y mandíbulas incompletas, de un pantoterio (Henkel y Krebs, 1977), varios cráneos razonablemente completos de multituberculados descritos por Hahn (1977), y un cráneo de Docodonta (Krusat, 1991, Lillegraven y Krusat, 1991). Hasta el presente, el magnífico esqueleto de pantoterio de Portugal solo ha sido estudiado en aspectos generales (Krebs, 1987), pero se desconocen detalles anatómicos del mismo, especialmente de las porciones craneanas preservadas. En fecha más reciente Martin (1999) se publicó un detallado estudio.

El resto de las colecciones de mamíferos del Jurásico superior de Europa (Inglate-

rra), África (Tanzania), y especialmente de los ricos niveles de la Formación Morrison de USA., incluyen raramente algún fragmento craneano (de triconodonte en Durlston Bay, Inglaterra y de mandíbulas en Morrison). No se conocen cráneos completos del Jurásico Superior, excepto los citados de *Multituberculata* descritos por Hahn; y Docodonta de Portugal (Lillegraven y Krusat, 1991).

Del Cretácico Inferior, Neocomiano, se han obtenido una colección de dientes de mamíferos principalmente en el sudeste de Inglaterra, de niveles referidos al Valanginiano-Hauteriviano, o sea de antigüedad comparable a la de los sedimentos de Formación La Amarga; portadores de *Vincelestes neuquenianus*. Allí se han registrado multituberculados (Plagiaulacidae), symmetrodontes (Spalacotheriidae), eupantoterios (Dryolestidae) y el bien conocido molar aislado de *Aegialodon dawsoni* cuyos caracteres indican el inicio de la condición tribosfénica de la dentición mamaliana en el Hemisferio Norte.

De España se han recuperado dientes de multituberculados y eupantoterios de probable edad Barremiana, mayormente estudiados por paleontólogos alemanes.

Otras localidades del Cretácico Inferior con mamíferos (Neocomiano-Aptiano), se conocen del norte de China y de Mongolia, las que han brindado dientes aislados y una mandíbula con gran parte de la dentición correspondiente a *Manchurodon simplicidens*, Kielan-Jaworowska *et al.*, (2004) También de Mongolia se ha publicado una muy significativa mandíbula que es el holotipo de *Kielantherium gobiensis* (Theria de grado Metatheria-Eutheria) por Dashzeveg (1975). La fauna de mamíferos del Cretácico Inferior de Asia, que en gran parte, sino totalmente, correspondería al Aptiano o eventualmente al Albiano, se compone de multituberculados, triconodontes, symmetrodontes y alguna especie con caracteres tribosfénicos primitivos (véase Kielan Jaworowska *et al.*, 2004; Luo, 2007). Del Cretácico

Inferior, Aptiano, de Australia se han registrado dos importantes géneros de mamíferos tribosfénicos, *Ausktribosphenos* (Rich et al. 1997), y *Bishops* (Rich et al., 2001), representados por excelentes mandíbulas con bien preservada dentición. Además se han descubierto restos aislados de monotremas (Archer et al., 1985).

Finalmente, en la Formación Cloverly de USA., referida al Cretácico Inferior, Clemens et al., (1979) citan importantes hallazgos de fragmentos craneanos y mandíbulas y aún de cráneos completos incluidos en nódulos, que para esa fecha se encontraban en preparación y estudio. Hasta ahora se han publicado restos incompletos de cráneo y mandíbulas de un triconodonte (Jenkins y Schaff, 1988).

Aún cuando el registro mundial de mamíferos del Neocomiano-Aptiano tiene numerosas referencias de la diversidad de mamíferos existentes, la única especie de Theria representada por materiales completos y elocuentes, tanto craneanos como post-craneanos en tres dimensiones, es *Vincelestes neuquenianus* del norte de la Patagonia.

Vincelestes neuquenianus

Bonaparte, 1986.

El material tipo de *Vincelestes neuquenianus* consiste en una rama mandibular izquierda incompleta en su sector posterior, con toda la serie dentaria bien conservada. La mandíbula se encontraba asociada a un conjunto de materiales postcraneanos, los que fueron hábilmente preparados por el enton-

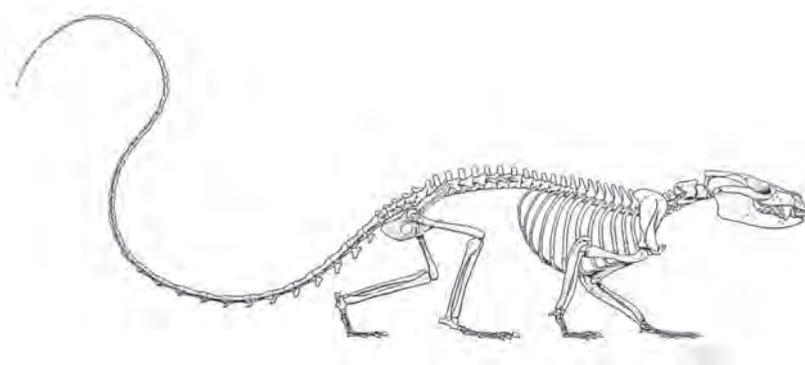


Fig. 11-2. Reconstrucción del esqueleto de *Vincelestes neuquenianus*. Tomado de Rougier, 1993.

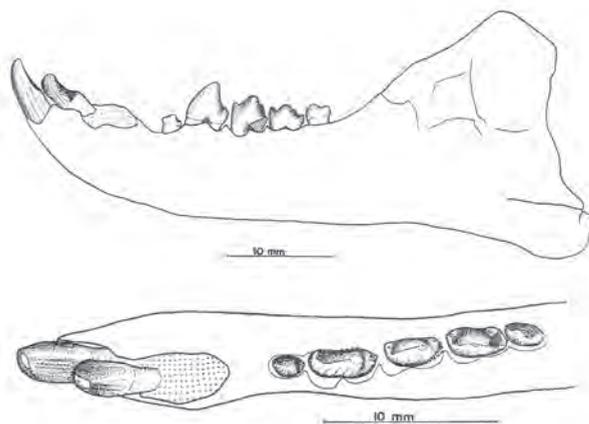


Fig. 11-3. *Vincelestes neuquenianus*, procedente de la Formación La Amarga, de la localidad homónima, ubicada 70 km al sur de Zapala, Neuquén. Vista lateral de la mandíbula incompleta del tipo y vista oclusal de su dentición.

ces estudiante de biología Sr. Guillermo W. Rougier. Este material consiste en vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales, junto a una tibia y peroné izquierdos incompletas.

La rama mandibular izquierda está prácticamente completa. Es corta y robusta, con un pronunciado y amplio proceso coronoides, y una fuerte sínfisis, lo que le da un aspecto muy sólido, sugiriendo hábitos predadores.

La descripción original de la dentición inferior de *Vincelestes neuquenianus*, brindada por Bonaparte (1986) fue la siguiente: El ejemplar tipo (un dentario aislado) sólo posee dos incisivos. El I1 es el mayor, procumbente y algo curvado hacia atrás, con el borde mesial grueso, el distal más bien afilado, la cara labial convexa en ambos sentidos, y la lingual cóncava de arriba hacia abajo y convexa en sentido transversal. El I2 es bastante más chico y está ubicado más atrás que el I1. También posee una arista distal afilada y un reborde dorso-ventral que recorre la cara lingual del diente.

El canino se halló fuera de su alveolo, pero al lado de su ubicación original. Es de tamaño modesto, con amplia raíz pero de corona relativamente pequeña. La dirección del alveolo indica que el canino tenía una orientación similar a la de los incisivos, y prácticamente se adosaba al I2.

Interpretamos que *V. neuquenianus* poseía sólo dos premolares. El más anterior está muy atrofiado, con una cúspide central y vestigios de cúspides anterior y posterior. El premolar siguiente está hipertrofiado, de probable función cortante pues es muy comprimido labio-lingualmente. El protocónido ocupa la mayor parte de la extensión mesio-distal del diente, con el metacónido pequeño y ubicado casi en el mismo plano. El paracónido está incompleto, pero existen indicaciones de su modesta proyección lingual. Existen leves indicios de un incipiente talónido.

El molar 1 es bastante más chico que el premolar que lo precede, y muestra indicios

de especialización, ya que es relativamente angosto buco-lingualmente. El protocónido es la cúspide mayor; en un plano más lingual se hallan el paracónido en el borde ántero-lingual, y el metacónido, más pequeño, en el borde póstero-lingual. El talónido lamentablemente está quebrado por lo que sólo se aprecia su inicio.

El molar 2 es algo más bajo que el molar 1 y las cúspides del trigónido forman un triángulo más abierto. El protocónido es la cúspide mayor, pero no tan dispar en tamaño como en el molar 1. El paracónido forma el ángulo ántero-lingual, y el metacónido, algo más grueso, está ubicado en la mitad posterior del diente sobre el borde lingual. La depresión del talónido es amplia, abierta y profunda hacia el lado bucal, presentando una amplia cuenca con el eje mayor de posición subtransversal, (el sector bucal de posición más anterior que el lingual), con un definido, proporcionalmente grande hipocónido, separado del protocónido y meta-



Fig. 11-4. Dos cráneos y mandíbulas de *Vincelestes neuquenianus* obtenidos en las excavaciones realizadas en 1986, preparados por el entonces estudiante de Biología Guillermo Rougier para su tesis doctoral. Colección paleontológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires.

cónido por la depresión citada más arriba.

El molar 3 es reducido tanto en la altura de la corona como en el largo mesio-distal. Presenta mucho desgaste hacia el lado lingual, lo que ha eliminado el relieve de para. y metacónido. Del lado bucal se aprecia el protocónido, y separado por una escotadura el hipocónido, de tamaño comparable al protocónido.

A esta descripción de la dentición inferior se agregó la descripción de la serie dentaria superior por Bonaparte y Rougier (1987), a partir del hallazgo de varios ejemplares completos hecho en las proximidades del lugar en donde se encontró el holotipo de esta especie. La dentición superior de *Vincelestes neuquenianus* también presenta una gran reducción en el número de postcaninos, que es de 5 piezas dentarias como en la mandíbula, pero el número de incisivos superiores es de 4, a diferencia de los inferiores que es de sólo 2. Estos autores describieron en detalle la dentición superior de *Vincelestes*, y a continuación se extraen párrafos seleccionados de dicho trabajo. El I1 está ubicado muy cerca del plano axial, está dirigido hacia delante y abajo, y la sección de su corona es triangular, mostrando un amplio plano de contacto con el opuesto. Los incisivos superiores 2 y 3 son de mayor tamaño que el I1 del cual se hallan separados. La superficie de oclusión, amplia, presenta un plano orientado ventralmente. El incisivo 4 es pequeño, en probable proceso de reducción. El canino superior está hipertrofiado y posee dos raíces como es frecuente en diversos Theria del Cretácico superior. En su sección próxima a la bifurcación de las raíces, el eje antero posterior es casi el doble que el eje transversal. El número y proporciones de los premolares y molares superiores e inferiores es el mismo. Los postcaninos superiores presentan el primer premolar muy pequeño, sin signos de oclusión. El segundo premolar es hipertrofiado, comprimido en sentido transversal y con una destacada cúspide principal. Posee una cúspide estilar anterior y otra posterior

de tamaños similares. La cúspide principal está ubicada en la mitad interna y puede corresponder al paracono, al metacono o eventualmente a ambas. El primer molar es el más grande de los molares. La regla oclusal es algo más larga que ancha. La plataforma estilar, que posee cuatro cúspides distribuidas en el sector labial de la corona, ocupa aproximadamente 2/3 de la totalidad de la región oclusal. Paracono y metacono son de tamaño modesto, bien definidos, están dispuestos muy próximos entre sí en el mismo plano antero-posterior, y cerca del borde lingual de la superficie oclusal. El protocono está presente en un plano más interno y más alto que el de la superficie oclusal. Sus características hacen pensar que el protocono de *Vincelestes neuquenianus* estaba en una etapa evolutiva incipiente o eventualmente en proceso final de reducción, siendo sensiblemente más pequeño que en cualquier Theria tribosfénico.

El siguiente molar es algo más corto, proporcionalmente más ancho que el anterior, con tres cúspides estilares, paracono y metacono bien desarrollados, y el protocono, aunque en un plano más dorsal, muestra una cúspide pequeña, mejor definida que en el molar precedente. El molar 3 es pequeño, sin evidencias de desarrollo lingual y por consiguiente sin protocono, al menos observable.

La dentición de *Vincelestes neuquenianus* presenta caracteres sumamente significativos, tanto por el reducido número de dientes postcaninos como por el grado evolutivo que muestra una condición aparentemente inicial en el desarrollo de la tribosfenia, o eventualmente, un marcado nivel de reducción de la misma, por lo que podríamos interpretarla como Post-Tribosfénica. En relación al reducido número de postcaninos lo interpretamos como un conjunto de caracteres derivados, que revela un tipo adaptativo muy especializado hacia una dieta carnívora, o carroñera en un grado no reconocido hasta ahora en otros mamíferos mesozoicos.

Los notables caracteres derivados de la dentición no lo son tanto por el reducido número de premolares (2) y de molares (3), sino por la fuerte diferenciación morfológica que presentan, sugiriéndonos una función muy específica dentro del rol de carnívoro-predador o aun carroñera.

En otros mamíferos mesozoicos como los Paurodóntidae, del grupo dryolestóideo del Jurásico Superior se ha observado una fuerte reducción en el número de postcaninos, como en el caso de *Archaeotricon brevimaxillus* Simpson 1927 que posee 5 postcaninos y *Paurodon valens* Marsh 1887 con 6 postcaninos, ambos de la Formación Morrison de USA. Pero en ninguna de estas u otras especies se observa la pronunciada diferencia morfológica entre cada uno de los postcaninos que presenta *Vincelestes neuquenianus*. Es probable que, como lo señaló Clemens (1968) la tendencia evolutiva de esos pantoterios habría sido la de reducir el número de postcaninos, usualmente de 10-12 entre los pantoterios. Y también es probable que la reducción del número de dientes de *Vincelestes neuquenianus* sea simplemente un desarrollo paralelo, sin vinculaciones filogenéticas con el grupo citado anteriormente.

El cráneo de *Vincelestes neuquenianus*

Es importante señalar que los seis cráneos colectados de esta especie patagónica representan invaluable información sobre la estructura craneana de los mamíferos Theria para el intervalo cronológico entre Jurásico temprano y Cretácico medio aproximadamente. Su información anatómica es reveladora del nivel evolutivo que habría caracterizado a los "Theria" del Neocomiano (125 m.a.) en diversos aspectos de su organización craneana, como los caracteres y relaciones de los huesos preorbitarios e interorbitarios, caracteres del desarrollo del paladar secundario, estructura de la caja cerebral y del oído medio, presencia o no de los huesos postdentarios en la mandíbula, y caracteres de la articulación cráneo-mandibular. En términos generales apreciamos que el

grado evolutivo de la organización craneana de *Vincelestes neuquenianus* muestra caracteres más derivados que los reconocidos en los más primitivos mamíferos, los Morganucodontidae, especialmente por la desaparición de la fisura interorbitaria (Rougier y Bonaparte 1988) y por poseer la mandíbula desprovista de los huesos postdentarios. Al mismo tiempo posee caracteres más primitivos que en los Metatheria, especialmente por la presencia de nasales muy anchos, reducida proyección anterior de los frontales, lacrimal amplio, presencia de septomaxilar, etc.

Bonaparte y Rougier (1988) describieron el cráneo y mandíbula en los siguientes términos: El cráneo de *Vincelestes neuquenianus* es grande, probablemente el más grande de los mamíferos cretácicos conocidos hasta el presente. Sus principales medidas son, en el ejemplar MACN-N 04: Largo total máximo, 70,4 mm; ancho bicigomático, 47,1 mm; largo preorbitario, 24,2 mm; largo de la serie dentaria, 33, 8 mm. La región preorbitaria es breve, y por la reducción de la serie dentaria el canino está comparativamente cerca de la órbita. La cresta parietal es muy extensa, y se proyecta hacia atrás en la región occipital. La cresta es delgada y la expansión de la caja craneana es marcada, recordando la condición de *Didelphis*. Los cóndilos occipitales y el basioccipital se proyectan marcadamente hacia el lado ventral.

El premaxilar es breve en sentido anteroposterior, posee cuatro incisivos que decrecen en tamaño del I1 al I4. El contacto con el Maxilar es breve y no se aprecia unión con los nasales por el desarrollo del septomaxilar. A diferencia de otros mamíferos mesozoicos y de *Probainognathus* (Romer, 1970), *Therioherpeton* (Bonaparte y Barbarena, 1975) y los Chiniquodóntidae, el septomaxilar es más desarrollado y muestra un extenso contacto con el premaxilar y, en menor escala, con el nasal y el maxilar.

El maxilar posee un canino grande, hipertrofiado, de dos raíces, con breve diastema

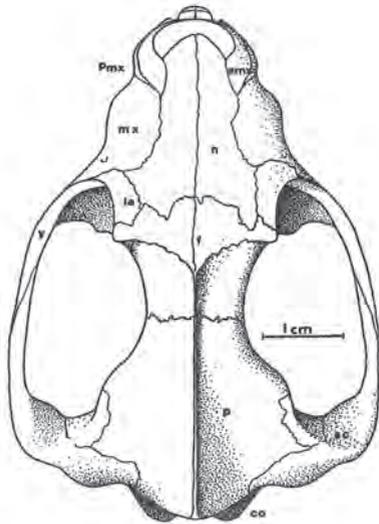


Fig. 11-5. *Vincelestes neuquenianus*, vista dorsal del cráneo, largo total 70 mm. Depositado en el MACN de Buenos Aires, Argentina.

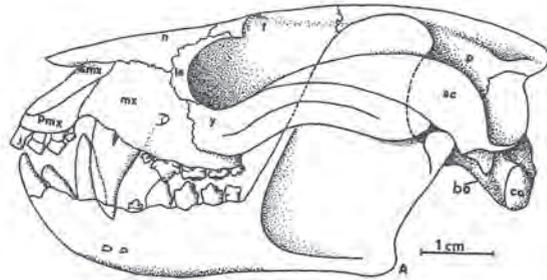


Fig. 11-6. *Vincelestes neuquenianus*, vista lateral del cráneo y mandíbula. Material depositado en el MACN, Buenos Aires, Argentina.

por delante de aquel en donde se acomoda el canino mandibular. En el paladar secundario el maxilar ocupa gran parte del mismo. Los nasales presentan una expansión lateral en la región posterior y muestran un amplio contacto con el lacrimal, carácter que se diferencia de lo que observamos en *Didelphis* y algunos Eutheria. Novacek (1986: 27) señala este carácter en marsupiales didélfidos y *Kennalestes*, interpretándolo como un rasgo primitivo entre los mamíferos. No obstante, la condición de los didélfidos y de *Kennalestes* es derivada en relación a la que presenta *Vincelestes neuquenianus*, condición que a su vez es comparable a la de *Sinoconodon* (Crompton y Sun, 1985), *Therioherpeton* (Bonaparte y Barberena, 1975) y otros cinodontes próximos al grado mamífero.

El lacrimal es grande, con una amplia exposición lateral, pero sin proceso facial amplio como es el caso en *Therioherpeton* (Bonaparte y Barberena, 1975). Recuerda la condición de *Didelphis* excepto por el ya citado contacto amplio con el nasal. En la región orbital el lacrimal está parcialmente dañada-

do. Los frontales presentan la sutura anterior en una línea más o menos transversal, no en forma de "V" como en *Didelphidae*, tal vez en relación a la marcada expansión dorsal del lacrimal. Hacia atrás se prolongan hasta la región de máxima constricción de la caja craneana en vista dorsal. En la región orbital el frontal es amplio, contactando con la región anterior del aliesfenoides. Los parietales forman, posiblemente, la totalidad de la cresta parietal desde la unión con los frontales hasta el extremo posterior. Ambas crestas lambdaideas se proyectan algo hacia atrás, en forma más pronunciada en la región medial o axial. No se observan en esta región evidencias de otros huesos como podrían ser supraoccipital o interparietal. La cresta parietal es delgada, proporcionalmente más delgada que en *Didelphis*, y relativamente baja. La expansión de la caja cerebral es brusca, con caracteres morfológicos y aún de volumen proporcionalmente comparables a *Didelphis*.

El yugal en vista lateral este hueso es sigmoides, con una fuerte unión con el maxi-

lar, y un breve contacto con el lacrimal. Este carácter sería plesiomorfo ya que la unión yugal-lacrimal está presente en los cinodontes carnívoros. Este hueso es relativamente plano y en su extremo posterior presenta un proceso articular, que es parte de la cavidad glenoidea, con caracteres comparables a los de *Didelphis*. La unión con el escamosal es extensa.

La región cigomática del escamosal es laminar, relativamente alta, y el contacto con el yugal es de superposición en toda su extensión. La región glenoidea es comparable a *Didelphis* pero se advierte menor desarrollo en sentido transversal, y el proceso postglenoideo es menos diferenciado. Su posición relativa es comparable a la de *Didelphis*, aunque sensiblemente más posterior que en los Eutheria (Kielan-Jaworowska, com. pers.). La región craneal del escamosal es breve, con poca extensión en la pared de la caja craneana. La unión con el parietal es clara, y con el proótico (periótico?) ubicado por delante de esta porción del escamoso. En la región ventral el meato auditivo externo está apenas delineado.

Aún cuando el paladar secundario de *Vincelestes* es comparativamente ancho, los palatinos forman un breve sector del mismo, bastante menos que en *Didelphis* o insectívoros como *Leptictis* (Novacek, 1986). Dorsalmente los palatinos están bien separados del plano axial, contactando en la región lateral con ambos pterigoides. Los forámenes palatinos están frente al molar 1. No hay evidencias de rebordes o espinas postpalatinas. En la región orbitaria están bien expuestos, contactando hacia el plano axial con el presfenoides.

Los pterigoides se exponen entre ambos palatinos, con el sector anterior en forma de "V" en donde se acomoda el vómer. En el sector central los pterigoides contactan entre sí en el plano axial, y hacia atrás se separan dando lugar al presfenoides. El presfenoides se manifiesta como un estilete ubicado en el plano axial, prolongándose brevemente entre los pterigoides. *Barunles-*

tes butleri, euterio del Campaniano de Mongolia (Kielan-Jaworowska y Trifimov, 1980) presenta caracteres muy semejantes en el proceso medial del presfenoides, lo que nos hace suponer que este rasgo de *Vincelestes* tal vez representa una plesiomorfía heredada de la condición de Cynodontia, en los que se observa el rostro del paraesfenoides entre ambos pterigoides.

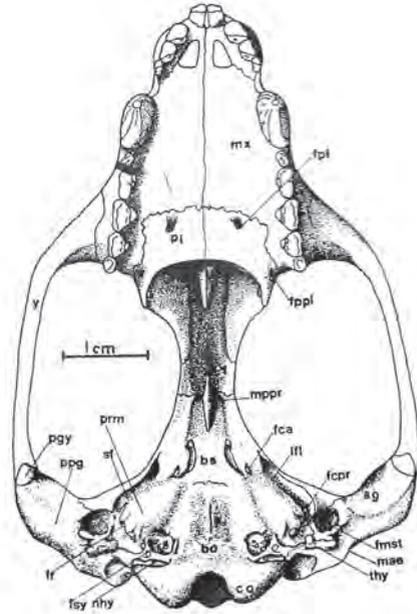


Fig. 11-7. *Vincelestes neuquenianus*, vista palatina del cráneo. Depositado en el MACN, Buenos Aires, Argentina.

La porción centro-anterior del basioccipital-exoccipital presenta una quilla axial bien neta, comparable a la que posee *Barunlestes* citado más arriba. De allí hacia atrás el basioccipital se curva ventralmente hasta culminar en los cóndilos occipitales. Estos poseen el eje mayor orientado oblicuamente de afuera y adelante hacia atrás y adentro, llegando casi hasta el plano axial en el lado ventral, en tanto que dorsalmente están bien separados. La amplitud transversal de los cóndilos y la orientación de sus ejes mayores sería un carácter derivado para los Theria, ya que en los Cynodontia, inclui-

do *Probainognathus*, el ancho bicondilar es sensiblemente menor. A ambos lados del basioccipital se observan los promontorios bien desarrollados. Son relativamente amplios y su conformación hace pensar que la cóclea de *Vincelestes neuquenianus*, que no hemos podido observar, bien podría tener un comienzo de forma espiralada. Sin duda muestra caracteres derivados en relación a Triconodonta (Kermack *et al.*, 1981) y a Multituberculata (Kielan-Jaworowska, *com. pers.*), en los que el promontorium es angosto y la cóclea no espiralada. En la región posterior del promontorium se observan dos forámenes, uno de ellos, al menos, correspondiente a la fenestra rotunda.

Los caracteres del cráneo y de la dentición de *Vincelestes neuquenianus* dan lugar a incursionar sobre importantes aspectos de la evolución y de las interpretaciones de las primeras etapas evolutivas de los mamíferos en general. Rougier y Bonaparte (1988) han

comunicado que los caracteres de la caja craneana de esta especie del Cretácico Inferior, especialmente por el amplio desarrollo de la lámina anterior del petroso, implicó un serio cuestionamiento para el reconocimiento o diferenciación de los "Prototheria", ya que estos han sido definidos en gran parte por presentar una amplia lámina anterior del petroso. Pero, como *Vincelestes neuquenianus*, indudablemente un "Theria", también presenta el mismo importante carácter, se debilita mucho la supuesta radical distinción entre Prototheria y Theria. La diferencia existe, sin duda, especialmente en la dentición, pero *Vincelestes neuquenianus* nos demuestra que no habrían sido tan notorias las diferencias de las estructuras craneanas, siempre consideradas como más conservadoras y por ello de más difícil modificación substancial, entre una y otras subclase (Prototheria y Theria) de mamíferos, reconocidos hasta la década de 1990.

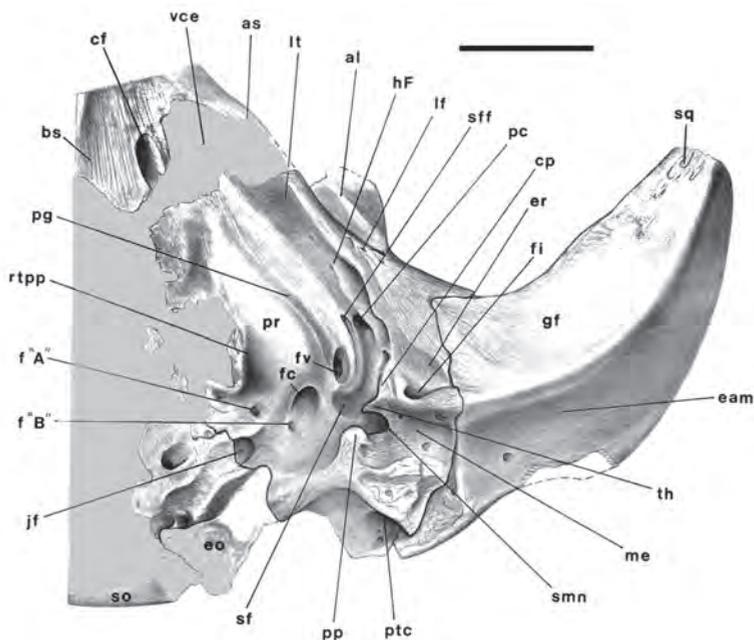


Fig. 11-8. *Vincelestes neuquenianus*. Vista ventral del basicráneo izquierdo con amplia información anatómica, sobre la base de un estudio de Rougier *et al.* (1992) sobre el sistema de vasos sanguíneos del cráneo de esta especie.

La pared lateral de la caja craneana de *Vincelestes neuquenianus*, nos muestra notables avances en su construcción, especialmente por mostrar una mayor osificación del aliesfenoides, orbitosfenoides y de la proyección orbital del frontal, que han contribuido a la desaparición de un antiguo y persistente carácter: la fisura orbitaria. Esta "fisura orbitaria" es un área sin osificar, ubicada en la parte anterior de la caja cerebral, que esta presente en los Cynodontia muy derivados, como los Brasilodontidae, vinculados al origen de los mamíferos, y menos desarrollado pero aun presente en los primitivos mamíferos del Liásico inferior como *Morganucodon*, *Megazostrodon* y *Sinoconodon* (Kermack *et al.*, 1981; Gow, 1986; Crompton y Sun, 1985). De esta forma *Vincelestes neuquenianus* es el más antiguo "Theria" que muestra una completa osificación de esa región, carácter que después persistió en los Theria del Cretácico superior y Cenozoico.

En enero de 1986, cuando fueron encontrados los diversos cráneos y restos postcraneos de *Vincelestes neuquenianus*, dije textualmente al estudiante de Biología que integraba la comisión de la 10ª Expedición Paleontológica a Patagonia, Guillermo W. Rougier: "Guillermo, este material deberá ser estudiado muy en detalle por su especial significado paleontológico y será el tema de tu tesis doctoral". Así fue, y cuando Guillermo defendió su tesis en la Universidad Nacional de Buenos Aires en 1992, asistimos a la presentación del más importante y detallado

trabajo sobre una especie de mamífero fósil jamás hecho en la Argentina.

El Dr. Guillermo W. Rougier usó la totalidad del material disponible de *Vincelestes neuquenianus* para su tesis doctoral. Excepto por el holotipo, todos los restos fueron preparados, dibujados y estudiados por Rougier en su extensa y excepcional tesis (Rougier, 1993). Aquí reproducimos muy parcialmente algunos aspectos de la tesis de Rougier porque se trata de una importante contribución paleontológica que no ha sido publicada y su contenido, al menos en parte, debe estar disponible para los interesados.

Con estilo detallado, ampliamente comparativo, y de cuidadosas interpretaciones Rougier cubrió tres volúmenes de 200 páginas cada uno para desarrollar la descripción, comparación e interpretación del grado evolutivo presente tanto en el cráneo como en el postcráneo de *Vincelestes neuquenianus*.

La brillante tesis sobre *Vincelestes* fue desarrollada y escrita a comienzos de la década de 1990, hace algo más de 25 años. Desde ese entonces, se descubrieron y estudiaron una serie de mamíferos jurásicos de Madagascar y Argentina, y del Cretácico Inferior de Australia (Rich *et al.*, 2001) que nos brindan una perspectiva histórica preliminar de la evolución de los mamíferos mesozoicos que no se conocía en esos años. De tal modo, las interpretaciones desarrolladas por Rougier sobre las afinidades y relaciones filogenéticas de *Vincelestes* se han modificado.

En las conclusiones filogenéticas sobre *Vincelestes neuquenianus* desarrolladas por Rougier en su tesis doctoral (1993) y en trabajos subsecuentes desarrollados en la Universidad de Chicago en colaboración con el Dr. J. Hopson y sus discípulos (Rougier *et al.* 1996), consideró a *Vincelestes* como integrante del clado Laurásico Prototribosphenida, integrante a su vez del clado Boreosphenida, de origen y distribución en el Hemisferio Norte, reconocido inicialmente por Luo *et al.* (2001). Los Boreosphenida se consideran en la actualidad, por la mayoría de los autores, como un grupo de origen Laurásico, diferen-



Fig. 11-9. Dr. Guillermo W. Rougier, muy destacado colaborador del autor hasta el año 2002 y excelente anatomista de mamíferos mesozoicos.

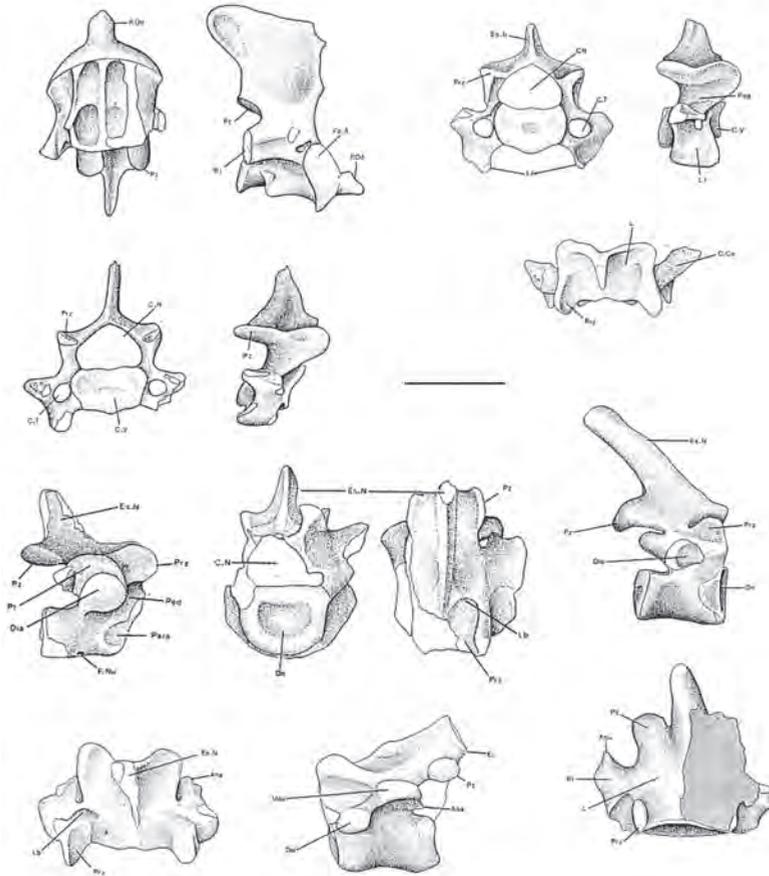


Fig. 11-10. *Vinclestes neuquenianus*, Vértabras cervicales anteriores, medias y dorsales anteriores. Tomado de Rougier, 1993.

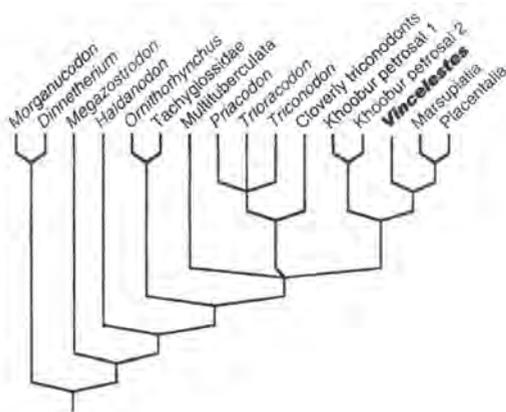


Fig. 11-1. Interpretación de las relaciones sistemáticas de *Vinclestes* con los mejor conocidos mamíferos laurásicos mesozoicos, según Rougier *et al.* (1996). Según estos autores el mamífero patagónico ocuparía una posición intermedia entre triconodontes y marsupiales, lo cual estaría lejos de confirmarse cuando tenemos en cuenta el registro de mamíferos mesozoicos de Gondwana.

te a los Australosphenida desarrollados en Gondwana. De tal modo la interpretación de Rougier fue consistente en ubicar filogenéticamente a *Vincelestes neuquenianus* entre los “eupantoterios” del Hemisferio Norte. No valoró en su tesis doctoral ni aun en investigaciones posteriores, la posibilidad que la especie neuquina fuera el producto de una larga y prolífica evolución de mamíferos acontecida en Gondwana.

Reinterpretación actual de *Vincelestes*

El conocimiento que disponemos actualmente indica un marcado endemismo u originalidad de los mamíferos jurásicos y cretácicos de Gondwana que nos demuestra que estos evolucionaron separadamente de los grupos de mamíferos laurásicos, sin duda a partir de ancestros comunes, produciendo a lo largo del tiempo, entidades taxonómicas diferentes. Rougier (1993) en su análisis de *Vincelestes* consideró válido aplicar al estudio del mamífero patagónico los patrones interpretativos usados para el estudio de los mamíferos laurásicos. Hoy ya no es posible aceptar este criterio con las novedosas evidencias de mamíferos jurásicos y cretácicos de Gondwana.

En consecuencia, estaba faltando un estudio comparativo de *Vincelestes* con los nuevos mamíferos mesozoicos de Gondwana, y lograr así interpretaciones más ajustadas a la realidad paleontológica de nuestros días. Bonaparte (2008) se dedicó a tratar de actualizar el status taxonómico de *Vincelestes* que se explica a continuación.

Desde la notable tesis doctoral de Rougier sobre la anatomía y relaciones filogenéticas de *Vincelestes*, muchos descubrimientos vinculados al tema que enfocamos se han realizado en los continentes gondwánicos (América del Sur, África, Australia e India), y muchos de ellos han dado lugar a interpretaciones tan novedosas como trascendentes, brindando bases interpretativas que no existían ni se podían entretener a comienzos de la década de 1990 cuando Rougier trató de comprender a *Vincelestes* en el contexto mundial de los mamíferos mesozoicos.

Para esa época, quienes se ocupaban de la historia biogeográfica y evolutiva de los vertebrados continentales, incluso mamíferos, ya tenían bien comprendido que el desmembramiento de Pangea en dos supercontinentes, Laurasia y Gondwana, aproximadamente en el Jurásico Inferior a Medio, había abierto las puertas para el inicio de un camino evolutivo diferente, independiente, para los vertebrados de cada uno de esos supercontinentes. Y los mamíferos no fueron una excepción a este fenómeno biogeográfico que, en el transcurso de millones de años fue definiendo diferencias anatómicas y composicionales cada vez más acentuadas en las asociaciones de vertebrados terrestre de Laurasia y Gondwana.

Vincelestes fue, muy probablemente, parte de un linaje de los mamíferos endémicos de Gondwana, diferenciado después de unos 30, o muchos mas, millones de años de aislamiento o separación biogeográfica del resto de los mamíferos laurásicos.

Los descubrimientos de Rich *et al.*, (1997, 1999, etc.) en el Cretácico Inferior de Australia nos mostraron por primera vez la existencia de mamíferos tribosfénicos en el Mesozoico de Gondwana, muy diferentes a los pocos, de esa época, procedentes de Laurasia. Pocos años después, el Jurásico Medio de Madagascar dio lugar a un descubrimiento no menos inesperado: se descubrió *Ambondro mahabo* el primer mamífero tribosfénico del Jurásico documentado en el mundo (Flynn *et al.*, 1999), con una antigüedad de 170 millones de años (Jurásico Medio). Más recientemente, en el Jurásico Medio o Superior de la Provincia del Chubut (Argentina), se descubrió otro mamífero tribosfénico, *Asfaltomylos patagonicus* (Rauhut *et al.*, 2002). Finalmente, también del Jurásico Medio o Superior del Chubut, se descubrieron 3 mandíbulas de otro mamífero con dientes tribosfénicos, *Henosferus molus* descrito preliminarmente por Forasiepi *et al.* (2004) y en detalle por Rougier *et al.*, (2007). Esta inesperada secuencia de trascendentes hallazgos para la historia y sistemática de los

mamíferos mesozoicos, cambió radicalmente lo conocido e interpretado con anterioridad, dando lugar a la hipótesis (sustentada por tres líderes del estudio de los mamíferos mesozoicos, Luo, Kielan-Jaworowska y Cifelli en 2001), que propone un origen doble de la tribosfenia. Por un lado los mamíferos tribosfénicos de origen laurásico (Boreosphenida) y por otro los de origen gondwánico (Australosphenida). Esta hipótesis es, en mi opinión, apresurada, ya que hay que admitir la posibilidad de un único origen de la tribosfenia durante el Jurásico Inferior en Pangea, y que su escisión en los supercontinentes de Laurasia y Gondwana condicionó las diferencias, más bien sutiles, observadas entre Boreosphenida y Australosphenida. La interpretación de Luo *et al.* (2001, 2002) está alentada por la falta de registro de mamíferos tribosfénicos en el Jurásico y en el Cretácico más inferior de Laurasia, lo cual no indica, por cierto, que no existieron primitivos mamíferos tribosfénicos como en Gondwana.

Estos descubrimientos novedosos y muy significativos realizados en los últimos 10 años me alentaron a realizar un nuevo análisis filogenético de *Vincelestes neuquenianus*, esta vez con el desarrollo de comparaciones detalladas con los nuevos materiales del Jurásico de Argentina y Madagascar, y con los nuevos materiales del Cretácico Inferior de Australia, procedimiento que Rougier no pudo realizar con tales materiales Gondwánicos que aún no habían sido descubiertos.

Del análisis comparativo realizado usando 90 caracteres de la mandíbula y dentición inferior, *Vincelestes* se muestra relacionado con las formas gondwánicas (representadas sólo por mandíbulas y dentición inferior), y bien separado de las formas laurásicas según el cladograma adjunto. El análisis efectuado (Bonaparte, 2008) demuestra que para el Cretácico Inferior, los mamíferos gondwánicos estaban bien diferenciados de los laurásicos, eventualmente separados biogeográficamente durante 30 a 50 millones de años. También el análisis comparativo de

Vincelestes neuquenianus en especial su muy reducida dentición, con rasgos morfológicos muy excepcionales, hace suponer que se trataría de una dentición tribosfénica modificada por procesos adaptativos orientados hacia una dieta no carnívora, eventualmente ancestral a los excepcionales tipos dentarios de los xenartros cenozoicos. Creo que el resultado de este análisis comparativo nos abre, definitivamente, puertas totalmente novedosas para el conocimiento global de la evolución de los mamíferos, con una etapa inicial desarrollada en Pangea, y luego una etapa distinta desarrollada en forma paralela e independiente hasta fines del Cretácico en Laurasia y en Gondwana.

Los mamíferos que prosperaron en Laurasia durante el Mesozoico son bien conocidos por las intensas exploraciones, descubrimientos y estudios realizados a partir de mediados de 1800. Ellos integran un mundo riquísimo de variados tipos adaptativos de los que año a año se descubren y estudian nuevas formas. Por el contrario los mamíferos mesozoicos de Gondwana se conocen sólo por unos pocos ejemplares de África (Dietrich 1927; Sigogneau -Russell *et al.*, 1994, Heinrich, 1998, 1999, 2001); de India (Datta *et al.*, 1978); de Australia, (Rich *et al.*, 1994); de Madagascar, (Flynn *et al.*, 1999) y de América del Sur (Bonaparte 1986, 1990; Rahut *et al.*, 2002; Rougier *et al.*, 2007).

No obstante estos pocos registros gondwánicos coinciden en demostrarnos que estamos ante un gran capítulo evolutivo de los mamíferos que habitaron Gondwana. El potencial evolutivo de estos mamíferos gondwánicos es difícil preverlo y deben esperarse nuevos hallazgos y estudios. Sin embargo, los diversos taxones de Los Alamitos, La Buitrera, La Colonia y Cerro Tortuga del Cretácico Superior de la Provincia de Río Negro, nos demuestran que la diversificación taxonómica y los fenómenos evolutivos protagonizados por ellos no fue poca. Bonaparte, 1986; 1990; 1992; etc.; Pascual *et al.*, 2000 a; 2000 b; 2001; Rougier 1993; Rougier *et al.*, 2001 b; 2003; 2008; 2009.

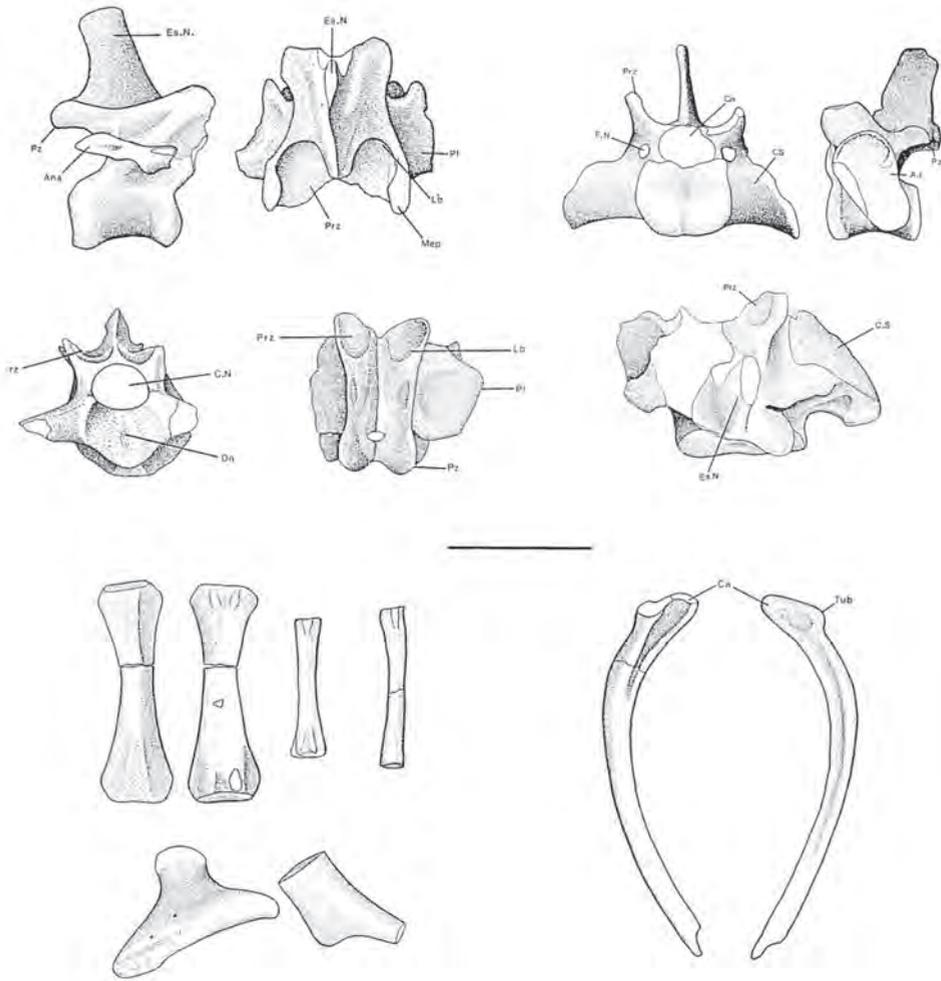


Fig. 11-12. *Vincelestes neuquenianus*, Vértebras lumbares, sacras, caudales y costillas. Tomado de Rougier, 1993.

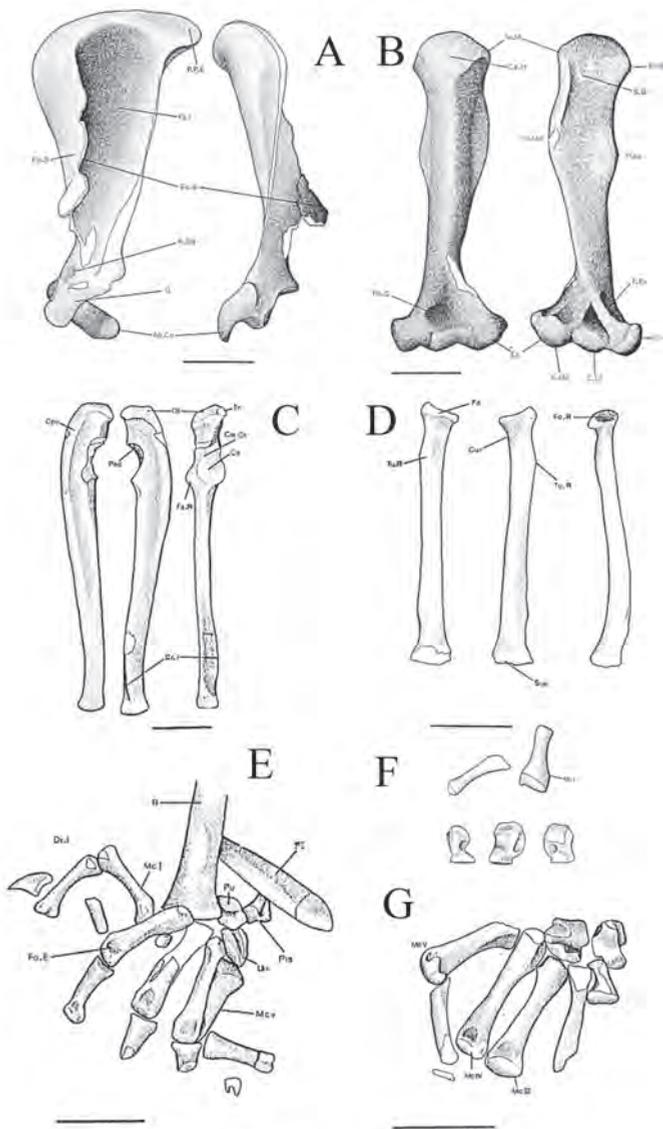


Fig. 11-13. *Vincelleste neuquenianus*, huesos apendiculares A: Omóplato en vistas lateral y anterior; B: Húmero derecho en vista dorsal y ventral; C: Cúbito en tres vistas; D: Radio en tres vistas; E-G: vistas y detalles de los huesos de la mano. Tomado de Rougier, 1993.

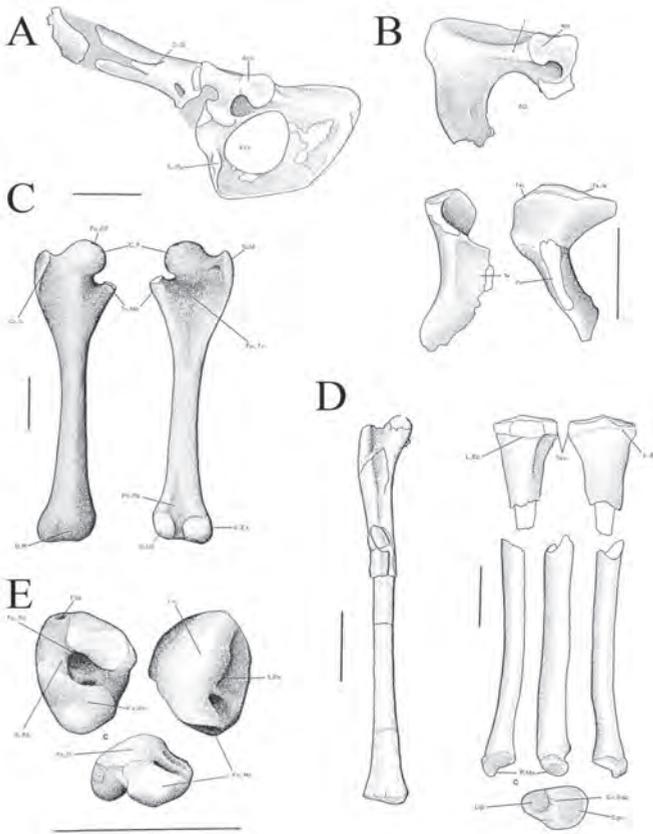


Fig. 11-14. *Vincelestes neuquenianus*, pelvis y huesos de la extremidad posterior. A: vista lateral izquierda de la pelvis; B: Isquión y pubis; C: Fémur derecho en vistas dorsal y ventral; D: Peroné y Tibia; y E: Astrágalo en tres vistas. Tomado de Rougier , 1993.

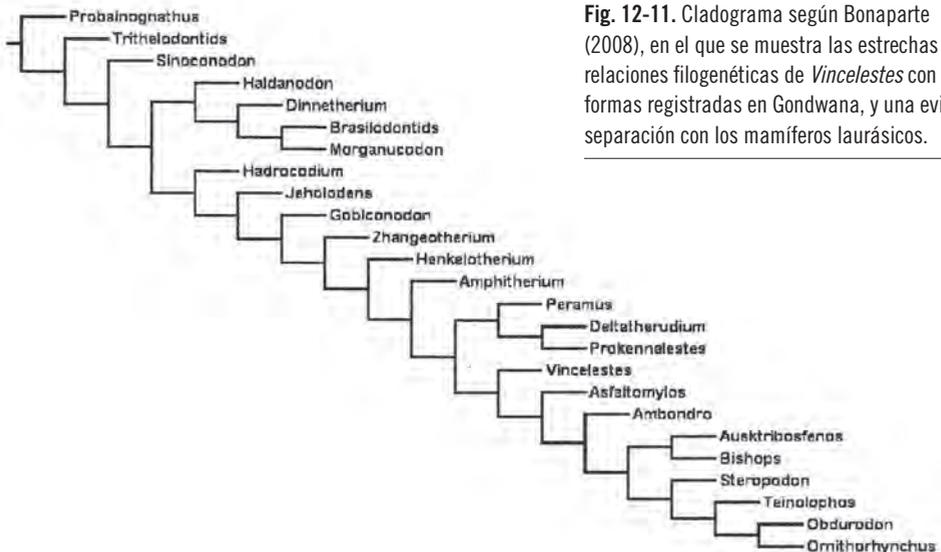


Fig. 12-11. Cladograma según Bonaparte (2008), en el que se muestra las estrechas relaciones filogenéticas de *Vincelestes* con formas registradas en Gondwana, y una evidente separación con los mamíferos laurásicos.

Implicancias de *Vincelestes neuquenianus* en la historia cretácica de los mamíferos de América del Sur

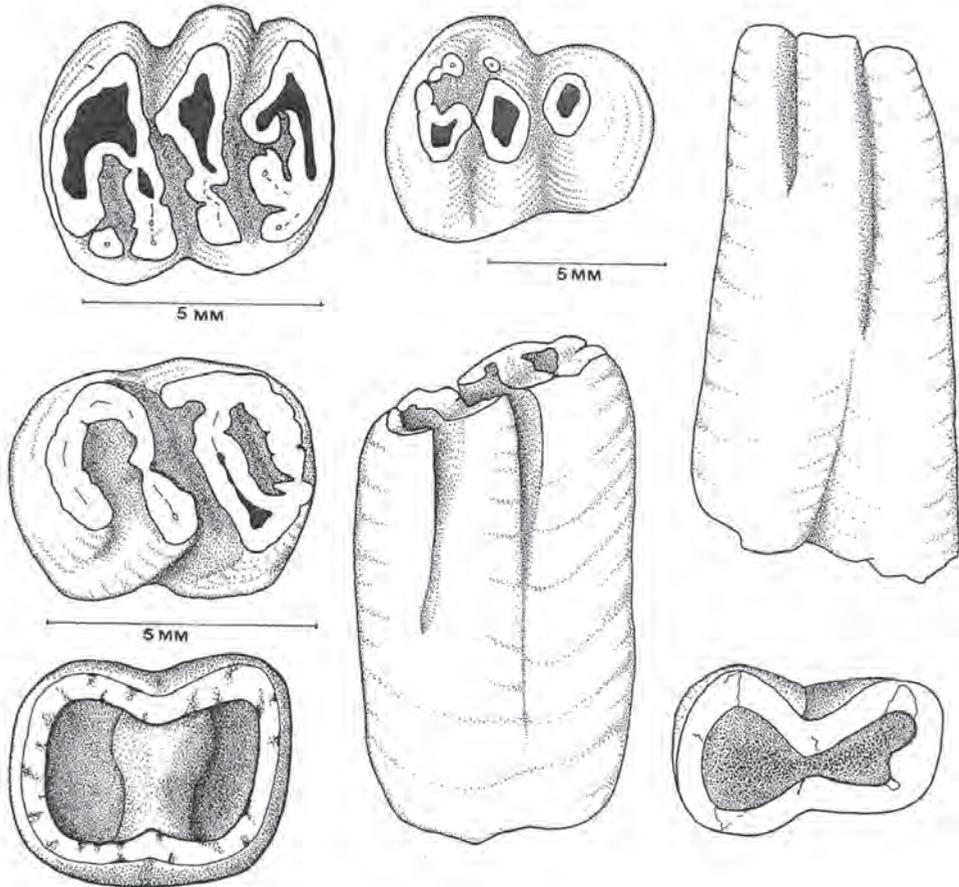
Además de la significación evolutiva de *Vincelestes neuquenianus* para comprender mejor algunos aspectos morfoanatómicos de los Theria del Cretácico Inferior, su descubrimiento nos ha demostrado que América del Sur estuvo poblada por mamíferos a principios del Cretácico y que fue escenario de su evolución que, por ahora, desconocemos en sus lineamientos más elementales.

La asociación de mamíferos patagónicos del Cretácico Tardío de Los Alamitos, Provincia de Río Negro, y otras recientemente descubiertas (Rougier *et al.*, 2009, Rougier *et al.*, 2011), que se analizan más adelante, sirven para hipotetizar que el marcado endemismo que presentan varias de sus más conspicuas especies, como *Gondwanatherium patagonicum*, *Ferugliotherium windhauseni*, *Mesungulatum houssayi*, *Cronopio denticulatus*, etc. son el resultado de un largo proceso evolutivo operado en América del Sur, probablemente antes de su separación de África. Si, como toda la información paleogeográfica y paleobiogeográfica moderna lo han demostrado, América del Sur y África fueron una masa continental común durante el Mesozoico hasta la apertura final del Atlántico Sur en el Turoniano, unos 90 millones de años atrás, *Vincelestes neuquenianus* representa solo una muestra, muy

aislada y muy parcial por cierto, de las comunidades de mamíferos que poblaron este enorme supercontinente de Gondwana durante el Cretácico. No es apropiado suponer que *Vincelestes neuquenianus* habría sido la única especie de mamífero viviente en esa lejana época. Es más razonable admitir que la mayoría de los mamíferos de Los Alamitos bien pudieron tener formas o grupos ancestrales en el Cretácico Inferior de Patagonia o de otras latitudes de América del Sur-África y, porque no, de otras regiones de Gondwana con las que existía una continuidad geográfica que permitiera el flujo migratorio de vertebrados continentales.

La situación actual de poca disponibilidad de registro de mamíferos del Cretácico Inferior de estos continentes (excepto *V. neuquenianus* y los pocos registros de Australia; Archer *et al.* 1985, Rich and Vickers-Rich, 1999; véase Kielan Jaworowska *et al.*, 2004), será superada al tiempo que las búsquedas paleontológicas adquieran la continuidad e intensidad que estos esquivos y escasos restos requieren para ser hallados. *V. neuquenianus* a principios del Cretácico y las asociaciones de Los Alamitos y otras más o menos contemporáneas al final del mismo, sirven para admitir la existencia de una larga y compleja historia de los mamíferos de Sudamérica, que iremos conociendo paulatinamente y de acuerdo a nuestros afanes y esfuerzos en develarla.

LOS MAMÍFEROS DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE AMÉRICA DEL SUR



INTRODUCCIÓN GENERAL

Las diversas exploraciones paleontológicas en búsqueda de mamíferos cretácicos realizadas en los últimos años (2004–2010) bajo la dirección de Guillermo Rougier (Universidad de Louisville, USA) y el Dr. Ro-

sendo Pascual de la Universidad Nacional de La Plata y de otros investigadores, han modificado totalmente el panorama existente, donde solo la localidad de Los Alamitos (Bonaparte, 1986, 1990) había brindado evidencias de mamíferos del Cretácico Superior en Sudamérica. Ahora tenemos bue-

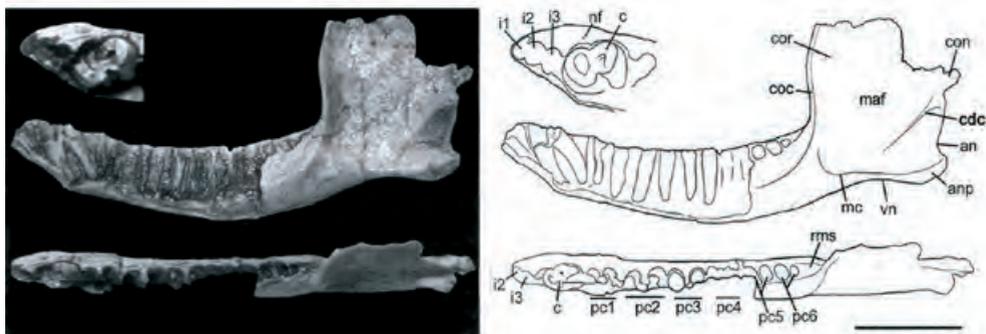


Fig. 12-1. Vista de la mandíbula inferior de la Formación Los Bastos, Cretácico Superior (Conaciaco) de la Provincia de Neuquén. Material depositado en el Museo Carmen Funes de Plaza Huincul, Neuquén. Tomado de Forasiepi *et al.* (2012).

nas evidencias adicionales de mamíferos de esa antigüedad pero en el Cerro Tortuga, al oeste de Lamarque en la Prov. de Río Negro (Rougier *et al.*, 2009) con especies similares a las de Los Alamitos, sugiriendo una antigüedad similar. En cambio otra nueva área fosilífera, con varias localidades con restos mamalianos, se ha descubierto en la zona de “Mirasol chico”, al sur de la Sierra de La Colonia y en Bajada Moreno, en el centro-norte de la Provincia del Chubut (Rougier *et al.*, 2009), en la Formación La Colonia (Pascual *et al.*, 2000). Esta región ha provisto de numerosos restos de mamíferos que sugieren ser algo más recientes que aquellos de Los Alamitos.

Una mandíbula incompleta, sin dientes, descubierta por el Profesor R. Abel en la Formación Río Colorado, cercanías de Paso Córdoba, Río Negro, fue comunicada por Goin, Carlini y Pascual (1986), quienes la interpretaron como de un probable Metatheria, interpretación que no fue aceptada por autores posteriores. Más probablemente se trata de un Dryolestoida (Martinelli y Forasiepi, 2004; Forasiepi *et al.*, 2012).

Una mandíbula sin dientes, de la Formación Los Bastos (Coniaciano) fué comunicada por Forasiepi *et al.* (2012), adjudicada tentativamente al suborden Meridiolestida. Otras evidencias de interés paleobiogeográfico pero que aportan poco al mejor cono-

cimiento de los mamíferos mesozoicos de nuestro continente, se han documentado en el Maestrichtiano de Brasil (Bertini *et al.*, 1993) y en el Campaniano? de Perú (Gayet *et al.*, 2001).

Finalmente, los notables descubrimientos por Rougier y Apesteguía en la región de La Buitrera, en la margen derecha del Río Limay, Provincia de Río Negro, en depósitos de la Formación Candeleros, han resultado sorprendentes por tratarse de muy buenos restos craneanos y mandibulares sensiblemente más antiguos que aquellos de Los Alamitos por corresponder al Cenomaniano, varios millones de años más antiguos.

En consecuencia, el registro de mamíferos del Cretácico Superior de Patagonia incluye ahora ejemplares Cenomanianos, Campanianos y Maestrichtianos, de La Buitrera, Los Alamitos-Cerro Tortuga y La Colonia respectivamente, que bien pueden representar a tres edades mamíferos para el Cretácico Superior de nuestro continente.

LOS MULTITUBERCULADOS DE PATAGONIA

Presentación histórica del clado

Los multituberculados del Cretácico Superior de Patagonia son los únicos representantes registrados en América del Sur

y, son al mismo tiempo, más numerosos y variados que las pocas especies registradas en el registro Gondwana. A partir de 1986, en que Bonaparte asignó tentativamente a este grupo un premolar superior, *Ferugliotherium windhausenii* y luego de diversos hallazgos y estudios adicionales, se generó una tormenta interpretativa en la que participaron diversos autores. El largo tiempo de aislamiento de los multituberculados gondwánicos sirvió para que la evolución enmascarara sus verdaderas relaciones filogenéticas. Así, la originalidad morfológica de los feruglioteríidos y sudamerícidos, a pesar de los primeros ser braquiodontes y los segundos hipsodontes, estimuló interpretaciones dispares y cambiantes en algunos de los investigadores participantes. Que sí que son multituberculados; que no

son; que son el grupo hermano; y aún que son Mammalia indeterminables (Bonaparte y Kielan-Jaworowska, 1987, 1996; Krause y Bonaparte, 1993; Pascual *et al.*, 1999; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Goin *et al.*, 2006; Krause *et al.*, 1992; 2012; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 2007).

El término Allotheria fue propuesto por Marsh en 1880 y hoy en día es utilizado para incluir los órdenes Haramiyida y Multituberculata (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). En nuestro continente sólo se han registrado unos pocos representantes de Multituberculata, en tanto que en Laurasia comprenden un muy variado grupo de mamíferos extinguidos, de aspecto rodentiforme especialmente en parte de su dentición y forma de la mandíbula. Fueron los típicos componentes de prácticamente to-

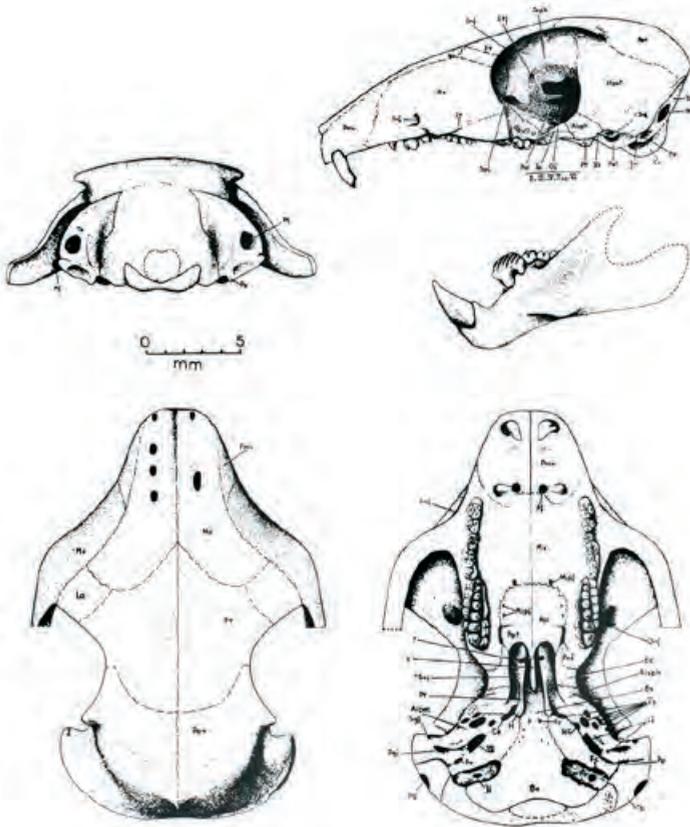


Fig. 12-2. Diversas vistas del cráneo de un multituberculado bien conocido en Laurasia, *Camptobaatar*, del Cretácico Superior de Asia. Modificado de Lillegraven *et al.* (1979).

das las asociaciones de mamíferos de Laurasia en el intervalo Jurásico Superior-Paleoceno, aunque hay registros más tardíos, hasta el Eoceno de América del Norte. Sus molares se caracterizan por presentar dos o tres filas de cúspides separadas por surcos longitudinales y transversales, lo que ha permitido, junto a los caracteres de sus incisivos considerarlos como tipos adaptativos principalmente herbívoros, aunque estudios en detalle (Krause, 1983) tienden a demostrar que tal interpretación no se ajusta muy bien a la evidencia disponible. Más bien se tiende a considerarlos como formas omnívoras.

La historia evolutiva de los Multituberculata parece haberse iniciado a fines del Triásico, según estudios de Sigogneau-Russell *et al.*, (1986), con la familia Haramiyidae. Si bien en la obra de Lillegraven *et al.* (1979) se muestra cierta reserva en considerar a los Haramiyidae como Multituberculata, los caracteres morfológicos similares y los recientes estudios de Sigogneau y otros tienden a demostrar las estrechas vinculaciones entre ambos grupos. Si esto, que es tema de encontradas opiniones desde hace años, se confirmara en futuros estudios, los multituberculados serían el producto de una antigua dicotomía, o tricotomía, acontecida antes de finalizar el Triásico, y que habría originado a los Morganucodontidae, Kuehneotheriidae y Haramiyidae. No obstante, el registro durante gran parte del Jurásico es demasiado escaso como para dar lugar a serias dudas, ya que recién a fines de ese Período, en la Formación Morrison de USA. y equivalentes de Europa, se registran indudables Multituberculata.

En la actualidad no está definitivamente resuelto si los Multituberculata son parte de los "Prototheria" como lo han postulado diversos autores como Crompton y Hopson, etc. basados en caracteres del basicráneo y dentarios, o si son parte de Theria como lo han propuesto autores más recientes (Kemp, 1983) usando un cuadro comparativo más amplio. Una posibilidad es que si

los Haramiyidae-Multituberculata realmente integran un clado monofilético, sean el resultado de una radiación muy temprana de los primeros mamíferos, tal vez el producto de una tricotomía que origino a Eotheria, Theria y Haramiyidae-Multituberculata. En tal caso no serían ni "Prototheria" ni Theria, sino un clado aparte.

Los multituberculados son un grupo de mamíferos que ha producido una gran variedad de formas dentro de su tipo adaptativo básico. La familia Paulchoffatiidae Hahn, 1969, del límite Jurásico-Cretácico de Europa, especialmente Portugal, reúne a las formas más generalizadas de los multituberculados (excluidos Haramiyidae). Poseen su fila dentaria sin diastema entre los dientes maxilares y premaxilares, 3 pares de incisivos, y 6-7 dientes maxilares. En la mandíbula, que es proporcionalmente larga, no muestran indicios de hipertrofia en el premolar 4, como es típico de familias más derivadas.

En algunas formas terminales del Paleoceno se observa un gran desarrollo del pm4 en la mandíbula, reducción del número de molares inferiores, aspecto muy rodentiforme del incisivo mandibular, y un notable acortamiento del largo de la mandíbula como resultado de un desplazamiento hacia delante de la zona articular en el escamosal.

LOS MULTITUBERCULADOS DE AMERICA DEL SUR

Hasta el descubrimiento de multituberculados en el norte de la Patagonia (Bonaparte, 1986) este notable grupo de mamíferos rodentiformes no había sido documentado en los continentes de Gondwana.

En forma indirecta, este registro junto a otras evidencias nos hace admitir como muy probable que los Multituberculata hayan sido parte de las asociaciones de mamíferos jurásicos de Gondwana, por ejemplo de Tendaguru, Tanzania, (Dietrich 1927; Heinrich, 1999), y de la zona del Bosque Petrificado

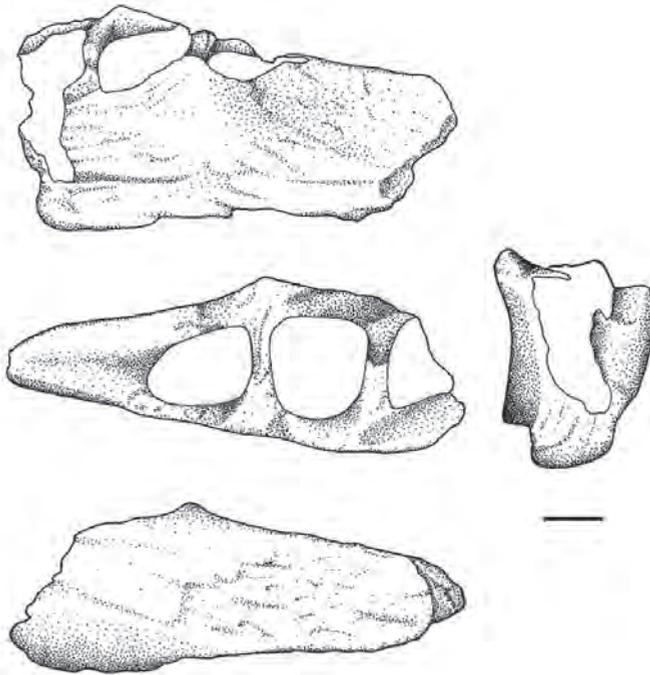


Fig. 12-3.
Gondwanatherium patagonicum, fragmento de mandíbula mostrando tres alvéolos, el más anterior correspondería al premolar 4. Material de Los Alamitos, depositado en el MACN.

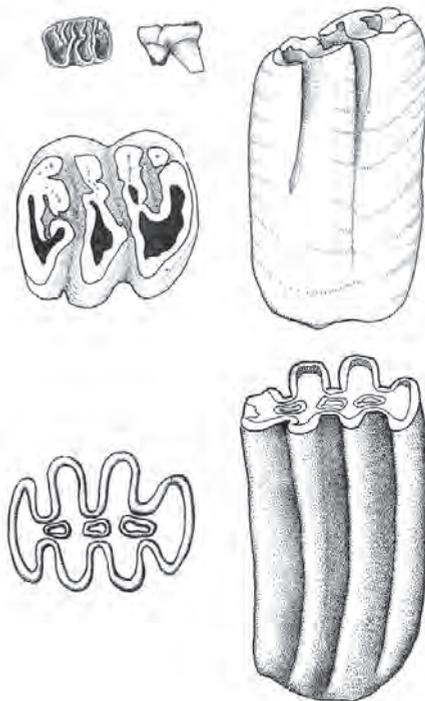


Fig. 12-4. Molares en vista oclusal y lateral de tres géneros de multituberculados conocidos en nuestro continente: *Ferugliotherium*, *Gondwanatherium* y *Sudamerica*.

de Jaramillo, en Santa Cruz, Patagonia, (Cassini, 1964). En esta última localidad sólo se han registrado huellas fósiles de un mamífero saltador, probablemente un multituberculado.

Familia Ferugliotheriidae Bonaparte, 1986.

Esta familia de Multituberculata fue propuesta para interpretar sistemáticamente al género *Ferugliotherium* y la especie *F. windhausenii*. La especie se basó en un molar interpretado como inferior derecho, m2, MACN-RN 20 que representa al holotipo. Esta minúscula pieza fue hallada durante las tareas de revisión de concentrado, efectuadas en el Museo "B. Rivadavia" en 1986, por intermedio del joven Adrián Bonaparte.

Se trata de una pieza dentaria con la corona intacta, de apenas 1,7 mm. de longitud antero-posterior. Su corona es baja, de tipo braquiodonte, más bien cuadrangular, con un profundo surco que prácticamente la divide en un sector anterior y otro posterior, el primero algo mayor que el segundo. Se advierte el fuerte desgaste que ha sufrido la superficie de oclusión que, aunque con los bordes algo levantados muestra sólo débiles signos de la existencia de cúspides. En cambio presenta foseas; una grande y otra pequeña en el sector posterior, y una grande y tres medianas en el sector anterior. El surco que atraviesa la corona es abierto hacia el lado interno o lingual, y cerrado hacia

el lado labial, ya que la banda de esmalte que recorre el perímetro de la corona es allí alto.

Aún cuando el tipo braquiodonte y la forma cuadrangular de la corona, el surco transversal y las numerosas foseas permitían relacionar dudosamente este molar con los de los multituberculados en general (Bonaparte, 1986), no fue posible establecer ninguna correspondencia firme con alguna de las variadas familias de este orden de mamíferos. Por ello, y aclarando el carácter tentativo de su referencia a Multituberculata, se reconoció a una familia ad hoc, Ferugliotheriidae, distinta naturalmente a las familias de ese orden conocidas hasta entonces, las cuales se han registrado solamente en Laurasia. De tal modo estábamos frente a la primera evidencia de un multituberculado para los continentes de Gondwana: *Ferugliotherium windhausenii*.

Durante los años 1987, 1988 y 1989, siempre por medio de revisión del concentrado obtenido del sector medio de la Formación Los Alamitos, se lograron dos molares superiores, dos premolares superiores, un premolar 4 inferior, un molar inferior y varios incisivos incompletos.

El hallazgo de un molar superior durante la revisión del concentrado, en 1987 fue, probablemente, la evidencia más elocuente hasta esa fecha, de la presencia de Multituberculata en Patagonia, y por extensión en

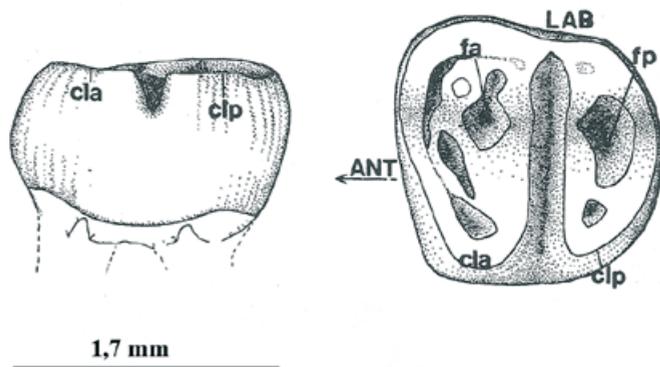


Fig. 12-5.
Ferugliotherium windhausenii: molar holotipo en vistas lateral y oclusal. Material de la formación Los Alamitos, depositado en el MACN.

América del Sur y Gondwana. Esta notable pieza dentaria fue hallada por el técnico Pablo Puerta. Se trata, muy probablemente, del molar 1 superior, del lado derecho. Es proporcionalmente pequeño, de forma rectangular, con el eje mayor orientado anteroposteriormente, de 2,2 mm de largo y 1,5 mm de ancho. El ángulo anterolabial está roto, pero no afecta la observación e interpretación de este molar. Presenta tres filas de cúspides, de las cuales la externa y la central no son paralelas, a diferencia de la mayoría de los multituberculados. La fila interna está limitada a la mitad posterior del molar, presentando dos cúspides bien definidas y una tercera poco definida, sobre el borde postero-interno del molar.

Las cúspides poseen una altura regular, son más bien bajas, pero bien definidas, en parte por dos surcos longitudinales que definen las tres hileras de cúspides, y en parte por 5 surcos transversales, irregulares. De estos surcos se destaca uno ubicado en la mitad anterior del molar, que es más marcado que los restantes. Las cúspides no son estructuras aisladas, sino que están conectadas entre ellas por un sistema de rebordes bajos de esmalte, especialmente en sentido transversal, conformando un sistema muy complejo de la superficie oclusal.

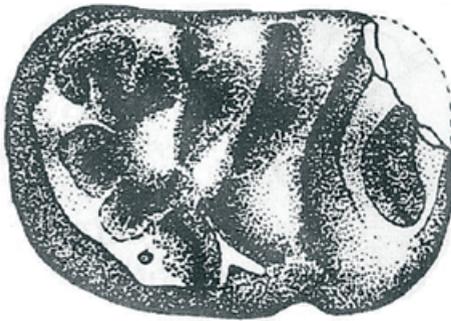


Fig. 12-6. *Ferugliotherium windhausenii*. M1 Molar superior. Procedente de la Formación Los Alamitos. Largo máximo 2,5 mm. Depositado en las colecciones del MACN.

Este molar 1 superior posee algunos rasgos comunes con el molar holotipo de esta especie, como las depresiones o fosetas en forma de coma, y las estriaciones pequeñas en la superficie lateral del esmalte de las cúspides, además del sobresaliente rasgo de un surco transversal.

El segundo molar superior derecho, el M2, en términos generales corresponde bien, tanto en tamaño como en estructura con el M1 descrito más arriba. Presenta tres cúspides o tubérculos bien desarrollados en la mitad externa, separados por dos depresiones o surcos que atraviesan la superficie oclusal y se prolongan hacia arriba en la cara externa. Un breve cingulo está presente a lo largo de la cara externa, con un tubérculo poco desarrollado en su extremo anterior. En la mitad interna del molar y en su sector posterior se observan dos cúspides. La posterior conectada a la cúspide labial posterior por medio de un reborde bien marcado, y a su vez separada de la cúspide lingual precedente por una profunda fosa cerrada hacia el lado interno. La restante cúspide interna también está conectada con la cúspide labial posterior por medio de un reborde dirigido oblicuamente hacia atrás y afuera. El sector faltante de este molar sugiere que habría habido allí dos cúspides: una conectada a la cúspide labial central, y la más anterior eventualmente conectada a la existente cúspide labial anterior.

Existen dos surcos transversales amplios; el anterior solo tiene preservada la mitad externa por la rotura del molar, y el posterior también está incompleto ya que se desvía hacia la parte faltante del molar. La figura de las fosetas y rebordes transversales de esmalte de este molar ha servido para reconocer relaciones significativas con los molares desgastados de *Gondwanatherium*, (Krause y Bonaparte, 1993).

Se conoce un premolar superior que posee sus cuatro cúspides mayores dispuestas dos adelante y dos hacia atrás, las cuatro con poca separación, excepto por un surco anteroposterior. Tanto en la parte anterior

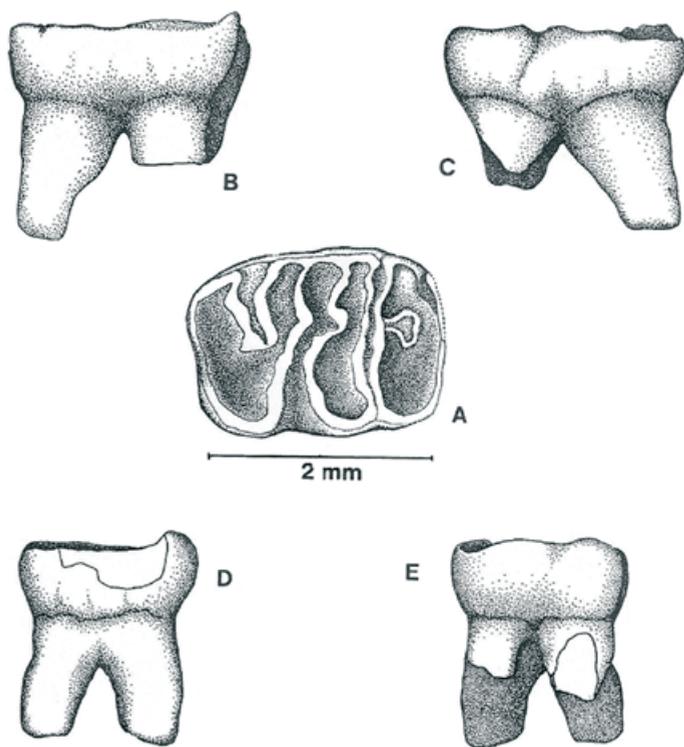


Fig. 12-7.
Ferugliotherium windhausenii. Molar superior originalmente referido a "*Vucetichia gracilis*", que es sinónimo de *F. windhausenii*. Diversas vistas de este molar de la Formación Los Alamitos, en las colecciones del MACN.

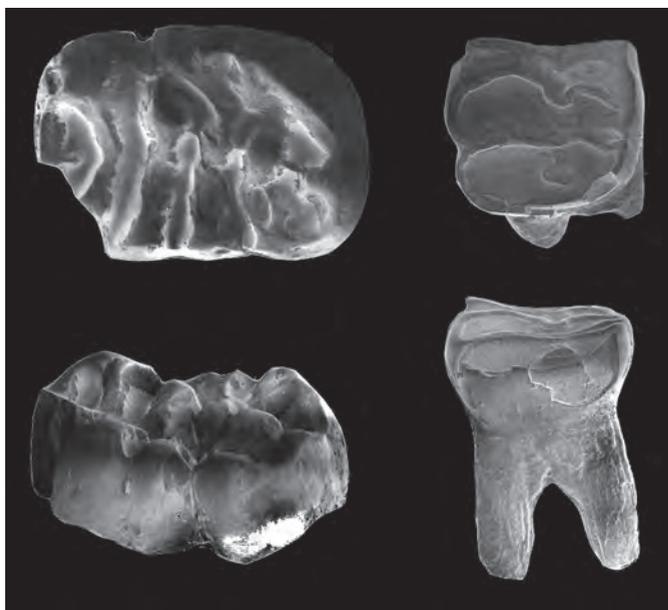


Fig. 12-8.
Ferugliotherium windhausenii, vistas oclusal y bucal del M1. En la derecha, molar en vistas oclusal y anterior asignado primeramente a "*Vucetichia gracilis*". Material procedente de la Formación Los Alamitos, depositado en el MACN.

como en la posterior presenta amplios cíngulos, con una cúspide en cada uno de ellos. Este carácter lo diferencia en forma notable del resto de los Multituberculata, según una expresión de la Profesora Dra. Zofia Kielan-Jaworowska mientras revisaba estos materiales en su visita al MACN. en Enero de 1987.

Otro premolar, hallado en Abril de 1989 mientras se revisaba el concentrado de la Formación Los Alamitos, es angosto y relativamente alargado. Posee tres tubérculos principales dispuestos en línea anteroposterior, y otros tubérculos menores hacia uno de sus lados. Los tubérculos mayores están separados por depresiones que muestran una disposición transversal.

Un premolar hallado en 1987, es una de las piezas que considero muy definitiva para reconocer al discutido orden Multituberculata en la Fauna Local de Los Alamitos. Se trata de un pm4 del lado izquierdo que no presenta la característica ornamentación aserrada común en muchas especies de multituberculados, sino que es liso.

Transversalmente es muy delgado, especialmente en la mitad superior de la corona, terminando en un filo muy fino. En vista lateral presenta forma rectangular, con el borde superior levemente convexo. Del lado interno presenta un cíngulo apenas perceptible en toda su extensión.

El ejemplar MACN-RN 975 fue descubierto en la localidad fosilífera de Los Alamitos en 1991, y fue estudiado en colaboración con la notable especialista en multituberculados Dra. Zofia Kielan-Jaworowska en 1996. Se

trata de un fragmento de mandíbula izquierda que incluye gran parte del alvéolo del incisivo 1. El premolar 4 está separado por un amplio diastema del borde alveolar del incisivo, y presenta vestigios del sector anterior del alveolo del molar 1. El premolar

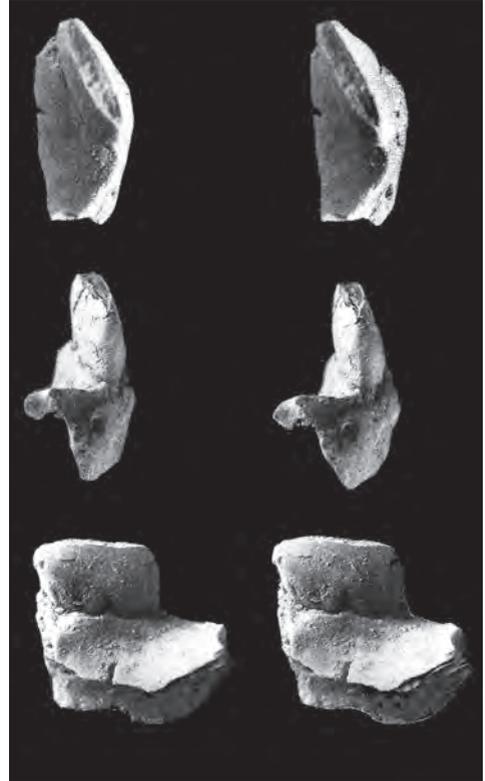


Fig. 12-9. *Ferugliotherium windhausenii*, fragmento anterior de la mandíbula con el premolar 4 en varias vistas. Colecciones del MACN.

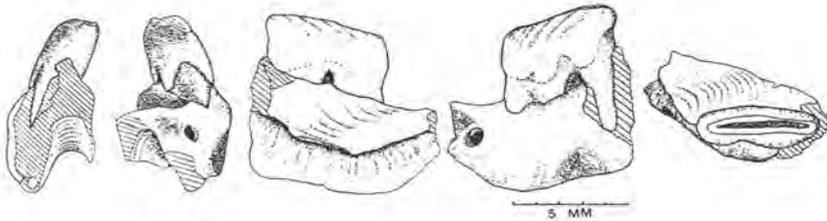


Fig. 12-10. *Ferugliotherium windhausenii*, fragmento de mandíbula con el premolar 4 en diversas vistas. Material depositado en el MACN.

4 es transversalmente angosto y mesiodistalmente alargado, con desgaste en la superficie de oclusión. Presenta 8 rebordes muy claros en su superficie bucal, dispuestos inclinados hacia atrás y arriba, y subparalelos entre sí. Estos rebordes están trancos por el desgaste citado. Se trata de un premolar 4 muy característico de Multituberculata, que posee dos raíces, la anterior sensiblemente más grande que la posterior.

Los caracteres de la sínfisis, del alveolo para el incisivo 1, los distintos detalles morfológicos del premolar conservado indican su pertenencia a Multituberculata, pero correspondiente a una familia diferente de las de Laurasia. Así, el estudio de este fragmen-

to mandibular con el premolar 4 confirmaría la validez de la familia Ferugliotheridae Bonaparte (1986), y su asignación a Multituberculata.

Se conoce el extremo distal de un incisivo mandibular que, por sus dimensiones bien podría corresponder a *Ferugliotherium windhausenii*.

La cara medial es plana, en tanto que la lateral y anterior son convexas. El esmalte se extiende por las caras anterior y externa, en tanto que en la cara medial sólo se expone cerca del borde que conforma la cara anterior. Es más bien plano en sentido transversal, bastante curvado proximodistalmente, al parecer hipsilodonte, rodentiforme, con

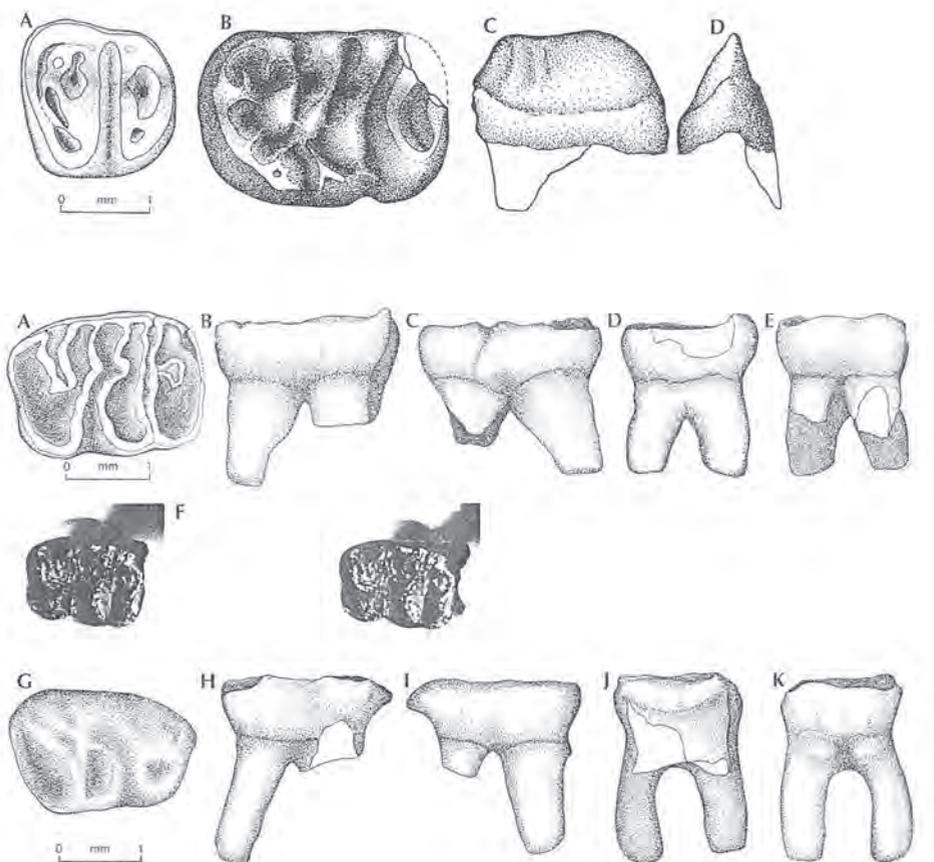


Fig. 12-11. Dientes de *Ferugliotherium windhausenii* en diversas vistas. Material procedente de la Formación Los Alamitos, y depositado en la colección paleovertebrados del MACN.

un amplio bisel de desgaste en la superficie de oclusión que sugiere crecimiento continuo. Este tipo de incisivo parece corresponder con el incisivo mandibular presente en los Taeniolabidoidea, (Krause y Bonaparte, 1990; Kielan-Jaworowska y Bonaparte, 1996).

“Vucetichia gracilis” Bonaparte 1990.

El holotipo de esta especie, MACN-RN 174 es un molar desgastado que muestra claramente un especial diseño de las bandas de esmalte que atraviesan la superficie masticatoria. Este tipo de diseño está presente en *Ferugliotherium* y también en *Gondwanatherium*, que se describe más adelante.

Estudios de Krause, Kielan-Jaworowska y Bonaparte (1992) demostraron que el molar tipo de *“Vucetichia gracilis”* y el molar MACN-RN 175 referido a la misma especie corresponden al multituberculado *Ferugliotheriidae* *Ferugliotherium windhauseni*, descrito más arriba. La información de estos molares es singularmente importante pues demuestran, por el diseño de sus bandas de esmalte, que son parte del Suborden Gondwanatheria.

Trapalcotherium matuastensis

Rougier *et al.*, 2009.

Esta nueva especie esta basada en un molar inferior izquierdo (Fig X) que es parte de las colecciones paleontológicas del Museo Municipal de Lamarque, PV 16.

Los autores reconocen diversas diferencias entre la morfología de la superficie de oclusión de este molar con respecto a los materiales de *Ferugliotherium windhauseni* de la Formación Los Alamitos. No sabemos cuánta validez taxonómica tienen esas diferencias por cuanto por ahora no disponemos de suficiente material comparativo como para reconocer los cambios morfológicos relacionados con la ontogenia y el grado de desgaste que ocurriría en estos pequeños multituberculados patagónicos. La adjudicación de *Trapalcotherium* a la familia *Ferugliotheridae* parece razonable por la

notable identidad de las figuras de esmalte que se observan en la superficie desgastada del molar holotipo con respecto a molares desgastados de *Ferugliotheriidae*.

Una tercer especie de un posible *Ferugliotheriidae* ha sido comunicada recientemente por Kielan-Jaworowska *et al.*, (2007), proveniente de la Formación La Colonia, en estratos aparentemente algo más jóvenes que Los Alamitos. Estos autores denominaron al taxón como *Argentodites coloniense* y lo refirieron a *Multituberculata* posiblemente Cimolodonta. El ejemplar tipo, y único conocido para la especie consiste en un p4 inferior aislado, de tipo plagiaulacoideo. De acuerdo a Gurovich y Beck (2006) el elemento muy posiblemente sea referible a la familia *Ferugliotheriidae*, criterio que compartimos en el present trabajo.

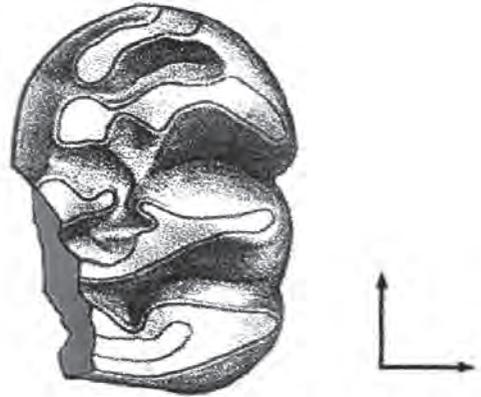


Fig. 12-12. *Trapalcotherium matuastensis* primer molar inferior, de menos de 1mm, (según la interpretación de Rougier *et al.*, 2009) en vista oclusal depositado en el Museo Municipal de Lamarque, Prov. Rio Negro. Tomado de Rougier *et al.*, 2009.

Discusión

Aún cuando el material disponible de *Ferugliotherium* es muy poco elocuente y con caracteres morfológicos muy particulares, que dificultan reconocer sus afinidades y relaciones filogenéticas con otros grupos de *Multituberculata*, sirve en cambio para señalar que se trata de una agrupación par-

ticular de este orden de mamíferos de distribución exclusivamente gondwánica.

El descubrimiento de un multituberculado en el Cretácico Inferior de Australia (Rich *et al.*, 2009), con un conjunto de caracteres que no se había reconocido hasta ahora en el variado mundo Laurásico de los multituberculados confirma, en términos generales, la presencia de multituberculados en Gondwana.

Los feruglioterídeos pudieron originarse en muy primitivos plagiulacoideos jurásicos, o formas relacionadas, de posible distribución pangeica. La presencia de uno o dos profundos surcos transversales en los molares, asociados a líneas de cúspides que no son paralelas, con cúspides interconectadas por rebordes de esmalte y con frecuentes fosetas rodeadas por esos rebordes; con premolar 4 inferior muy fino, con muestras de aserrado, y con incisivos inferiores del tipo presente en los Taenilabidoidea, configura un cuadro de caracteres que justifica ampliamente el reconocimiento de su pertenencia a Multituberculata pero como una familia distinta de las conocidas de Laurasia: Ferugliotheriidae Bonaparte, 1986. Si esta familia es parte del suborden Taeniolabidoidea (Sloan y Van Valen, 1965), lo que no parece probable por la peculiar morfología de las cúspides de los molares y otros caracteres ya citados, o si representa a una agrupación mayor de multituberculados gondwánicos no podemos, en el estado actual de su conocimiento, afirmarlo con fundamento. Si el panorama paleobiogeográfico de prolongado aislamiento entre Laurasia y Gondwana postulado por el autor (Bonaparte 1986) realmente aconteció, y dicho aislamiento se habría prolongado desde principios del Jurásico hasta el Campaniano, la diferenciación en Gondwana de una entidad taxonómica mayor de multituberculados, a partir de supuestos Plagiulacoidea de distribución pangeica parece una razonable posibilidad. El no reconocimiento de Multituberculata entre los materiales colectados en el Cretácico Superior y Paleoceno de Patago-

nia, insistentemente señalado por Pascual y colaboradores, en sus últimos trabajos, y puesto en dudas por Kielan-Jaworowska *et al.* (2004), creo que responde a la falta de reconocimiento de la existencia de una muy prolongada evolución endémica que los multituberculados sufrieron en Gondwana por el gran aislamiento biogeográfico con Laurasia.

Familia Sudamericidae

Scillato Yané y Pascual, 1985.

Esta familia fue reconocida a partir del estudio de un molar hipsodonte procedente del Paleoceno Inferior de la localidad de Punta Peligro, Provincia de Chubut, más precisamente del estrato llamado "Banco Negro Inferior". El diente fue estudiado por Scillato Yané y Pascual (1985) y referido, en esa oportunidad, al Orden Xenarthra.

La familia está integrada por el género tipo, *Sudamerica*, estudiado por Scillato Yané y Pascual, 1985, y por el género *Gondwanatherium* Bonaparte 1986, del Cretácico Superior de Los Alamitos. Es así una de las pocas familias de tetrápodos de América del Sur que sobrevivió a la gran extinción de fines del Cretácico.

Esta familia de multituberculados se caracteriza por poseer molariformes hipsodontes, con coronas muy altas, cubiertas de esmalte, y con raíces abiertas, lo que permite el crecimiento continuo de esos dientes para compensar el fuerte desgaste masticatorio. La historia evolutiva de los Sudamericidae se conoce sólo desde fines del Cretácico hasta principios del Terciario, pero seguramente tiene un biocrón mayor, ya que tanto *Gondwanatherium* como *Sudamerica* son formas altamente especializadas. Se dispone de evidencias morfológicas que sugieren una estrecha relación con los Ferugliotheriidae tratados más arriba. Esas evidencias se refieren a las complejas líneas de esmalte que atraviesan la corona de los postcaninos y que se advierten en especímenes con fuerte desgaste (Krause y Bonaparte, 1990).



Fig. 12-13. Cráneo completo del Gondwanatheria de Madagascar recientemente descubierto. Modificado de Krause *et al.* (en prensa).

Los multituberculados Sudamericidae no solo se han registrado en América del Sur, ya que recientes descubrimientos de especial valor paleobiogeográfico se han realizado en diversas regiones de Gondwana. La mayoría de estos hallazgos consisten en postcaninos aislados de Gondwanatheria, pero más recientemente se ha descubierto un cráneo y mandíbulas excepcionalmente completos en Madagascar, hallazgo de gran valor para conocer mejor a este singular grupo de Mammalia (Krause *et al.*, 2012).

La distribución geográfica de los diversos hallazgos de Gondwanatheria sugiere que habrían tenido un gran éxito ecológico en variados ambientes geográficos desde fines del Cretácico Superior hasta bien entrado el Terciario. Después de los primeros hallazgos en Patagonia (Scillato Yané y Pascual, 1984; Bonaparte, 1986), se realizaron hallazgos en Madagascar (Krause *et al.*, 2007; Krause *et al.*, 2012), India (Prasad *et al.*, 2007), Tanzania (Krause *et al.*, 2007), Antártida (Reguero *et al.*, 2013), y Eoceno de Perú y Patagonia (Goin *et al.*, 2012).

De estos variados hallazgos, el más informativo e inesperado es el citado cráneo y mandíbulas completos del gondwanaterio malgache *Vintana*.

Gondwanatherium patagonicum

Bonaparte 1986.

Los diversos molariformes, incisivos y un único fragmento mandibular de esta especie

proceden de la localidad fosilífera de Los Alamitos, coleccionados entre 1985 y 1990. Esta especie fue originalmente publicada en 1986, trabajo en el cual se admitió equivocadamente, su posible pertenencia al Orden Xenarthra, siguiendo la interpretación original de Scillato Yané y Pascual (1985). Trabajos posteriores, con mayor número de materiales y con más amplias comparaciones nos demostraron que *Gondwanatherium* y *Sudamerica* corresponden a un suborden nuevo de Multituberculata, los Gondwanatheria, término propuesto por Mones 1987.

El molariforme holotipo de *Gondwanatherium patagonicum*, MACN-RN 22, posee la superficie de oclusión plana en sentido anteroposterior pero con la mitad externa algo más elevada que la interna. La corona está formada por 3 grandes lóbulos transversales, complejos, de esmalte, siendo el central más pequeño que el anterior y el posterior; estos últimos aproximadamente simétricos. En vista lateral la corona es muy alta, de tipo hipsodonte y está marcada dorsoventralmente por 3 columnas que son la continuación lateral de los lóbulos transversales de la superficie de oclusión.

En el diente seccionado dorsoventralmente (Fig. 12-14) se observa que los 3 lóbulos de la superficie de oclusión se prolongan bien separados hasta el extremo de la raíz abierta del diente. Otro de los molariformes disponibles, MACN-RN 23, corresponde a un diente con muy poco desgaste, o sea

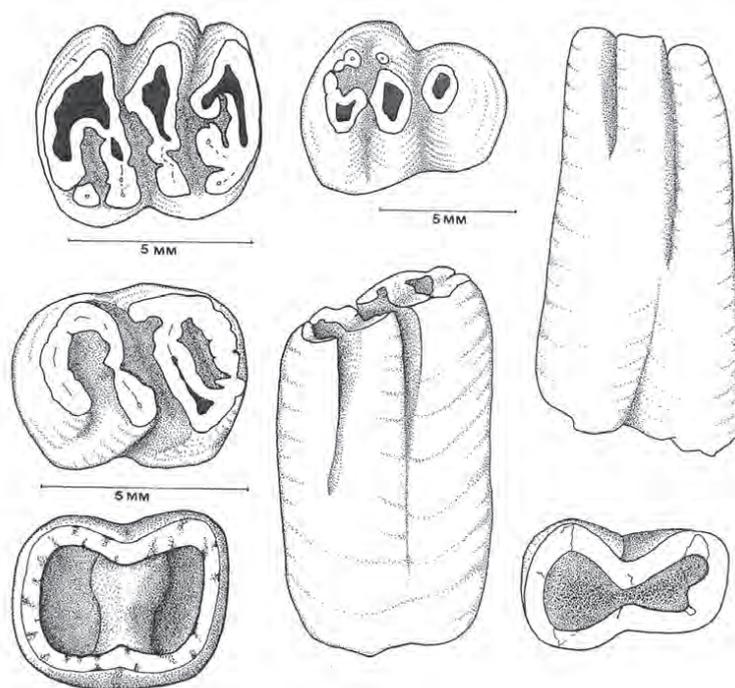


Fig. 12-14. *Gondwanatherium patagonicum*. Molares en diversas vistas. Nótese en la fila de abajo las raíces abiertas de estos molares de corona alta. Esto indica el crecimiento continuo. Ejemplares depositados en la colección del MACN.

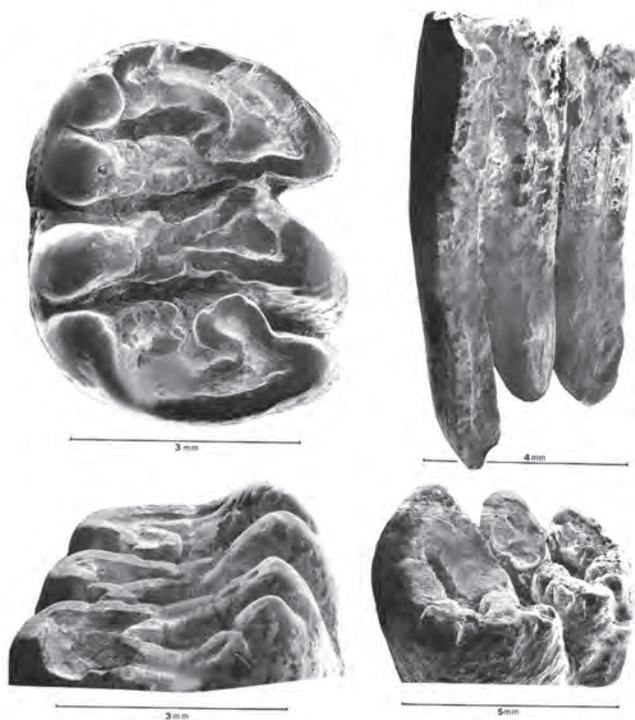


Fig. 12-15. *Gondwanatherium patagonicum*. Molares en diversas vistas. Fotos realizadas en el Field Museum de Chicago en microscopio electrónico de barrido. Ejemplares depositados en el MACN de Buenos Aires.

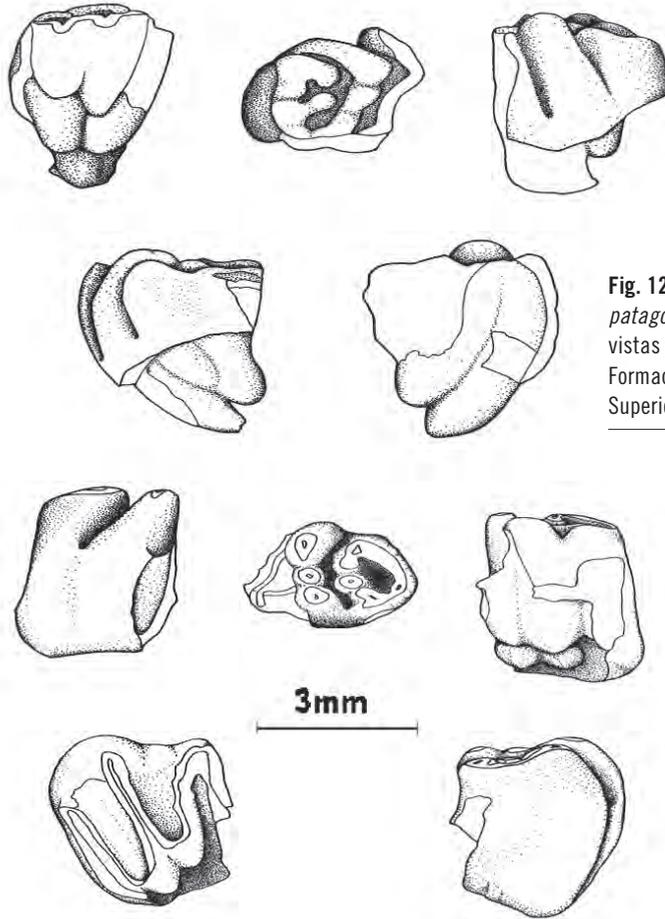


Fig. 12-16. *Gondwanatherium patagonicum*, molares en distintas vistas y con distinto grado de desgaste. Formación Loa Alamos, Cretácico Superior. Depositados en el MACN.

correspondiente a un individuo juvenil (Figs. 12-14, 12-16). El poco desgaste que posee permite ver la etapa inicial en la que comienzan a definirse las 3 figuras de esmalte presentes en la superficie de oclusión, aunque todavía muy pequeñas. Con el avance del desgaste tales figuras se amplían considerablemente.

Las raíces de los postcaninos conocidos de *Gondwanatherium* son abiertas, algunas de ellas con procesos de fusión en los extremos basales de los lóbulos que parecen reducir la condición de "raíz abierta", rasgo común en los dientes de crecimiento continuo. El número de los dientes postcaninos

correspondientes a esta especie depositados en el MACN, y procedentes de Los Alamos es de unos veinte ejemplares.

Los incisivos de *Gondwanatherium* son básicamente similares a los de los roedores, fuertemente curvados y de crecimiento continuo. Entre los varios fragmentos de incisivos se pueden reconocer los correspondientes al incisivo 1 y al incisivo 2.

Los primeros son transversalmente achatados, con el borde medial plano y el lateral convexo, en tanto que los correspondientes al incisivo 2 muestran una curvatura mayor, son menos comprimidos transversalmente, y poseen un ángulo menos agudo entre la

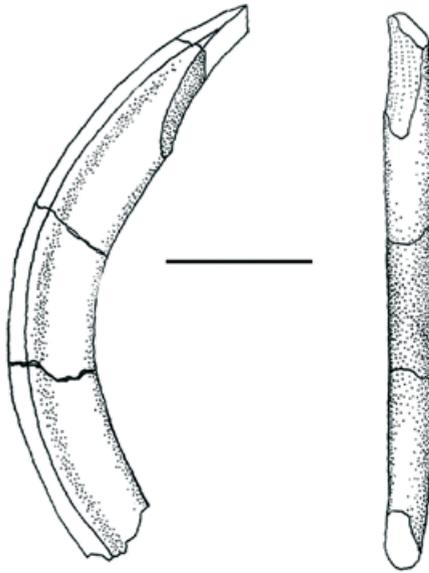


Fig. 12-17. *Gondwanatherium patagonicum*, uno de los incisivos inferiores en vistas lateral y anterior, que demuestra el hábito rodentiforme extremo de estos multituberculados.

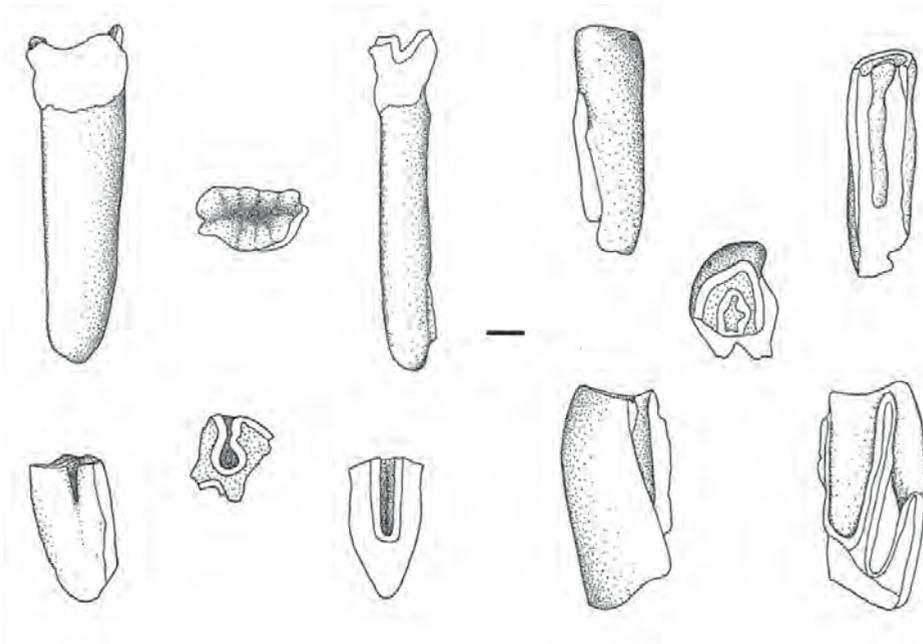


Fig. 12-18. *Gondwanatherium patagonicum*. Varios fragmentos de molares. Formación Los Alamitos. Depositados en el MACN.

faceta apical de desgaste y el margen anterior de la corona (Krause y Bonaparte, 1993).

Las objeciones sobre la pertenencia de *Gondwanatherium* y *Sudamerica* a *Multituberculata* publicadas por Pascual *et al.* (1999) no son consistentes con la evidencia anatómica disponible de los molariformes de los 3 géneros argentinos de multituberculados, ni con los caracteres morfológicos únicos de las bandas de esmalte de los postcaninos, ni con el concepto paleobiogeográfico y evolutivo que surge del gran aislamiento biogeográfico entre Laurasia y Gondwana. Pascual *et al.* (1999) no logran concebir que la primordial historia de los *Multituberculata* gondwánicos, desconocida, pudo incluir especies con 3 molares en lugar de los sólo 2 molares documentados en los multituberculados Laurásicos. Es posible admitir que la historia evolutiva prevea que los derivados multituberculados del Jurásico Superior debieron incluir formas provistas de 3 molares que habrían persistido en Gondwana. Parece más razonable suponer esa relación filogenética para *Sudamerica* y *Gondwanatherium* antes que inferir que sean un grupo de mamíferos inciertos con numerosos caracteres de multituberculados como:

- 1) Morfología rodentiforme de la región anterior del cráneo y mandíbulas.
- 2) Incisivos con esmalte de desigual desarrollo en las caras bucal y mesial.

- 3) Ausencia de caninos.
- 4) Amplio diastema entre incisivos y premolares.
- 5) Premolar 4 angosto y mesiodistalmente alargado.
- 6) Premolar 4 con leves rebordes dirigidos posterodorsalmente.
- 7) Molariformes con dos hileras de cúspides completas y una tercera hilera de cúspides de posición lingual, más breve que las dos restantes.
- 8) Oclusión dentaria con movimientos palinales.

Obviamente, esta secuencia de caracteres típicos de multituberculados, presentes en *Ferugliotherium* y sudamerícidos, tienen un significado taxonómico bien claro.

En la tesis doctoral realizada por Yamila Gurovich sobre los gondwanaterios, esta autora indica que presentan la singular novedad de postcaninos hipsodontes con coronas altas para contrarrestar el fuerte desgaste ocasionado por alimentos con partículas abrasivas, se trata de un carácter que puede desarrollarse dentro de una misma entidad familiar según se ha documentado en la familia Macropodidae (Gurovich y Beck, 2009; Gurovich 2013, com. pers.). De tal modo, la hipsodontia en *Gondwanatherium* y *Sudamerica*, y la eventual molarización del pm4, pueden ser de menor significación filogenética que los típicos caracteres multituberculianos registrados entre nuestros gondwanaterios.

MAMÍFEROS DE LOS ÓRDENES
TRICONODONTA Y SYMMETRODONTA



INTRODUCCIÓN

Los Triconodonta están bien representados en la Formación Los Alamitos. Ellos son, junto a los más derivados simetrodotes, los más primitivos y antiguos mamíferos registrados, encontrándose desde el límite Triásico-Jurásico, hasta fines del Cretácico.

El carácter distintivo, sobresaliente de los triconodontes se refiere a su morfología dentaria, que muestra una distribución alineada de las cúspides de sus postcaninos. Esta es básicamente comparable a la de algunas familias de cinodontes carnívoros del Triásico como Galesauridae, Cynognathidae, Probainognathidae, y Brasilodontidae. Esta

suerte de identidad en la morfología dentaria entre los Cynodontia y los triconodontes, sumada a diversos caracteres craneanos y postcraneanos ha permitido concebir su estrecha relación filogenética, aunque no bien precisada aún, entre unos y otros.

Por otro lado, la notable diferencia en la distribución de las cúspides de los postcaninos de los Triconodonta (cúspides en línea) y de los Symmetrodonta (cúspides formando un triángulo) del límite Triásico-Jurásico, ha permitido reconocer la existencia de dos clados que evolucionaron separadamente a partir de su original diferenciación en el Triásico Superior dentro de la familia de cinodontes Brasilodon-

tidae (Bonaparte, 2012). Esta importante dicotomía filogenética puesta en evidencia por los tipos dentarios citados más arriba, fue enfatizada por diversos investigadores modernos (Kermack y Kielan-Jaworowska, 1971; Hopson y Crompton, 1969; Hopson, 1971, etc.) con observaciones, y argumentos de la anatomía, composición y evolución de la caja cerebral. Así se interpretó que los mamíferos "Prototheria" (con dientes que poseían las cúspides en línea, y que incluyen a los grupos Eotheria, Allotheria y Monotremata) se caracterizaron por presentar una amplia expansión anterior del periótico, en tanto que los Theria (con dientes que tenían las cúspides dispuestas en triángulo y que incluyeron entre otros a los Pantotheria, Metatheria, Eutheria, etc.) se distinguían por presentar el periótico reducido y, en su lugar una amplia lámina del aliesfenoides. En trabajos más recientes (Kemp, 1983; Presley, 1981) se ha propuesto que las diferencias en la constitución de la caja cerebral no son tan definitivas sistemáticamente como se interpretó previamente, conclusión que es confirmada por la información de esa región del cráneo provista por *Vincelestes neuquenianus* (Bonaparte y Rougier, 1988; Hopson y Rougier 1993; Bonaparte, 2011). Uno de los resultados provisionarios de esta situación de crisis interpretativa respecto de la evolución de los mamíferos mesozoicos, es que los Monotremata sean, muy probablemente Theria, y no Prototheria como se los interpretó durante muchos años.

Aún cuando hay incertidumbres respecto al alcance de la citada dicotomía entre triconodontes y simetrodontes, lo cierto es que la misma se habría operado en una etapa evolutiva previa al surgimiento de los mamíferos iniciales (Bonaparte, 2012), en el Triásico Superior, y que sus descendientes poseían tipos dentarios caracterizados por cúspides en línea (Eotheria) y por cúspides dispuestas en triángulos (Theria).

Los Triconodonta, según las interpretaciones de Jenkins y Crompton (1979) más los aportes de Chow y Rich (1984) y de Jenkins y

Schaff (1988), Sigogneau-Russell (2003), Cifelli y Madsen (1998), Cifelli *et al.*, (1998, 1999), Rougier *et al.*, (1996, 2007) y especialmente Kielan-Jaworowska *et al.*, (2004) incluye a las familias Morganucodontidae (Kuehne 1958), con especies del límite Triásico-Jurásico de Europa y África, Amphilestidae (Osborn 1888), integrada con especies jurásicas hasta eventualmente del Cretácico Superior (Chow y Rich, 1984), registradas en Europa, Asia y América del Norte, Triconodontidae (Marsh 1887), que se integra con especies del Jurásico Superior y Cretácico de América del Norte, Europa, Asia y formas muy afines de América del Sur; Nordáfrica y la recientemente propuesta familia Gobiconodontidae (Jenkins y Schaff 1988), integrada con especies cretácicas de Asia y América del Norte.

El status sistemático actual de los Triconodonta está lejos de ser definitivo (Rougier *et al.*, 2007; Cifelli y Madsen, 1998; Sigogneau-Russell, 2003), ya que nuevos estudios sobre *Sinoconodon* así como el hallazgo de nuevas formas en América del Norte y Asia, revelan una complejidad adaptativa no bien interpretada aún para este primitivo grupo de mamíferos, muy incompletamente representados en el registro fósil.

FAMILIA AUSTROTRICONODONTIDAE BONAPARTE, 1992.

Austrotriconodon mckennai

Bonaparte 1986.

Diagnosis: Triconodontes con molares superiores muy derivados, provistos de cúspides en "empalizada", poco diferenciadas en vista externa; con la cúspide anterior "B?" de mayor tamaño que las restantes. Molares inferiores con la cúspide principal "a" hipertrofiada y la cúspide accesoria posterior "c" vestigial; cíngulo interno reducido.

Entre los mamíferos de Los Alamitos se ha reconocido la existencia de dos especies de triconodontes, ahora referidos a la familia Austrotriconodontidae: *Austrotriconodon*

mckennai Bonaparte 1986 y *A. sepulvedai* Bonaparte (1992). Cuando la primer especie fue descrita se disponía solo de un molar inferior completo, probablemente el m1 del lado izquierdo. En la actualidad además del holotipo se dispone de otro molar inferior izquierdo (MACN-RN 234), un premolar inferior posterior (MACN-RN 235), un premolar superior posterior (MACN-RN 237), y dos premolares anteriores (MACN-RN 236; y MACN-RN 238).

El holotipo (Fig 13-1) es una pieza dentaria muy bien conservada, con la corona intacta, que mide sólo 2,8 mm. de longitud máxima anteroposterior. Fue encontrado en 1985 durante las tareas de revisión del concentrado procedente del sector medio de la Formación Los Alamitos, y realizadas

en los laboratorios del Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires gracias a una substancial ayuda financiera del Dr. Malcolm McKenna, distinguido paleontólogo del American Museum of Natural History de Nueva York.

Este molar inferior es transversalmente angosto, y anteroposteriormente alargado, con lo que su morfología representa un tipo de diente carnívoro-insectívoro. Posee las cuatro cúspides alineadas anteroposteriormente, con una leve desviación lingual o interna de la cúspide principal. Hacia el sector lingual y posterior posee un muy reducido y poco pronunciado cíngulo. De las cuatro cúspides que forman la corona, la principal (cúspide "a" en la terminología propuesta por Crompton y Jenkins (1968), es notable-

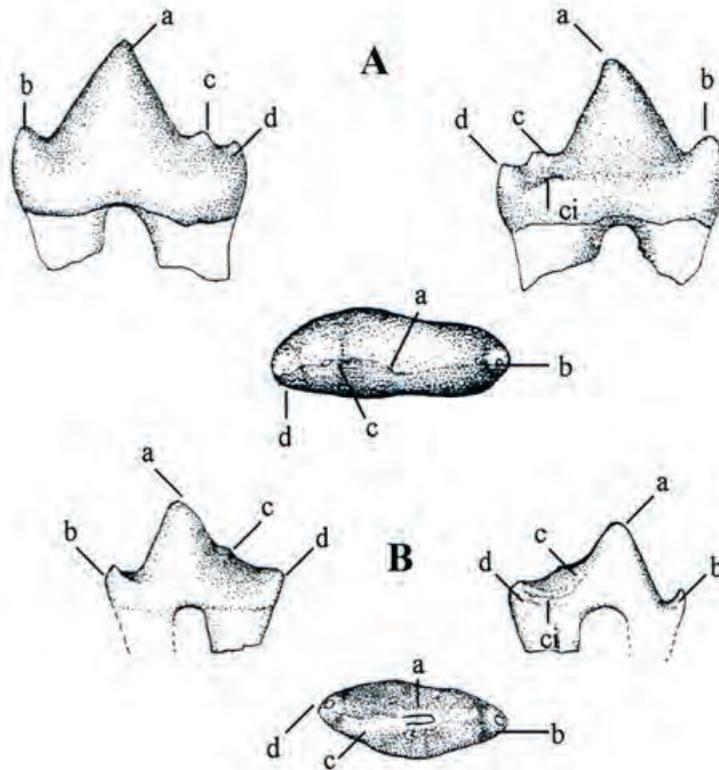


Fig. 13-1. *Austrotriconodon mckennai* A, molar inferior holotipo, en vistas bucal, lingual y oclusal; B, molar inferior (MACN-RN 234) también del lado izquierdo en vistas bucal, lingual y oclusal. Material depositado en las colecciones del MACN de Buenos Aires.

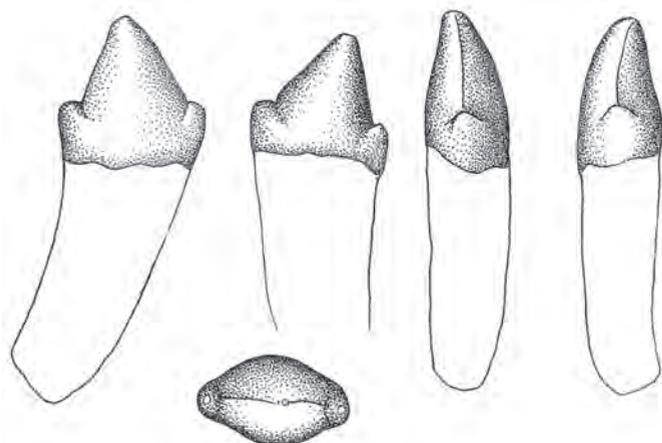


Fig. 13-2. *Austrotriconodon mckennai*, premolar inferior en diversas vistas. Material proveniente de la Formación Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, provincia de Río Negro. Depositado en el MACN, Buenos Aires, Argentina.

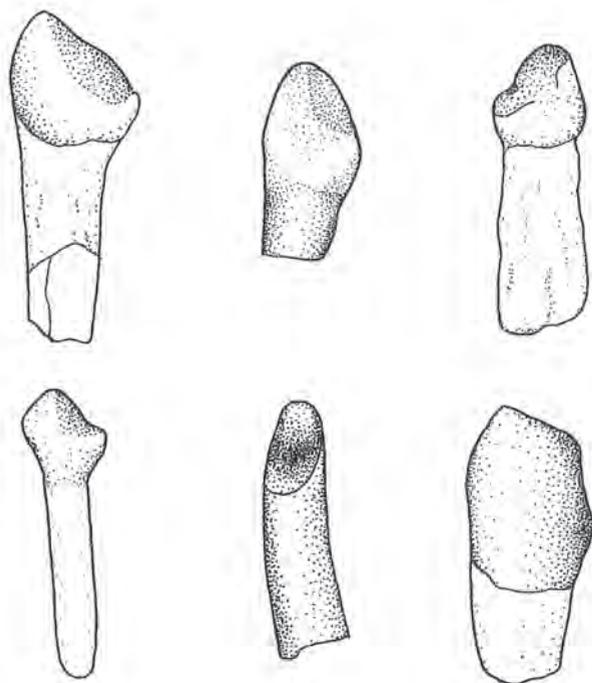


Fig. 13-3. Dientes anteriores referidos tentativamente a *Austrotriconodon* sp. Proveniente de la Formación Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, provincia de Río Negro. Depositado en el MACN de Buenos Aires, Argentina.

mente más alta, grande y voluminosa que las restantes. Su amplitud hace que esté directamente sobre las dos raíces que posee este molar, en tanto que las cúspides accesorias se apoyan solo sobre porciones menores de las raíces.

La cúspide accesoria anterior (cúspide b) es pequeña y se encuentra en el extremo más anterior del molar. Las dos cúspides

accesorias posteriores (cúspides c y d) son bastante menores que la accesoria anterior, y subiguales entre sí. Estas proporciones relativas del tamaño y posición de las distintas cúspides y también los caracteres de la región oclusal, son comparables de cerca con los que presenta el género nordafricano *Kryptotherium* (Sigogneau-Russell, 2003, Fig. 5, d y e).

El cíngulo que posee es muy rudimentario, con una pequeñísima cúspide. Hemos interpretado que la reducción del cíngulo representa un carácter derivado de *Austrotriconodon*. Otro carácter derivado corresponde a la notable reducción de la más anterior de las dos cúspides accesorias posteriores, que en otros Triconodonta es normalmente más grande que la última accesoria posterior. La reducción de la citada cúspide habría estado relacionada con la hipertrofia de la cúspide principal.

Originalmente se refirió *Austrotriconodon mckennai* a la familia Triconodontidae, pero diversos caracteres derivados que presenta la dentición de este género nos ha permitido reconocer su pertenencia a una familia *ad hoc.*, como se discute más adelante.

Un molar inferior (MACN-RN 234) fue hallado en 1987 durante las tareas de revisión de concentrados procedente de la localidad fosilífera de la Formación Los Alamitos. Se trata de elemento de morfología y tamaño muy similares al holotipo, presentando un desgaste algo mayor que ha alterado las cúspides accesorias ubicadas por detrás de la cúspide principal.

Esencialmente es igual al holotipo por lo que su asignación a *A. mckennai* no ofrece dudas. Tanto el tamaño proporcional de las distintas cúspides como el cíngulo interno vestigial sirven para diferenciar esta especie de los triconodontes primitivos como los Morganucodontidae y Amphilestidae, como así de las especies conocidas de Triconodontidae. La asignación original de esta especie (Bonaparte, 1986) a Triconodontidae ha sido corregida. Esta especie fue recientemente objetada por Rougier *et al.*, (2012), tema que analizamos más adelante.

Austrotriconodon sepulvedai

Bonaparte (1992).

Esta especie de Triconodonta es considerablemente más grande que *Austrotriconodon mckennai*, aproximadamente el doble en términos lineales. De ella disponemos de un premolar inferior derecho con fuer-

te desgaste (MACN-RN 240), el holotipo (molar 1 inferior izquierdo con leve desgaste, MACN-RN 239), un molar superior del lado derecho con muy poco desgaste (MACN-RN 241) y dos premolares anteriores (MACN-RN 242 y MACN-RN 243). Todos ellos provienen del sector medio de la Formación Los Alamitos, en las proximidades del "Cerrito de los Mamíferos", denominación que adoptamos para nuestros registros de campo al faldeo sudoeste del Cerro Cuadrado, y fueron hallados durante las tareas de revisión de concentrado en los años 1987 y 1988.

El holotipo (MACN-RN 239) es un molar 1 inferior izquierdo. Posee la corona completa y con algún desgaste. Se aprecian muy bien sus cuatro cúspides dispuestas en línea a lo largo del medio del diente. El eje transversal es la mitad de la longitud del eje anteroposterior. La distribución de las cúspides de este molar inferior es coincidente con la del molar holotipo de *Austrotriconodon mckennai*, diferenciándose sólo por el marcado cíngulo que presenta, como así por el tamaño (el doble de la longitud anteroposterior en la especie *A. sepulvedai*). La identificación genérica no ofrece dudas, al menos de acuerdo a la poca evidencia disponible en la actualidad. La cúspide principal es notablemente mayor que las restantes. Su región apical está algo desplazada hacia delante, formando el borde anterior convexo y el posterior cóncavo en vista lateral. La cúspide accesoria anterior (b) es pequeña, ubicada por delante de la raíz anterior del molar.

La cúspide accesoria posterior (c) está afectada por desgaste, aunque su original tamaño reducido y proximidad a la más posterior de las cúspides es fácilmente observable. Finalmente la cúspide accesoria más posterior (d) es baja pero más bien fuerte, casi del mismo tamaño que la accesoria anterior (b).

El cíngulo de este molar inferior es muy pronunciado, especialmente en el lado interno y posterior. Las dos raíces, incompletas, son proporcionalmente gruesas.

El premolar inferior derecho MACN-RN 240 mide 5,3 mm. de longitud anteroposterior. Esto indica que corresponde a un individuo excepcionalmente grande, y que eventualmente esta especie sería una de las más grandes entre los mamíferos mesozoicos. Su cráneo habría medido unos 8 a 10 cm. de largo. Presenta fuerte desgaste resultante de un tipo de oclusión parcial "frontal" con los dientes maxilares. Estos ocluían en forma de cizallas, resultando un desgaste externo en los dientes inferiores, mientras que los premolares y molares superiores se desgastaban del lado interno (Jenkins y Crompton, 1979). Tal desgaste es un buen indicio de la condición adulta del individuo a que per-

teneció. Este premolar posee tres cúspides alineadas. La cúspide principal (a) es la de mayor volumen y esta ubicada en la mitad del largo del premolar. La cúspide accesoria anterior (b) no presenta relieve por el fuerte desgaste, y sólo se la detecta por el escalón resultante. La cúspide accesoria posterior, por efectos del desgaste, forma una especie de convexidad dorsal con un plano de desgaste que se prolonga a la cúspide principal.

El cíngulo se extiende por la mitad posterior interna del premolar, continúa por el borde posterior y se prolonga en un breve sector externo hacia delante. No presenta evidencias de cúspides o cúspulas a lo largo del cíngulo. Las dos raíces que posee este

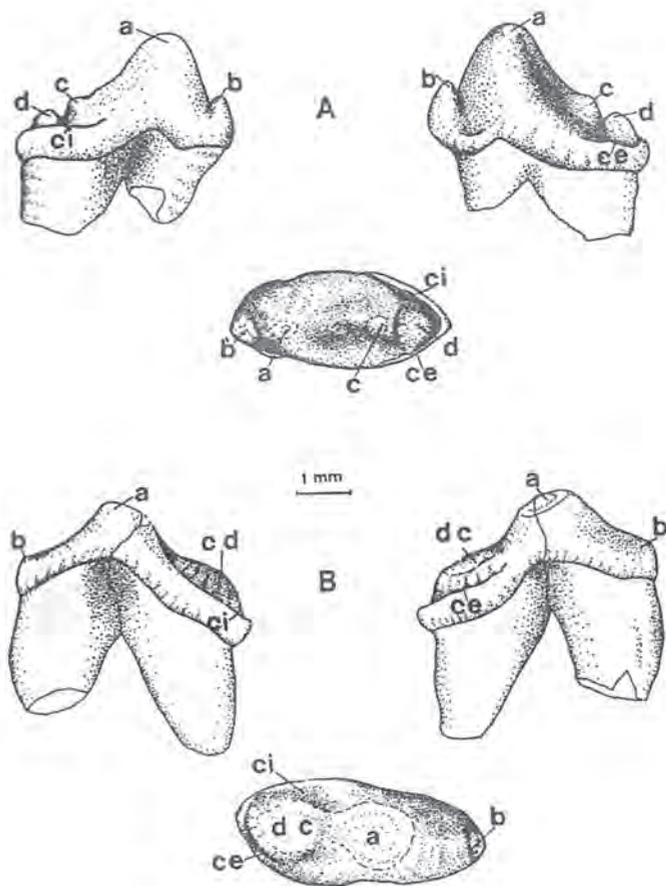


Fig. 13-4. *Austrotriconodon sepulvedai*. A, molar 1 inferior izquierdo, holotipo, en vistas lingual, bucal y oclusal; B, premolar inferior derecho en vistas lingual, bucal y oclusal. Colección del MACN, Buenos Aires.

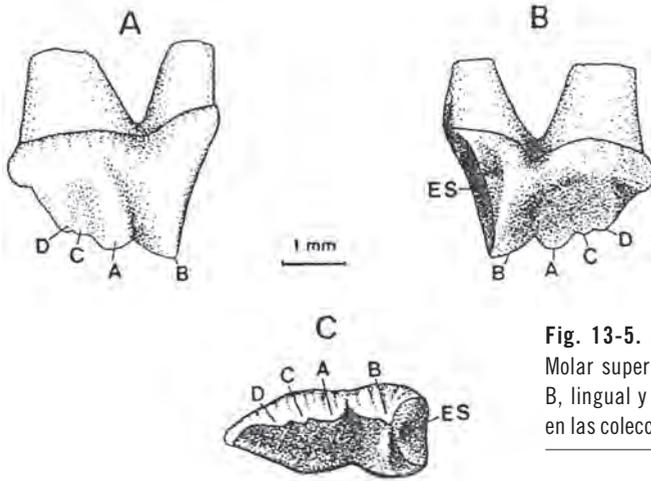


Fig. 13-5. *Austrotriconodon sepulvedai*. Molar superior derecho en vistas: A, bucal, B, lingual y C, oclusal. Material depositado en las colecciones del MACN de Buenos Aires.

premolar son proporcionalmente robustas, lo que da lugar a suponer que se trataría del último premolar.

El molar superior derecho disponible (Fig. 13-5) presenta substanciales diferencias con el molar y premolar inferiores descriptos más arriba. No obstante, su probable pertenencia a esta especie se ha determinado después de una comparación efectuada en el Museum of Comparative Zoology, Harvard University, con dos cráneos de triconodontes inéditos, con la mayor parte de la dentición (MCZ 19973 y 19974), procedentes de la Formación Cloverly (Cretácico Inferior).

El elemento presenta una marcada diferencia en la morfología y disposición de las cúspides de los molares superiores comparadas con la de los restantes premolares y molares inferiores.

Es transversalmente angosto y anteroposteriormente alargado, con una relación 1:2. El sector anterior es más ancho y posee una escotadura natural en donde se acomodaba la proyección posterior del molar precedente. En cambio la región posterior es acuminada, para insertarse en el molar ubicado más hacia atrás. Las cuatro cúspides que posee son, en vista lateral, de altura más bien similar, y no están perfectamente individualizadas como en los molares inferiores. O sea que forman una estructura

más bien continua, especialmente en la cara externa. En vista oclusal las cúspides están algo desplazadas del centro del molar hacia afuera. Así se aprecia un amplio sector lingual del molar en donde se acomodaba, tras la oclusión, el correspondiente molar inferior. Las cúspides están alineadas anteroposteriormente. La más anterior (tentativamente la B de la terminología propuesta por Crompton y Jenkins (1968) es la más grande, y la que en su borde anterior muestra la escotadura para acomodar el molar precedente. Le sigue la cúspide A que es de menor tamaño que la precedente, y algo más corta, y luego las cúspides C y D poco diferenciadas. En el extremo posterior existe una proyección que no muestra evidencias de cúspides.

En la cara externa no hay vestigios de cíngulo, en tanto que en la cara interna el extenso cíngulo ha dado lugar a una estructura cóncava, amplia en donde se acomodaba él (o los) molar inferior. En esta cara interna, las cúspides muestran un reborde leve que se prolonga dorsalmente y que define mejor a las mismas.

Discusión

La oportunidad de comparar estos dientes inferiores y superiores con series dentarias prácticamente completas de dos

triconodontes inéditos (en 1991), de la Formación Cloverly de Estados Unidos, nos ha permitido reconocer, tentativamente, la identidad de estos dientes y su posición relativa en la serie dentaria. Ambos son elementos básicos, fundamentales para intentar una comparación, aún elemental, con otras especies de Triconodonta y evaluar la posible filiación taxonómica a nivel familiar del género patagónico.

Cuando se comunicó la especie *Austrotriconodon mckennai* Bonaparte (1986) se refirió, con las limitaciones impuestas por disponer de un solo molar inferior, a la familia Triconodontidae. En la actualidad el material disponible de este género es más abundante y elocuente y permite comparaciones más amplias. No obstante estamos lejos de

tener un buen panorama de la dentición de *Austrotriconodon* ya que solo disponemos de un molar superior, tres molares inferiores y premolares. Este material nos permite modificar la asignación original a Triconodontidae (Bonaparte, 1986) y señalar sus diferencias más significativas.

Los caracteres derivados propios de *A. mckennai* que se señalaron en 1986 (reducción del tamaño de la primer cúspide accesoria posterior, y el cingulo muy reducido) son algunas de las notables diferencias que hoy podemos señalar entre *Austrotriconodon* y otros géneros de Triconodontidae, a saber: a) la hipertrofia de la cúspide a y la concomitante reducción de las cúspides b y c; b) la casi ausencia del cingulo interno; c) la hipertrofia de la cúspide B en el molar

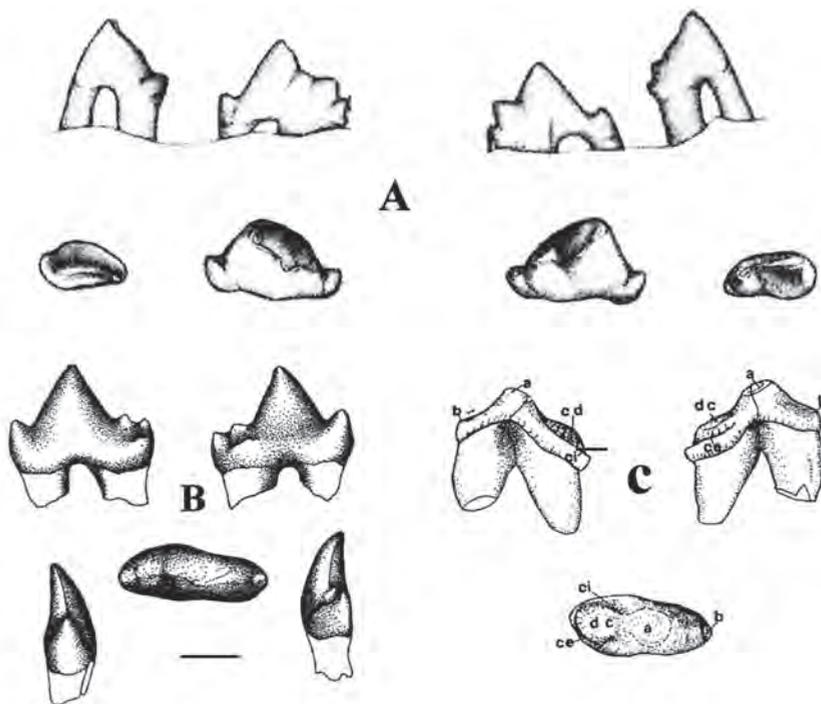


Fig. 13-6. A, premolares superiores anteriores de *Cronopio dentiacutus* en vistas bucal, lingual y oclusal (Tomado de Rougier *et al.*, 2011); B, molar holotipo de *Austrotriconodon mckennai*; C, premolar inferior de *Austrotriconodon sepulvedai*. En las vistas bucal y lingual se aprecian afinidades generales entre *Austrotriconodon* y *Cronopio*, pero existen fuertes diferencias en la vista oclusal. Se trata de dientes con ciertas similitudes morfológicas pero con una funcionalidad muy distinta, que arrojan dudas sobre la sinonimia propuesta por Rougier *et al.*, 2011.

superior; d) la disposición en empalizada de las cúspides del molar superior; y e) la poca diferenciación de las cúspides del molar superior en su cara externa.

Estos caracteres, que los interpreto como derivados en relación a otros triconodontes, sirven para descartar la asignación original de *Austrotriconodon* a la familia Triconodontidae.

Resultados similares obtenemos de la comparación con Morganucodontidae, que si bien presenta el molar inferior en parte comparable al de *Austrotriconodon*, con la cúspide a hipertrofiada, el molar superior es radicalmente distinto.

La comparación con Amphilestidae muestra que las diferencias son más marcadas ya que los molares inferiores de esa familia presentan las cúspides "b" y "c" de tamaño similar, a diferencia de *Austrotriconodon* que muestra la cúspide "b" bastante más grande que la "c". Además poseen un marcado cíngulo en toda la extensión interna de los molares inferiores, en tanto que en el género patagónico este rasgo es francamente más reducido. No obstante, en *Kryptotherium* (Sigogneau-Russell, 2003, Fig. 5 d y e) notamos una estructura básica del molar inferior, con la cúspide "a" hipertrofiada, la cúspide "b2" muy pequeña, y las cúspides "c" y "d" muy reducidas y próximas entre sí. Coincidente con estas afinidades, el molar superior referido con dudas a *Kryptotherium*, muestra ciertas afinidades con el molar superior referido a *A. sepulvedai*, (ver Fig. 13-7) por sus cúspides poco diferenciadas.

Gobiconodontidae es una familia diagnosticada principalmente por los caracteres derivados y posición relativa de los dientes más anteriores de la mandíbula. Sus premolares y molares son muy similares a los presentes en los anfiléstidos (Jenkins y Schaff, 1988), por lo que las diferencias con *Austrotriconodon* son del mismo tenor a las señaladas más arriba con Amphilestidae.

El resultado de estas comparaciones nos señala que muy probablemente *Austrotriconodon*, con sus especies *A. mckennai* y *A.*

sepulvedai representen una familia eventualmente vinculada con triconodontes de África del Norte (Sigogneau-Russell, 2003) como lo sugieren las breves comparaciones con *Kryptotherium* del Cretácico Inferior de Marruecos.

Objeciones de Rougier *et al.*, 2011, a los triconodontes de Los Alamitos.

Las dos especies de *Austrotriconodon* han sido objetadas por Rougier *et al.*, 2011, indicando que "en verdad" los materiales reconocidos por Bonaparte (1990 y 1992) como representando a triconodontes de la Formación Los Alamitos, serían premolares de una especie afín al dryolestoideo *Cronopio dentiacutus*. Esta conclusión de Rougier es objetable, especialmente por las fuertes diferencias en la vista oclusal de los dientes de ambas especies. Las afinidades de *Austrotriconodon* con los triconodontes fueron establecidas por Bonaparte tras amplias comparaciones realizadas en colecciones del American Museum de New York, en el Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard y discusiones mantenidas con prestigiosos colegas especializados de esas instituciones, procedimiento habitual cuando se dan a conocer novedades paleontológicas de significación. La superficial identificación publicada por Rougier *et al.* (2011) no resiste la comparación pues los rasgos morfológicos son, en detalle, muy diferentes entre nuestros triconodontes y los premolares de *Cronopio* (ver Fig. 13-6).

Finalmente, los argumentos utilizados por Rougier *et al.* (2011) son poco serios y parciales (increíble en un paleontólogo de su prestigio). Por ello considero que lo comparado en detalle en Harvard con triconodontes de la Formación Cloverly de USA., mantiene la validez formal de las dos especies, comunicadas públicamente con los requerimientos zoológicos de rigor, y no pueden ser puestas en duda por objeciones superficiales apoyadas por ilustraciones insuficientes.

El molar superior referido a *A. sepulvedai*

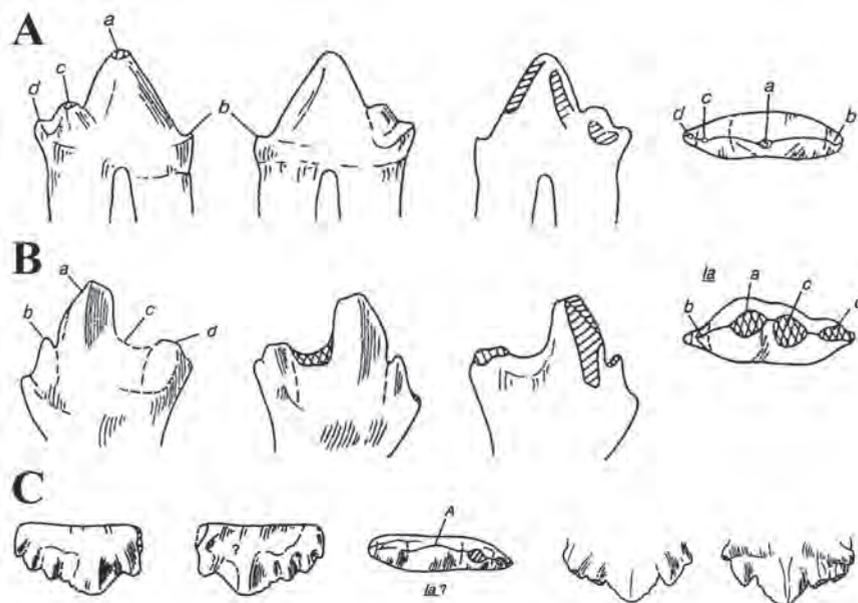


Fig. 13-7. A, género indeterminado del Cretácico Inferior de África del Norte, molar inferior izquierdo en vistas bucal, lingual y oclusal; B, *Kryptotherium polysphenos*, molar inferior derecho en vistas lingual, bucal y oclusal, del Cretácico Inferior de África del Norte; C, molares superiores de *Kryptotherium polysphenos* en vistas lingual, bucal y oclusal. Tomados de Sigogneau-Russell, 2003, Figs. 6 y 7, para su comparación con los triconodontes de Los Alamos.

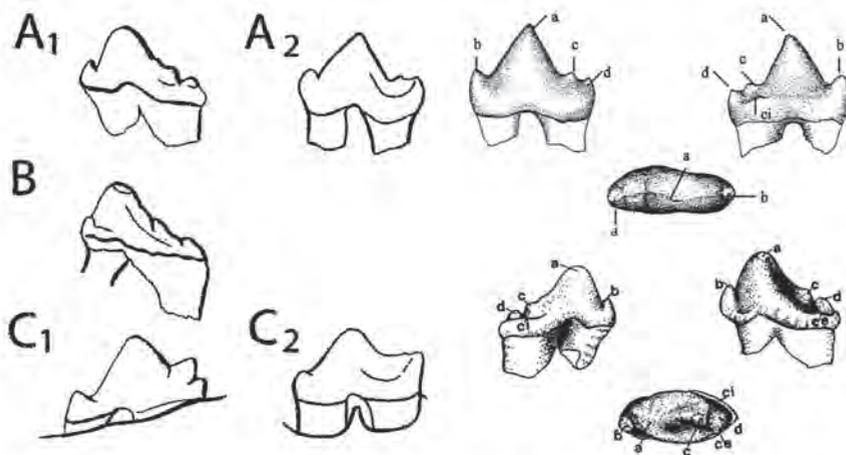


Fig. 13-8. A1 y A2, figuras de molares tipos de *A. mckennai* y *A. sepulvedai*; B, premolar de *Coloniatherium*; C, premolares superior e inferior de *Cronopio*; D, molar holotipo de *A. mckennai* en vistas lingual, bucal y oclusal; E, molar holotipo de *A. sepulvedai* en vistas lingual, bucal y oclusal. En esta disputa de la validez de los triconodontes de Los Alamos, Rougier *et al.*, 2011 no presentan la vista oclusal de los premolares de *Cronopio* por ser absolutamente diferentes a los molares de ambas especies de *Austrotriconodon*. A, B y C, tomados de Rougier *et al.*, 2011.

(Bonaparte, 1992, Fig. 3; MACN-RN 241), es una pieza dentaria intacta, que fue comparada con molares superiores de dos triconodontes de la Formación Cloverly de USA (Museum of Comparative Zoology con los números 19973 y 19974), actualmente referidos tentativamente a *Astroconodon* sp. según información de la curadora de la colección del MCZ, Miss Jessica Cundiff (com. pers. 2013). Las comparaciones con ese material mostraron afinidades básicas, generales, con los molares superiores que presentan poca diferenciación bucal de sus cúspides, formando una estructura en “empalizada”, en tanto que en el lado lingual la diferenciación de las cúspides es más evidente. No obstante las afinidades no son suficientes para identificar *A. sepulvedai* con cf. *Astroconodon* sp. Una situación similar se observa en la comparación de los molares superiores de un género indeterminado de Nordafrica, ilustrado por Sigogneau-Russell (2003, Figs. d y e), en que las cúspides están poco diferenciadas en vista bucal.

Cuando Rougier *et al.* (2011) se refieren al molar superior asignado a *A. sepulvedai*, el cual posee caracteres de gran valor diagnóstico para definir la familia a que correspon-

da, simplemente señalan que es un diente incompleto, difícil de reconocer, y que es en verdad un “artifactual”, lo cual no es verdad. De hecho, el ejemplar se encuentra completo y bien preservado.

Finalmente, la figura comparativa para demostrar que los triconodontes de los Alamitos no son tales sino que representan a una especie similar a *Cronopio dentiacutus*, incluida en su “Supplementary Information” es realmente insuficiente, sin detalles, no científica, y “modificada” (sensu Rougier *et al.*) para atenuar las diferencias. Por ello, he incluido la figura citada y una copia de las figuras presentadas oportunamente por Bonaparte (1990, 1992). Si bien existen algunas similitudes en la morfología general de las vistas bucal y lingual, la vista oclusal muestra fuertes diferencias propias de tipos adaptativos distintos.

Finalmente quiero señalar que en su amplísimo y meritorio análisis filogenético de los mamíferos y sus inmediatos ancestros, no incluye al bien conocido *Brasilitherium riograndensis* estudiado por Bonaparte *et al.*, (2003, 2005, 2006, 2007, 2011), lo que resta jerarquía al citado análisis filogenético y también a su autor.

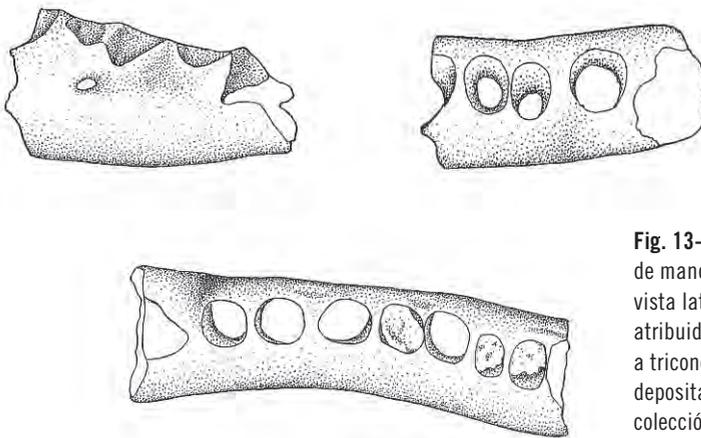


Fig. 13-9. Dos fragmentos de mandíbulas en vista lateral y oclusal, atribuidas tentativamente a triconodontes, depositados en la colección del MACN.

**SYMMETRODONTA
SIMPSON, 1925.**

Los simetrodotes han sido pequeños mamíferos carnívoros mesozoicos caracterizados por molariformes con las tres cúspides principales formando un triángulo. La dirección de este triángulo es inversa en los molariformes superiores e inferiores posibilitando mayores superficies de corte durante la oclusión, representando, supuestamente, un notable avance funcional de la masticación con respecto a los triconodontes y cinodontes derivados que poseían sus cúspides en línea.

Los más antiguos representantes son del límite Triásico-Jurásico, donde se registra el bien conocido *Kuehneotherium* de Europa e India. También se los ha reportado en el Jurásico de América del Norte y Europa, y en el Cretácico Inferior de China, Mongolia y Norte de África. En la actualidad se considera que los simetrodotes poseen el modelo de postcaninos que posibilitó el desarrollo de molariformes transversalmente anchos y por consiguiente la pretribosfenia y finalmente la aparición de los mamíferos tribosfénicos. No obstante, existen problemas interpretativos sobre las relaciones filogenéticas dentro de los simetrodotes, y aún si son en verdad de origen monofilético o si han logrado la condición de triángulos reversos en más de un linaje, con lo que no serían un grupo natural sino el resultado de

orígenes distintos y desarrollos paralelos. Los últimos estudios realizados por Bonaparte (2012) sobre la dentición de los cinodontes brasilodóntidos de los géneros *Brasilodon* y *Brasilitherium* del Triásico Superior, sugieren que la dicotomía en la evolución dentaria entre Triconodontes y Simmetrodotes se habría verificado entre los taxa de esa familia de cinodontes muy derivados y a su vez ancestrales a los mamíferos, según el citado autor.

Para su interpretación sistemática hemos seguido a Mckenna y Bell (1997) atendiendo a la notable competencia de esos autores.

Infraclase HOLOOTHERIA

Wible *et al.*, 1995

Legión SYMMETRODONTA

Simpson, 1925

Familia TINODONTIDAE Marsh, 1887

Bondesius ferox Bonaparte 1990.

El único material de simetrodotes registrado hasta el presente en nuestro continente procede de la localidad fosilífera de Los Alamitos, Provincia de Río Negro. No obstante, el único diente disponible, aunque muy bien preservado, necesita del auxilio de materiales con mayor información para interpretar mejor cuáles son sus relaciones sistemáticas.

Se trata de un molar inferior derecho (MACN-RN 161), prácticamente completo,

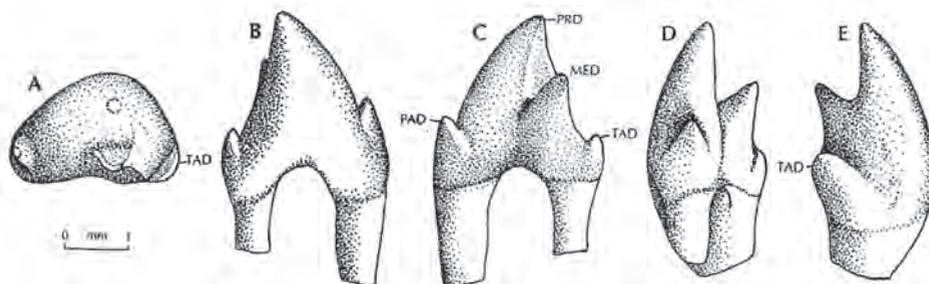


Fig. 13-11. *Bondesius ferox*, material tipo proveniente de la Formación Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, provincia de Río Negro. Molar inferior derecho en vistas oclusal, lateral, medial, anterior y posterior. Depositado en el MACN de Buenos Aires, Argentina.

ya que le faltan sólo los extremos de ambas raíces. Fue descubierto durante las tareas de revisión de concentrado de sedimentos durante los años 1985-1990 en el MACN.

En la descripción original se refirió a la misma especie otro molar, el MACN-RN 162, que actualmente lo interpretamos como correspondiente a una familia diferente.

El molar inferior de *Bondesius* posee una cúspide central grande, el protocónido, que ocupa gran parte del volumen de la corona. En su borde posterior y en un plano más lingual se encuentra el metaconido que es bastante más pequeño. En el sector anterior de la cúspide mayor y cerca de la base de esta, se encuentra el paracónido representado por una pequeña cúspide en el borde anterior de la corona.

Finalmente, en el sector más posterior del diente se encuentra una pequeña cúspide asociada a un reducido cingulo o talónido.

Las comparaciones efectuadas (Bonaparte 1990, 1994) muestran que si bien posee similitudes básicas con otros simmetrodontes como *Kuehneotherium* y *Tinodon*, también posee una serie de caracteres más derivados como ser la falta de un extenso cingulo lingual y el gran desarrollo de la cúspide

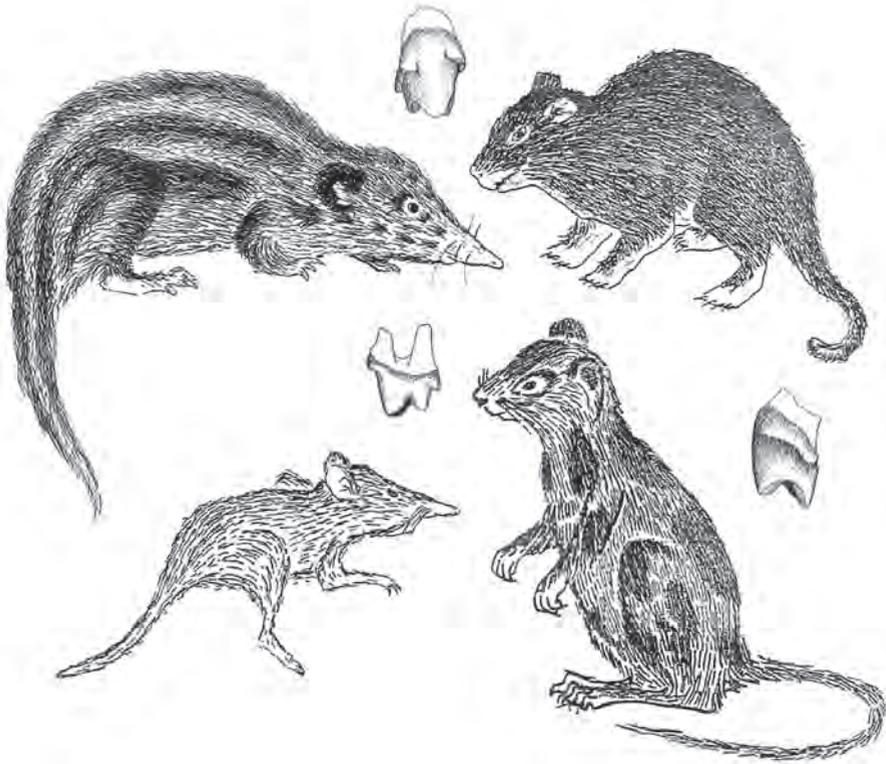
principal, el protocónido, que lo diferencia netamente de otros taxones.

Bondesius nos demuestra que este primitivo grupo de mamíferos sobrevivió tanto en Laurasia como en Gondwana hasta el Cretácico Superior, aunque el registro indica que no eran muy numerosos y variados en el conjunto de las asociaciones de mamíferos de esa época. En Los Alamitos sólo un diente se ha registrado en un conjunto de casi ciento cincuenta dientes de diversos mamíferos.

En un trabajo reciente, el paleontólogo ruso Averianov (2002), sin ver el material original, objetó la posibilidad que *Bondesius* corresponda a "Symmetrodonta", argumentando que existen algunos caracteres que lo aproximan a los Dryolestidae. Más aún, este autor indicó que en la actualidad no existen registros seguros de simetrodontes para el Cretácico Superior.

El molar de *Bondesius* es abismalmente diferente al de los Dryolestoidea por la totalidad de sus caracteres, según puede observarse en las figuras de diversos géneros de esa superfamilia que presentamos más adelante, y en consecuencia no puede ser referido a dicha agrupación taxonómica.

LOS MAMÍFEROS MERIDIOLÉSTIDA DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE PATAGONIA



Infraclase HOLOTHERIA

Wible, Rougier *et al.*, 1995.

Orden DRYOLESTIDA

Prothero, 1981.

Suborden MERIDIOLESTIDA

Rougier *et al.*, 2011

En este capítulo reseñamos los “Theria”, como los Dryolestidae y aquellos incluidos por Rougier *et al.* (2011) en su agrupación Meridiolestida.

Los mamíferos considerados por Prothero (1981) en la Infraclase Dryolestida o en

la Sub-Legion Dryolestoidea por Butler (1939), están ampliamente representados en el Jurásico Superior de Laurasia y en el Cretácico Inferior de Europa (Krebs, 1985, 1993; Martin, 1998), y el norte de África (Sigogneau-Russell, 1991). Prothero y Butler no tenían referencias aun de los Dryolestoideos de Africa del Norte y de América del Sur, que fueron descubiertos más recientemente. La asignación de ciertos hallazgos de Nord África y de Patagonia a Dryolestoidea no es muy clara o sencilla pues se trata en su casi totalidad de tipos adaptativos diferentes y

muy diferentes, por diversos factores propios emanados del aislamiento biogeográfico prolongado, y también por la persistencia de algún modelo dentario propio del Jurásico Superior de Laurasia en especies del Cretácico Superior de Sudamérica, p.e. en el género *Groebertherium*. Por ello y en búsqueda de una solución taxonómica, Rougier *et al.* (2011), reconocieron tras un ensayo de análisis filogenético, que *Groebertherium* estaría relacionado con especies de Laurasia como *Laolestes* y *Amblotherium*, en tanto que para los restantes dryolestoides del Cretácico Superior de América del Sur, propusieron el orden Meridiolestida, para las familias endémicas Mesungulatidae, Brandoniidae, Reigitheriidae y Peligrotheriidae. Estos mamíferos, como la totalidad de los registrados en Los Alamitos, muy probablemente son endémicos de América del Sur y eventualmente de Gondwana. Además de los hallazgos en nuestro continente, el registro de Dryolestoides se conoce del Cretácico Inferior del Norte de África (Sigogneau-Russell, 1991) y de España (Henkel y Krebs, 1969), y con dudas del Cretácico Superior de Canadá (Fox 1976) y Madagascar (Krause, 1994; Bonaparte, 2002).

Ampliamente conocidos en el Jurásico de Norte América y Europa (Simpson 1927; Prothero 1981; Martin 1999), el registro de especies cretácicas de Laurasia está limitado al Cretácico Inferior de España y Portugal, que parece marcar el fin de los dryolestoides del Hemisferio Norte. Sin embargo, una excepción la constituye un molar referido a una especie del Cretácico Superior de Canadá, *Symmetrodontoides canadensis* (Fox, 1976), que bien podría corresponder a una emigración del grupo desde América del Sur que alcanzó esas latitudes durante el intercambio faunístico entre Norte y Sudamérica en el Cretácico terminal.

Curiosamente, los dryolestoides de Los Alamitos y de otras localidades patagónicas demuestran que estos mamíferos radiaron adaptativamente en forma notable, desa-

rollando tipos dentarios muy diversos y derivados.

Los Mamíferos Cenomanianos (Cretácico Superior)

Para comprender mejor las denominaciones taxonómicas como la de Familia y otros, incluimos aquí un breve sector de "Clasificación de los Mamíferos" según Mckenna y Bell (1997), con algún agregado de Rougier *et al.* (2009) y de Wible *et al.* (1995), que orientará mejor al lector sobre la sistemática general de casi todos los mamíferos del Cretácico Superior que reseñamos de aquí en adelante.

Clasificación de los mamíferos tratados en este capítulo:

Clase = MAMMALIA

Infraclase = HOLOOTHERIA Wible *et al.* 1995

Legión CLADOTHERIA Mckenna, 1975
Superorden = DRYOLESTOIDEA Butler, 1939

Orden = DRYOLESTIDA. Prothero, 1981
Clado = MERIDIOLESTIDA Rougier *et al.* 2011

Familia = DRYOLESTIDAE Marsh, 1879

Familia = MESUNGULATIDAE Bonaparte, 1990

Familia = REIGITHERIIDAE Bonaparte, 1990

Familia = LEONARDIDAE nov.

Finalmente, Rougier *et al.* (2011) publicaron uno de los variados hallazgos de mamíferos cenomanianos (unos 90 millones de años antes del presente), descubiertos por el infatigable explorador y paleontólogo Dr. Sebastián Apesteguía, en la localidad de La Buitrera, cerca de la margen derecha del Río Limay, en la Provincia de Río Negro.

	SERIES	PISOS
CRETÁCICO	Fm. La Colonia	Maastrichtiano
	Fm. Los Alamitos	Campaniano
		Santoniano
	SUPERIOR	Coniaciano
		Turoniano
		Cenomaniano
	Fm. Candeleros	
	INFERIOR	Albiano
		Aptiano
		Barremiano
Hauteriviano		
Valanginiano		
Berriasiano		
Fm. La Amarga		

65,5

99,6

145,5

Fig. 14-1. Cuadro cronológico internacional del Período Cretácico, que permite apreciar la posición temporal de las formaciones La Amarga, Candeleros, Los Alamitos y La Colonia, citadas en el texto y que han brindado restos de mamíferos.

Orden Dryolestida
Clado Meridioléstida
Familia indeterminada

Cronopio dentiactutus, Rougier *et al.* (2011)

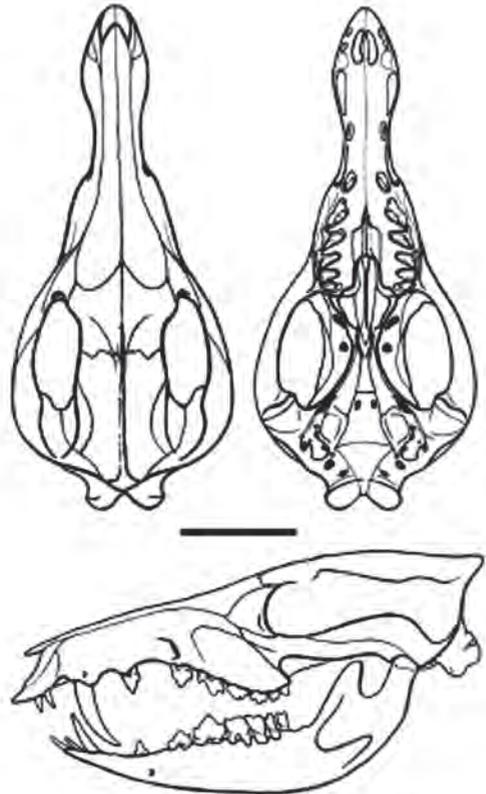
El estudio de este ejemplar, excepcionalmente informativo, ya que cuenta con gran parte de un cráneo y mandíbulas con excelente dentición, fue realizado mayormente por Rougier, un prestigioso estudioso de los mamíferos mesozoicos, con la firme colaboración de los dos restantes autores.

Cronopio dentiactutus se denomina a este notable mamífero de Río Negro, caracterizado por un prolongado hocico, representando un tipo adaptativo pobremente documentado hasta ahora en mamíferos cretácicos de América del Sur. No obstante, revisando materiales de Los Alamitos en compañía de la Dra. Laura Chornogubsky en el MACN, habíamos advertido un tipo adaptativo similar, inferido a partir de la orientación de

sus cuatro molares en *Leonardus cuspidatus*, Bonaparte 1990. La inferencia se confirmó con el cráneo semi completo de *Cronopio dentiactutus*.

El cráneo de esta nueva especie mide unos 27 mm. de largo total (estimado por sus autorres), pues no se han conservado amplias porciones del neurocráneo. *Cronopio dentiactutus* posee dos incisivos superiores, espacios edéntulos antes y después del hipertrofiado canino, cuatro premolares y tres molares superiores, éstos mesiodistalmente angostos; y tres premolares y tres molares inferiores.

La presencia de esta especie de Dryolestoidea en el Cenomaniano amplía considerablemente el biocrón de este variado grupo de mamíferos endémicos de América del Sur



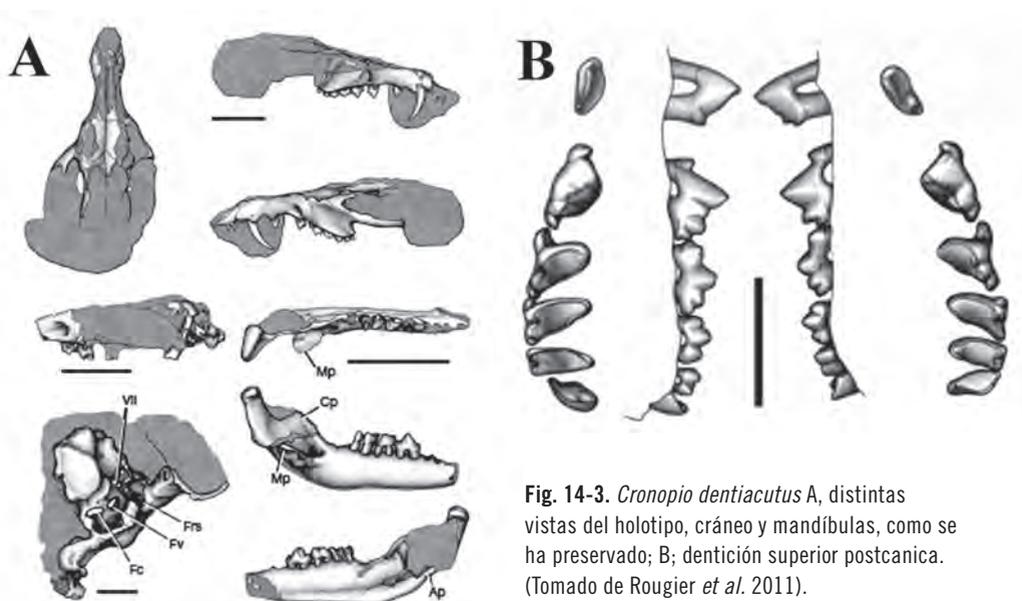


Fig. 14-3. *Cronopio dentiacutus* A, distintas vistas del holotipo, cráneo y mandíbulas, como se ha preservado; B; dentición superior postcanica. (Tomado de Rougier *et al.* 2011).

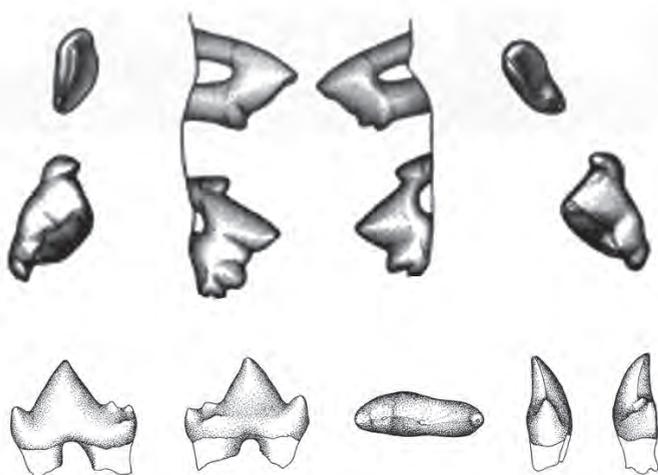


Fig. 14-4. Figura comparativa de los premolares de *Cronopio* con molares de *Austrotriconodon*. A, *Cronopio dentiacutus*, premolares superiores en vista labial, lingual y oclusal, según Rougier *et al.*, 2011. B, *Austrotriconodon mckennai*, molar inferior tipo de la especie en vistas bucal, lingual, mesial, distal y oclusal, según Bonaparte, 1992. Nótese las fuertes diferencias en la vista oclusal de los dientes de ambas especies.

y supuestamente del supercontinente de Gondwana.

Las breves comparaciones presentadas por Rougier *et al.* (2011) se vinculan con formas del Hemisferio Norte, obligadamente por cuanto el registro de mamíferos mesozoicos de Gondwana es aun extremadamente escaso. No obstante debería tenerse en

cuenta que se trata de grupos de mamíferos con un historial evolutivo muy particular, controlado y resultante de fenómenos paleobiogeográficos indicados en Bonaparte (1986) y Pascual y Ortíz Jaureguizar (2007), que habrían condicionado diferencias evolutivas muy marcadas.

En la breve descripción que se publicó,

Rougier *et al.* (2011), consideran que los premolares de *Cronopio* indican que los dientes asignados a mamíferos triconodontes de Los Alamitos (Bonaparte 1986, 1992) (*Austrotriconodon mckennai* y *A. sepulvedai*), serían en verdad premolares de una especie afin de *P. dentiactus*. En su afán de reducir la notable diversidad de mamíferos de Los Alamitos, Rougier no ha percibido las fuertes diferencias existentes en la morfología y proporciones de las cúspides y tampoco de las diferencias existentes en la raíz de esos dientes (ver Fig. 13-4). Creo que Rougier debería tener en cuenta que la morfología general de los premolares suele ser muy similar en diferentes especies de mamíferos mesozoicos por efectos de fenómenos de morfología convergente, hábitos similares, etc. De tal modo considero que la identificación propuesta está lejos de ser demostrada. En la misma situación, creo que se encuentran sus consideraciones sobre el status de las especies de Los Alamitos: *Barberenia araujoae* y *Quirogatherium major* (Bonaparte, 1990).

Mamíferos de Los Alamitos, Cerro Tortuga y Bajada Moreno Campaniano-Maastrichtiano)

El descubrimiento y los estudios iniciales de los mamíferos de Los Alamitos marcó un antes y un después en la historia de los estudios paleontológicos sobre vertebrados fósiles en nuestro país.

El desarrollo del conocimiento de los mamíferos cretácicos de Gondwana ha sido espectacular a partir de los descubrimientos en África del Norte (Sigogneau-Russell) y en Los Alamitos (Bonaparte y Soria, 1985; Bonaparte, 1986, 1990, 1992). Ser uno de los protagonistas iniciales del complejo conocimiento actual sobre el tema, con su carga de nuevas evidencias e interpretaciones, es un gran honor para JFB, aunque también sirva lamentablemente, para estimular críticas poco constructivas (Pascual *et al.*, 1999, 2000;

Pascual y Ortíz Jaureguizar, 2007; Martin, 1997; Rougier *et al.*, 2009, 2011; Kielan-Jaworska *et al.*, 2004).

En la actualidad, el conocimiento de los mamíferos cretácicos de Gondwana es variado y complejo al punto que da lugar a interpretaciones de gran complejidad evolutiva y biogeográfica, gracias a los descubrimientos recientes efectuados en América del Sur (Pascual *et al.*, 2007; Rougier *et al.*, 2009, 2011); en Australia (Rich *et al.*, 1999, 2001), Madagascar (Krause *et al.*; 1997) y África (Sigogneau-Russell, 1991).

A partir del hallazgo de un molar de mamífero hecho en la Formación Los Alamitos en Febrero de 1983, hemos incrementado paulatinamente el material disponible de este importante grupo de tetrápodos. En la actualidad y procedentes de esa localidad, se cuenta con unas 150 piezas dentarias, algunos fragmentos de mandíbulas con o sin dientes, un par de fragmentos de maxilares con molares, y cierta cantidad de material postcraneano fragmentario, aún no evaluado.

Se han reconocido 14 especies de mamíferos que en su totalidad corresponden a especies no-tribosfénicas, lo cual revela la excepcional originalidad taxonómica de esta asociación mamaliana del Cretácico Tardío del norte de la Patagonia. Todos ellos proceden de pelitas verdosas de la sección media de la Formación Los Alamitos (Franchi y Sepúlveda, 1983; Andreis, 1987), en el faldeo sudoeste del Cerro Cuadrado, Estancia Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, provincia de Río Negro, Argentina. Su carácter radicalmente disímil de la totalidad de las asociaciones de mamíferos cretácicos de Laurasia plantea una variada problemática interpretativa que involucra aspectos del mayor interés evolutivo y paleobiogeográfico.

Entre los primeros se destaca el haber reconocido que la evolución de los mamíferos no-tribosfénicos en nuestro continente (y presumiblemente en otros continentes gondwánicos) alcanzó niveles muy derivados, sin antecedentes en el registro de los mamíferos

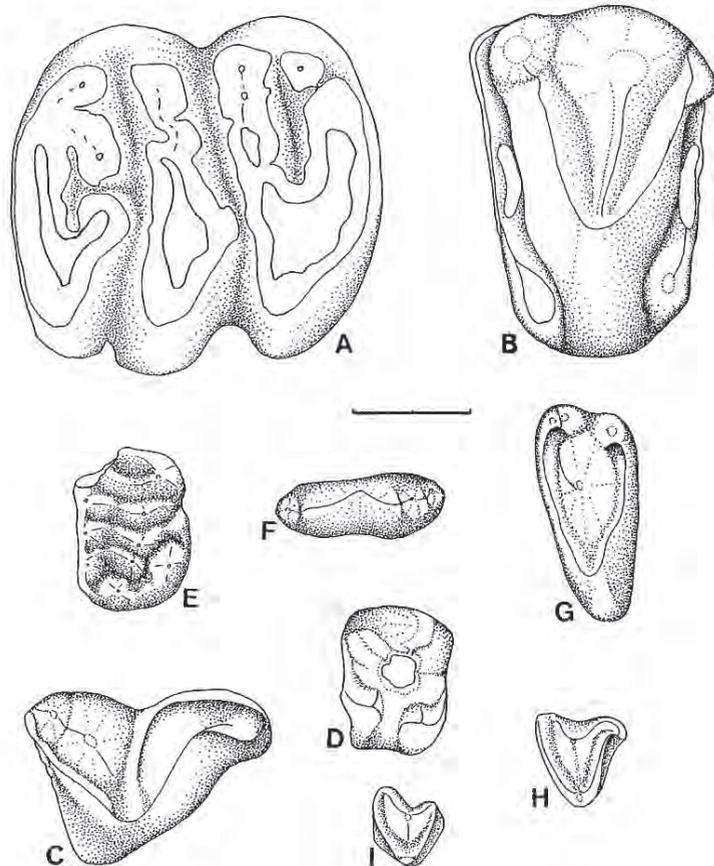


Fig. 14-5. Los más frecuentes tipos dentarios presentes en los mamíferos de la Formación Los Alamitos: A, *Gondwanatherium*; B, *Mesungulatum*; C, *Quirogatherium*; D, *Reigitherium*; E, *Ferugliotherium*; F, *Austroriconodon*; G, *Groebertherium*; H, *Brandonia*; e I, *Casamiquelia*.

cretácicos de Laurasia. La total ausencia de mamíferos tribosfénicos en Los Alamitos, Cerro Tortuga y La Colonia (Rougier *et al.*, 2009; Pascual y Ortiz Jaureguizar 2007), y en su lugar una variada asociación de especies con dentición no-tribosfénica muy especializadas, nos ha permitido reconocer que los mamíferos tribosfénicos (Metatheria-Eutheria), serían producto de la evolución operada en Laurasia durante el Cretácico, en tanto que los mamíferos no-tribosfénicos muy derivados de Los Alamitos (entre los que se cuentan supuestos ancestros de especies sudamericanas que superaron el límite Cretácico-Terciario, llegando hasta el Mioceno; Chimento *et al.*, 2012; Rougier *et al.*, 2012), serían el producto de la evolución

de los mamíferos en América del Sur y otros continentes de Gondwana. Los Monotremata de Australia entran en este cuadro interpretativo como el resultado de la evolución endémica, probablemente en Gondwana Oriental, de Dryolestoidea meridioléstidos (Bonaparte, 1994).

La importancia de este tema para el conocimiento global de la historia de los vertebrados terrestres es posiblemente uno de los más amplios y complejos de la biología del Mesozoico continental. Y, naturalmente, no es sólo de interés para los estudiantes de la evolución de los vertebrados del Hemisferio Sur, sino para todos los biólogos interesados en la evolución global de los vertebrados continentales.

Con respecto a la problemática biogeográfica, los mamíferos de Los Alamitos, todos ellos no-tribosfénicos, nos han permitido hipotetizar que su evolución y diferenciación (Bonaparte, 1986; Pascual y Ortíz Jaureguizar, 2007), sería el resultado de un aislamiento biogeográfico muy prolongado a nivel de supercontinente, que habría mantenido aisladas a las asociaciones mamalianas de Laurasia y Gondwana desde principios o mediados del Jurásico hasta un poco antes de la finalización del Cretácico. Laurasia en el Norte y Gondwana en el Sur, paleobiogeográficamente separadas durante la mayor parte del Jurásico y Cretácico por el Mar de Tethys, fueron enormes escenarios de evolución independiente de los vertebrados continentales a partir de antecesores comunes de posible distribución pangeica, antes que los supercontinentes se separaran.

Para el tratamiento sistemático de estos variados mamíferos de Los Alamitos y otras localidades del Cretácico Superior de Patagonia, he creído oportuno según ya lo manifesté, seguir la clasificación propuesta por McKenna y Bell, (1997) y modificaciones recientes propuestas por Rougier *et al.*, (2011).

Mamíferos de Los Alamitos - Campaniano

Es de hacer notar que la etapa evolutiva de los driolestoides de Los Alamitos nos demuestra que poseyeron una plasticidad adaptativa muy variada, opuesta a la tendencia más bien conservadora del morfotipo dentario de los mamíferos tribosfénicos cretácicos de Laurasia.

Parece indudable que la capacidad evolutiva de los driolestoides cretácicos de América del Sur no fue mayormente afectada por el dominio de los dinosaurios sauriscuicos y ornitiscuicos, argumento ocasional usado para explicar la poca variedad del plan dentario de los mamíferos tribosfénicos de Laurasia.

Entre 1986 y 2002 publiqué una diversi-

dad de nuevas especies cretácicas, géneros y familias, de Dryolestoidea registrados en Los Alamitos. Algunas de esas nuevas especies fueron objetadas por otros autores, especialmente por tratarse de taxones basados en molariformes superiores aislados y no en asociaciones de dientes superiores e inferiores. En la actualidad los taxones válidos conocidos de Los Alamitos, y de Cerro Tortuga (Rougier *et al.*, 2009), no son absolutamente ciertos, puesto que futuros hallazgos de materiales más completos, su estatus y diferenciación pueden ser alterados. A continuación se incluye un listado de todas las especies conocidas

Familia Dryolestidae Marsh 1879

Género *Groebertherium* Bonaparte 1986

Familia Leonardidae nov.

Género *Leonardus* Bonaparte 1990

Género *Cronopio* Roguier *et al.*, 2011

Familia Brandoniidae Bonaparte 1992

Género *Brandonia* Bonaparte 1990

Familia Mesungulatidae

Género *Mesungulatum* Bonaparte y Soria 1985

Paraungulatum Bonaparte 2002

Familia Reigitheriidae Bonaparte 1990

Género *Reigitherium* Bonaparte 1990

Familia Casamiqueliidae Bonaparte 2002

Género *Casamiquelia* Bonaparte 1990

Rougiertherium? Bonaparte 2002

Alamitherium? Bonaparte 2002

Familia incertae sedis "Barbereniidae" Bonaparte 1990

Género *Barberenia* Bonaparte 1990

Quirogatherium Bonaparte 1990

Familia Dryolestidae

Groebertherium stipanicici Bonaparte 1986.

Esta especie de mamíferos es la que más frecuentemente se ha documentado en Los Alamitos y Cerro Tortuga (Rougier *et al.*, 2009), conociéndose así más de 20 dientes superiores e inferiores.

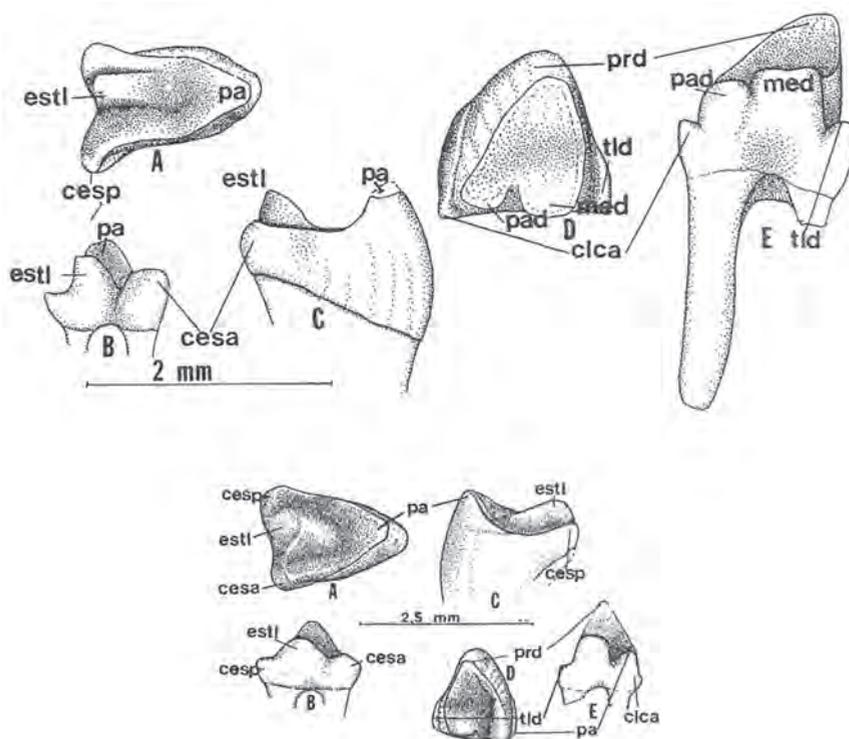


Fig. 14-6. *Groebertherium stipanicici*, Arriba a la izquierda molar superior holotipo en tres vistas; a la derecha, molar inferior mostrando la distribución de las raíces. Abajo, *Groebertherium novasi*, molares superior e inferior del diminuto mamífero en diversas vistas. Procedentes de la Formación Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, Provincia de Río Negro. Depositados en el MACN de Buenos Aires, Argentina.

descriptas dos especies de *Groebertherium*, *G. stipanicici* y *G. novasi*, esta última de talla notablemente mas pequeña. Según un trabajo reciente (Rougier *et al.*, 2008) el tipo de *G. stipanicici* se ha perdido y han propuesto que el tipo de *G. novasi* pase a ser el neotipo de *G. stipanicici* procedimiento que es erróneo ya que debería designarse un neotipo dentro del hipodigma de *Groebertherium stipanicici* y no como neotipo el material holotipo de otra especie.

El holotipo (MACN-RN 13) es un pequeño molar superior izquierdo, con un pronunciado parastilo en su sector anterobucal. Cerca del borde bucal y frente al ectoflexo (escotadura en el borde labial), se encuentra

el estilocono o más propiamente llamado el centrocono (Crompton, com. pers.), que es la cúspide mayor del sector bucal del diente. La mitad lingual de este molar es mesiodistalmente más breve que en su mitad bucal, culminando en una pronunciada cúspide lingual el paracono. Con frecuencia esta cúspide es la mayor cúspide de los molares superiores de *Groebertherium*, tanto en altura como en volumen.

El molar inferior de *Groebertherium*, reconocido tentativamente, es de contorno triangular en vista oclusal con uno de los vértices dirigido bucalmente, a la inversa del molar superior, que también es triangular pero que posee el vértice mayor orientado lingual-

mente. Los molares superiores e inferiores de *Groebertherium* presentan la condición de Theria, por poseer molares con triángulos reversos para lograr una más efectiva masticación. El molar inferior posee el protocónido (de posición bucal) y el metacónido (de posición lingual) dispuestos en el mismo plano

transversal, en tanto que el paracónido está ubicado más adelante en el borde lingual.

Detrás del trigónido formado por estas tres cúspides, y en un plano algo más bajo, se encuentra el talónido, pequeña plataforma en la que ocluye la paracrista del molar superior en máxima oclusión.

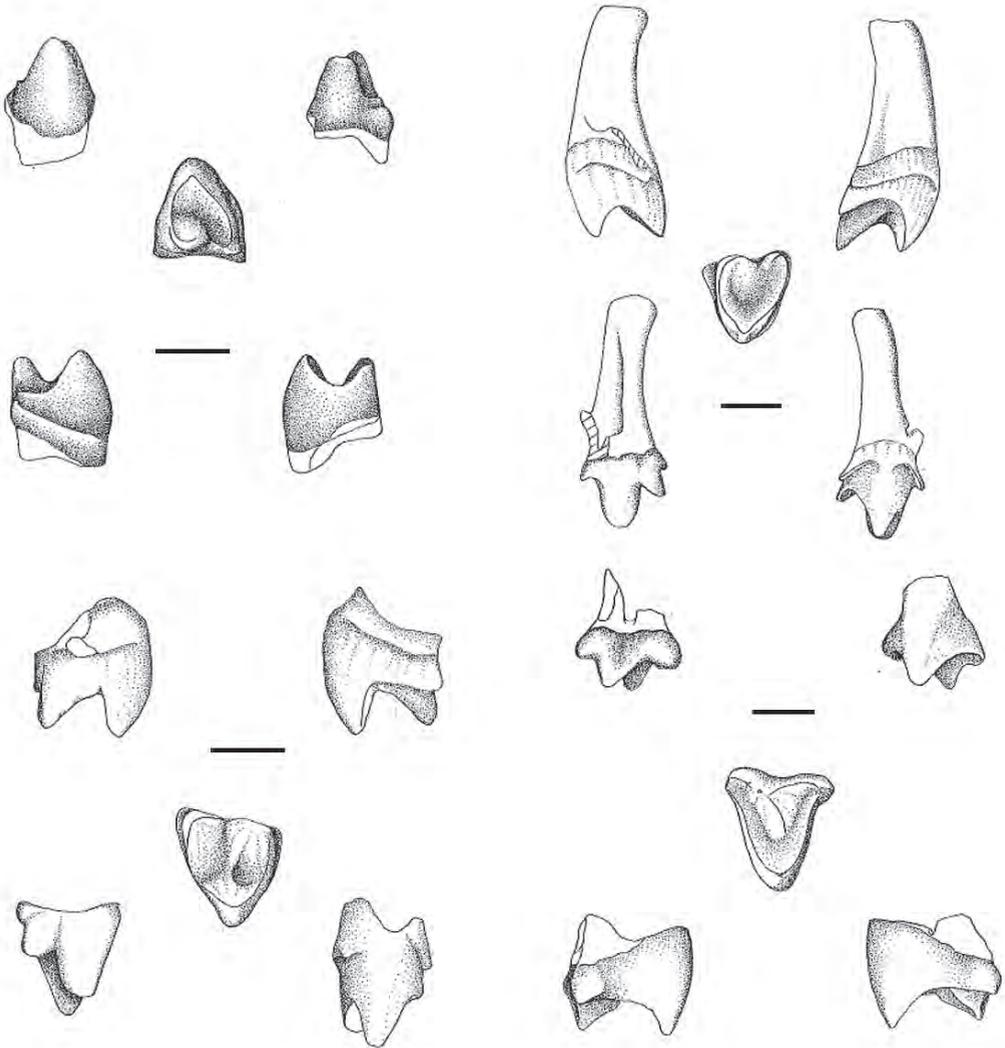


Fig. 14-7. *Groebertherium stipanicici*. Molares inferiores y superiores en diversas vistas. Procedentes de la Formación Los Alamitos. Depositados en el MACN.



Fig. 14-8. *Groebertherium stipanicici*, dos molares superiores en vista oclusal y anterior. Procedentes de la Formación Los Alamitos. Depositados en el MACN, Buenos Aires, Argentina. Largo buco-lingual 1,8 mm.

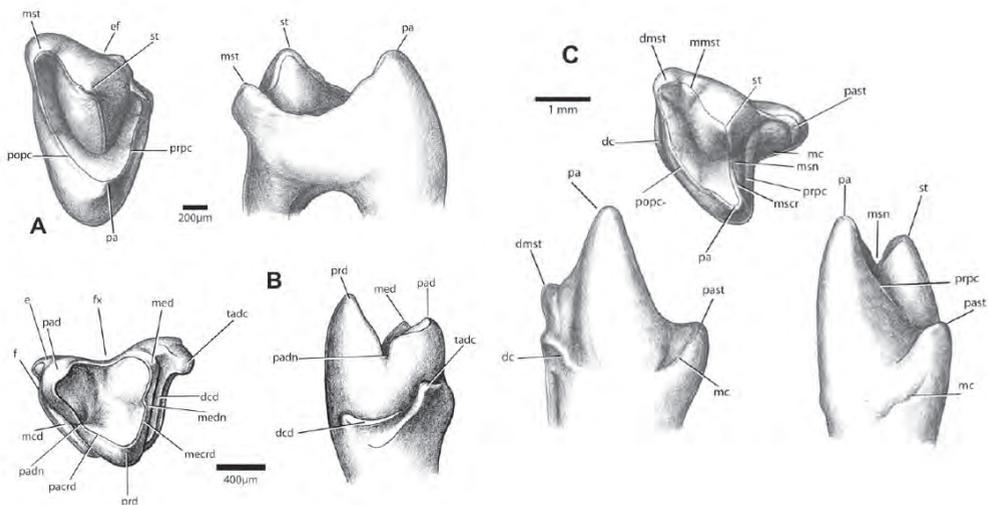


Fig. 14-9. A, *Groebertherium stipanicici*, molar superior derecho; B, ef. *Brandonia*, molar inferior izquierdo; C, *Barberenia allenensis*, molariforme superior derecho. Material procedente de la Formación Allen, Cerro Tortuga, al Oeste de Lamarque, Provincia de Río Negro. Material depositado en el Museo Municipal de Lamarque, Río Negro. (Tomado de Rougier *et al.* (2008)).

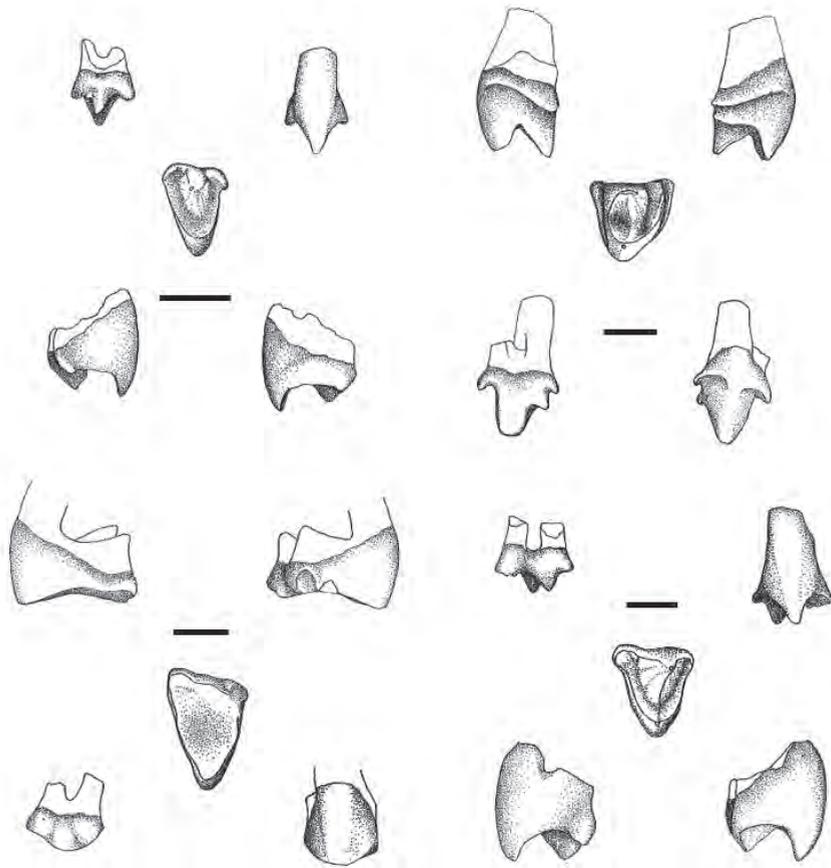


Fig. 14-10. *Groebertherium stipanicici*. Cuatro molares superiores. Este mamífero es el más frecuentemente registrado en la Formación Los Alamitos. Depositados en el MACN.

Familia Leonardidae nov.

Leonardus cuspidatus Bonaparte 1990.

De los diversos mamíferos de Los Alamitos esta especie es la mejor representada, ya que se dispone de un fragmento de maxilar con cuatro molares completos y en su posición original, lo cual ha permitido realizar una reconstrucción tentativa del cráneo. Asimismo se poseen diversos molariformes aislados, recientemente publicados por Chornogubsky (2011).

Originalmente se interpretó (Bonaparte, 1990) que *Leonardus* era un género probable-

mente correspondiente a la antigua familia Dryolestidae. Los representantes de este grupo fueron registrados a partir del Jurásico Superior, mayormente de América del Norte y Europa, y luego se extinguieron en Laurasia a principios del Cretácico. Actualmente interpretamos que *Leonardus*, el género dedicado al eximio paleoicnólogo italiano-brasileño Dr. Giuseppe Leonardi, tiene suficientes caracteres derivados en su morfología craneana y dentaria como para representar a una familia distinta y más derivada que Dryolestidae. Esta interpretación resulta del conocimiento craneo-dental de *Cronopio*

dentiacutus, que también asignamos a esta familia, especie recientemente publicada por Rougier *et al.* (2011), de mayor antigüedad que *Leonardus*. En consecuencia, la familia Leonardidae sería la de más extenso biocrón entre los Meridolestida, eventualmente con unos 20 millones de años en nuestro registro paleontológico. Proponemos aquí la familia Leonardidae caracterizada por cráneos grá-

ciles con hocico extenso comparables al tipo zalambdaléstido de Laurasia, con 3 o 4 molariformes mesiodistalmente muy breves, relativamente extensos bucolingualmente, y desprovistos de un evidente parastilo. *Cronopio dentiacutus* (Rougier *et al.*, 2011) es un integrante de esta familia provista de hocicos alargados, pero con diferencias en el número de molariformes. Supuestamente, el

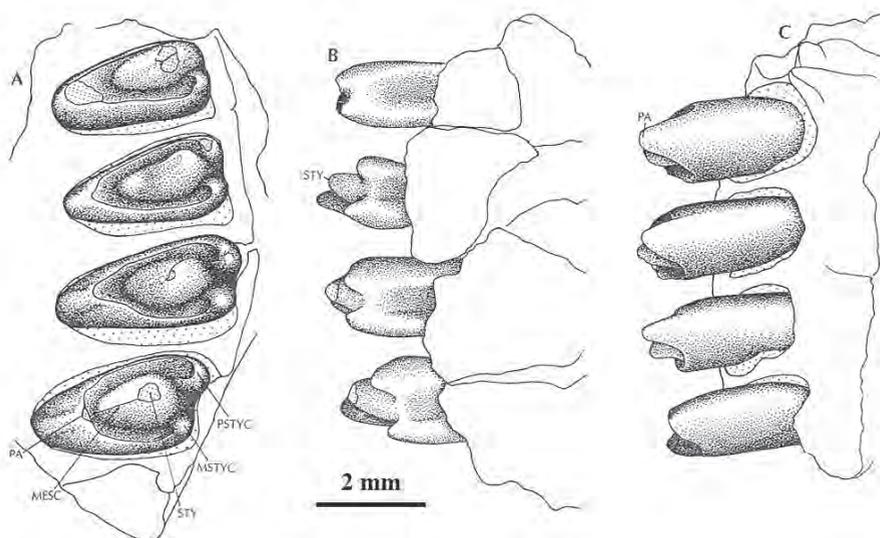


Fig. 14-11. *Leonardus cuspidatus*, material tipo procedente de la Formación Los Alamos, zona de Arroyo Verde, Provincia de Río Negro. Fragmento de maxilar con cuatro molariformes completos en vistas oclusal, lateral y medial. Depositado en el MACN, Buenos Aires, Argentina.

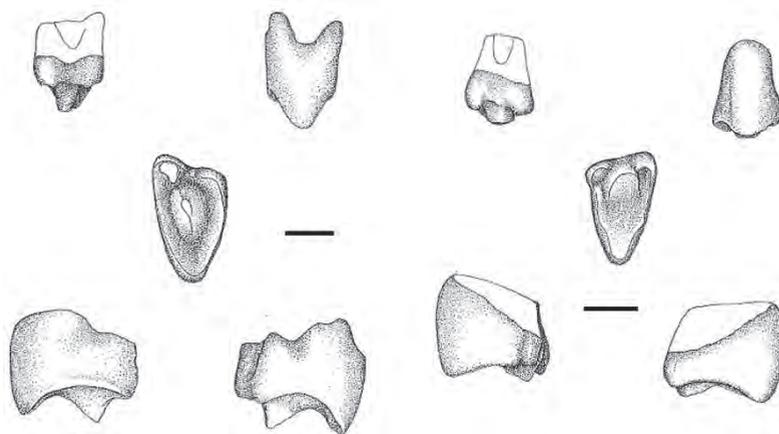


Fig. 14-12. *Leonardus cuspidatus*. Dos molares superiores en diversas vistas. Procedente de la Formación Los Alamos, zona de Arroyo Verde, provincia de Río Negro. Depositados en el MACN.

último premolar de *Leonardus* está bien molarizado, situación diferente a *Cronopio* en el que el último premolar superior es extenso mesiodistalmente (Rougier *et al.*, 2011).

Los cuatro molariformes de *Leonardus* muestran un tenue cambio morfológico entre el más anterior y el más posterior. El molar más anterior, que puede corresponder al último premolar, es mesiodistalmente más grueso que el molar 3, y posee el centrocono aislado en el centro del "trígono" (triángulo formado por el paracono, metastilo y parastilo), desconectado tanto de la paracrista como de la metacrista. En cambio en el molar 3 el centrocono está desplazado hacia atrás y se conecta ampliamente con la metacrista.

Recientes estudios, (Chornogubsky, 2011) nos han demostrado que el maxilar holotipo de *Leonardus cuspidatus* es en verdad del lado derecho y no del izquierdo como lo interpreté en la descripción original (Bonaparte, 1990). No obstante, la interpretación que



Fig. 14-13. *Leonardus cuspidatus*. Fragmento del maxilar holotipo con cuatro molares en vista oclusal. Formación Los Alamitos.

se trataría de una especie de hocico alargado, tipo zalambdaléstido, ha sido aceptada por esa autora y Rougier *et al.* (2009).

En el borde bucal de los molares se observa que el ectoflexo, poco manifiesto en el molar 2, se reduce hacia los molares posteriores, al punto que en el molar 3 es muy reducido. Los molares están bien separados entre sí y son transversalmente extensos. El borde bucal de los cuatro molares no tiene una disposición recta, alineados, sino que forman una línea curva, convexa bucalmente, que sugiere características especiales entre ambas filas de molares, como la formación de un amplio espacio del paladar que se reducía en amplitud hacia el sector anterior, tal vez para dar origen a un hocico angosto y eventualmente alargado, como ocurre en *Cronopio*.

En el Cretácico Superior de Asia, especialmente Mongolia, se han registrado algunos grupos de mamíferos con estas características craneanas: hocico largo y angosto, y región palatina ancha entre ambas filas de molares. Los zalambdaléstidos del Cretácico Superior figuran entre los mejor representados de los mamíferos cretácicos que poseen este morfotipo craneano. Son ellos primitivos mamíferos Theria, eventualmente formas basales de los mamíferos placentarios (Wible *et al.*, 2004), que han evolucionado en el Hemisferio Norte, bien separados de las especies gondwánicas de Patagonia, incluso de *Leonardus*. Si nuestra interpretación respecto de la morfología craneana de *Leonardus*, más la evidencia de *Cronopio dentiacutus*, tendríamos todo un linaje de largo biocrón que muestra evolución convergente entre mamíferos de distinta filiación filogenética, que evolucionaron separadamente, y que más o menos sincrónicamente desarrollaron un tipo adaptativo comparable en relación a hábitos alimentarios semejantes.

Además del material holotipo de *Leonardus* se dispone de unos pocos molares superiores e inferiores y de un fragmento de mandíbula con dos molares incompletos, lo cual sugiere que se trataría de una especie relativamente abundante dentro de la

asociación de mamíferos registrada en Los Alamitos.

Familia Brandoniidae Bonaparte 1992

Brandonia intermedia Bonaparte 1990

El género tipo de esta familia es *Brandonia*, referido originalmente (Bonaparte 1990) con dudas a la familia Spalacotheriidae Marsh, 1887, y al orden Symmetrodonta Simpson, 1925, del Hemisferio Norte. Fue una asignación equivocada en los primeros

años de nuestros estudios de los mamíferos de Los Alamitos.

Una revisión posterior de los 3 molares superiores de *Brandonia*, con amplias comparaciones en colecciones del exterior, permitieron reconocer que se trata de un integrante de la superfamilia Dryolestoidea, y representando a una familia ad hoc: Brandoniidae del clado Meridiolestida.

La especie está representada por el holotipo (MACN-RN 164) y varios dientes superiores. A diferencia de las dos especies de *Groebertherium*, *Brandonia intermedia* posee sus molares superiores más largos mesiodistalmente que en sentido transversal, lo cual podría representar un carácter más primitivo que otros driolestóideos en los que sus molares son transversalmente más largos, tal como es el caso de *Leonardus*.

El centrocono está ubicado en el centro de la corona pero bien sobre el borde bucal, y unido al paracono por la cresta central, la que aún en molares muy desgastados como el MACN-RN 165 conserva su identidad. El parastilo está bien desarrollado en forma de una proyección anterior, y también el cíngulo anterior que converge al parastilo.

La validez de la familia Brandoniidae ofrece incertidumbres, pero para JFB el peso de los caracteres morfológicos señalados es



Fig. 14-14. *Brandonia intermedia*, material tipo procedente de la Formación Los Alamitos, provincia de Río Negro. Vista oclusal de un molar superior mostrando el característico parastilo.

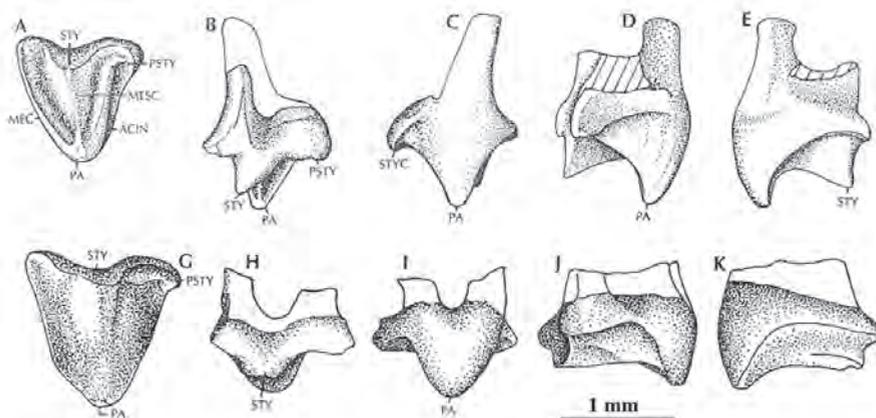


Fig. 14-15. *Brandonia intermedia*; Diversas vistas del molar superior tipo. Procedente de la Formación Los Alamitos. Depositado en el MACN.



Fig. 14-16. *Brandonia intermedia*, molar superior en tres vistas. Depositado en el MACN.

muy significativo. Creemos que *Brandonia* es un buen integrante del clado Meridiolestida, certeza que no tenemos con *Groebertherium*. Esperamos que futuros hallazgos nos brinden más alentadoras perspectivas interpretativas.

Materiales dentarios posiblemente referibles a *Brandonia* también se han registrado en Cerro Tortuga (Rougier *et al.*, 2009; Fig. 14-10 B).

Familia Mesungulátidae Bonaparte 1986.

Mesungulatum houssayi Bonaparte y Soria 1985.

El primer diente de mamífero encontrado en Los Alamitos, que al mismo tiempo fue el primer mamífero cretácico registrado en el Sur de América del Sur, fue estudiado preliminarmente y se lo asignó, erróneamente, al orden de mamíferos Condylarthra, registrados en el Cretácico Superior del Hemisferio Norte. No entendíamos aún que estábamos frente a evidencias absolutamente novedosas para el conocimiento de los mamíferos mesozoicos de América del Sur. El molar citado fue encontrado por uno de los jóvenes integrantes de la 7ª **Expedición Paleontológica a Patagonia** del año 1983, (financiada por la National Geographic Society), el Sr. Marcelo Rougier, hermano del ahora prestigioso paleontólogo de mamíferos mesozoicos Dr. Guillermo Rougier. El término *Mesungulatum* fue sugerido por el ilustre colega y amigo George G. Simpson, a los pocos meses de su hallazgo en 1983.

En 1986 publiqué una serie de otros molares superiores e inferiores de *Mesungulatum* e interpreté que este género representa una nueva familia de mamíferos Dryolestoideos, extinguidos en el Cretácico Inferior del Hemisferio Norte y que aquí, inesperadamente, comprobamos que sobrevivieron hasta fines del Cretácico y principios del Terciario, o sea unos 45 millones de años después de su aparente extinción en el Norte. Esta familia de muy derivados driolestoideos ha sido recientemente reevaluada a partir del estudio

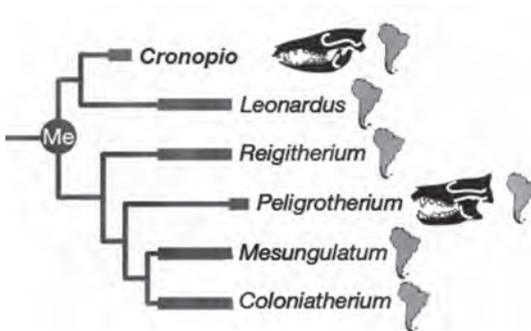


Fig. 14-17. Posibles relaciones filogenéticas entre los géneros de la superfamilia Mesungulatoidea según la interpretación de Rougier *et al.* (2011).

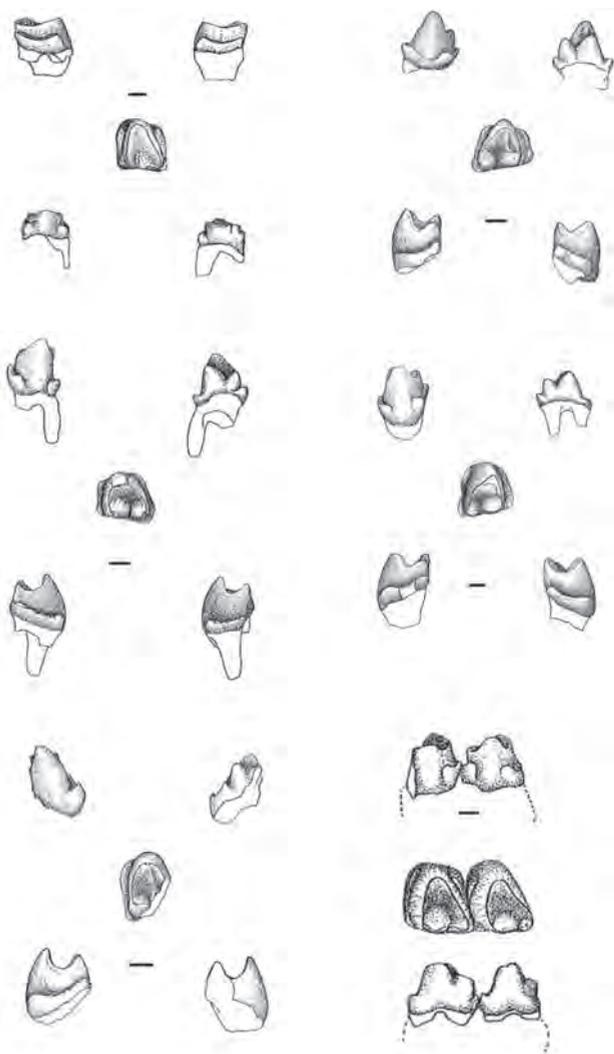


Fig. 14-18.
Mesungulatum
housayi. Seis
molares inferiores
en diversas
vistas. Formación
los Alamitos.
Depositados en el
MACN.

y comparación de materiales dentarios y craneanos procedentes de la Formación La Colonia (Rougier *et al.*, 2009), confirmando su carácter distintivo y endémico para América del Sur, con fuertes diferencias con los Theria del Hemisferio Norte.

Mesungulatum housayi era un mamífero relativamente grande comparado con los mamíferos cretácicos de Laurasia, y también sensiblemente mayor que el drioléstido *Groebertherium stipanicici*, descrito más arriba.

Los molares superiores poseen el centrocono grande sobre el borde bucal, bien desarrollado, unidos a las cúspides estilares del parastilo y metastilo. No posee ectoflexo en la cara bucal de sus molares, excepto en el último molar que posee un leve flexo. Curiosamente los molares superiores poseen amplios cíngulos anterior y posterior en toda la extensión buco-lingual de los bordes de esos molares. Estos cíngulos cumplían la misión de triturar los alimentos al ocluir con la mecrístida y paracrístida de los molares infe-

riores. Funcionalmente, estos molares son tan especializados como los molares tribosfénicos por cuanto cumplían la función de corte y trituración de los alimentos, pero por medio de estructuras dentarias diferentes.

Los molares inferiores de *Mesungulatum* son básicamente similares a los de *Groebertherium*, pero proporcionalmente más breves bucolingualmente y de tamaño sensiblemente mayor. Los molares de *Groebertherium* miden aproximadamente 1.5 mm. de largo mesiodistal, en tanto que los de *Mesungulatum* miden aproximadamente 4 mm en la misma dirección. En los molares inferiores el protocónido y el metacónido están en el mismo plano transversal, y el paracónido en una posición más anterior.

Como los superiores, los molares inferiores poseen un extenso cóngulo transversal en su caras mesial (anterior) y distal (posterior) para trituración de los alimentos como se indica más arriba.

Las únicas afinidades de la dentición de *Mesungulatum* las verificamos con otro género de Los Alamitos, *Paraungulatum* Bonaparte 2002, que también posee amplios cóngulos transversales, pero que muestra una distinta distribución y tamaño proporcional de las cúspides estilares. Los probables ancestros y formas relacionadas de *Mesungulatum* y de otros mamíferos de Los Alamitos probablemente se encuentren en capas más antiguas de América del Sur o de otros continentes de Gondwana, pero son desconocidos por ahora.

Mesungulatum lamarquensis Rougier *et al.*, 2009

Esta especie procede de la Formación Allen que se expone en Cerro Tortuga, a unos 60 Km. al sudoeste de Lamarque, Provincia de Río Negro. Está basada en un molar superior, el holotipo, y un molar inferior incompleto tentativamente asignado, depositados

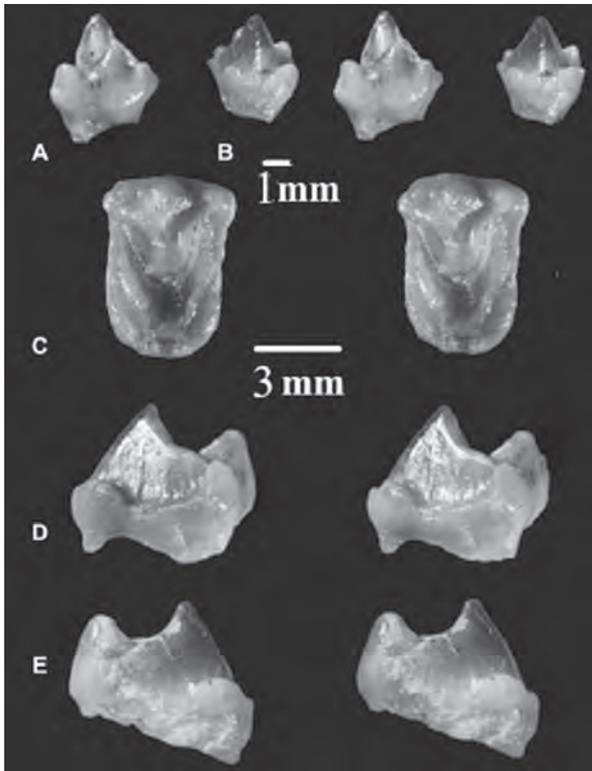


Fig. 14-19. *Mesungulatum lamarquensis*. Diferentes vistas del molar superior derecho, ejemplar tipo, de la Formación Allen, Provincia de Río Negro. Depositado en el Museo de Lamarque, Río Negro. (Tomado de Rougier *et al.*, (2009))

en las colecciones del Museo Municipal de la ciudad de Lamarque. Esta especie muestra significativas diferencias con *M. houssayi*, especialmente en la orientación más bucal del centrocono y en los cúngulos mesial y distal que son proporcionalmente más anchos. En la interminable diagnosis de esta especie de

Mesungulatum y en la detallada descripción del hipodigma, Rougier *et al.* (2009) analizan una diversidad de caracteres, muchos de ellos de especial valor taxonómico pero otros menos informativos, porque aún se desconocen las variaciones individuales y ontogenéticas de ambas especies de *Mesungulatum*.

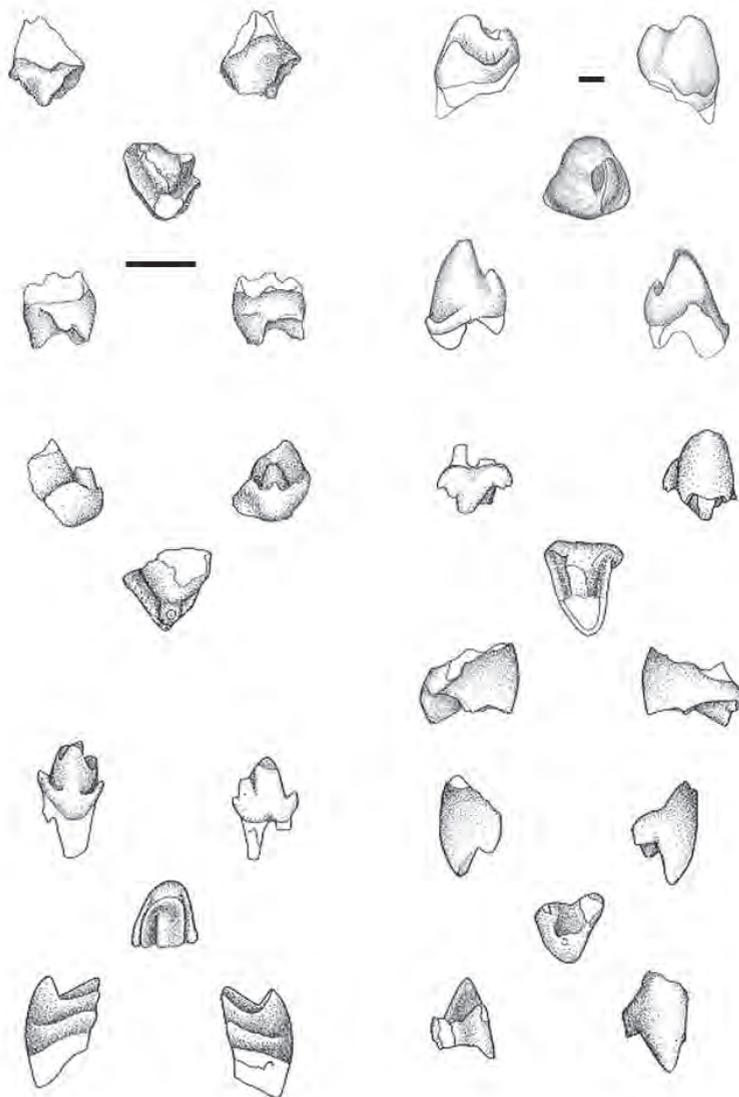


Fig. 14-20. Dryolestoidea indeterminados. Seis molariformes procedentes de la Formación Los Alamos, zona de Arroyo Verde, Provincia de Río Negro, Argentina. Depositados en las colecciones del MACN, Benos Aires

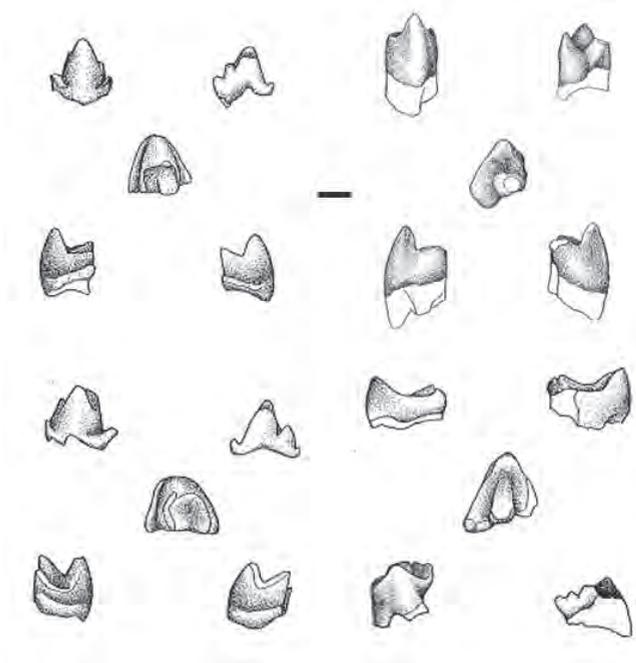


Fig. 14-21. Dryolestoidea indeterminados. Cuatro molariformes procedentes de la Formación Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, Provincia de Río Negro, Argentina. Depositados en las colecciones del MACN, Buenos Aires.

Coloniatherium cilinski Rougier *et al.*, 2009

Este género y especie de la familia Mesungulátidae fue dado a conocer por Rougier y colaboradores en 2009. Los numerosos e incompletos materiales en que está basada esta especie proceden de una muy rica localidad fosilífera ubicada en el norte de la Provincia de Chubut, en las cercanías de Bajada Moreno, específicamente en el Valle Mirasol Chico. Los materiales descriptos proceden de la Formación La Colonia (Ardolino y Franchi, 1996; Pascual, 2000) con una antigüedad Campaniano Tardío o Maastrichtiano, probablemente algo más reciente que la antigüedad de la localidad de Los Alamitos y Cerro Tortuga.

Coloniatherium es un mesungulátido de mayor tamaño que *Mesungulatum houssayi* y con algunas diferencias anatómicas que justifican su identidad: molares proporcionalmente más anchos, los cíngulos de los molares superiores e inferiores son más anchos y más elevados en la corona. La descripción de *Coloniatherium* esta basada en restos mandibulares y craneanos con la mayor parte de su dentición completa. Así tenemos la pri-

mera evidencia indicando que la dentición postcanina de un mesungulátido se componía de 3 premolares y 3 molares, tanto en el maxilar como en la mandíbula.

Además de los diagnósticos restos dentarios mandibulares y maxilares que permite su identificación dentro de los mesungulátidos, los autores de *Coloniatherium* dieron a conocer restos basicraneanos asignados a esta especie, denominados por los autores como petrosos, incluyendo diversos huesos incompletos como basiesfenoides, proótico, basioccipital, promontorio, cóclea, etc.

Estos materiales basicraneanos han ampliado significativamente las posibilidades de comparación del grado evolutivo de los Mesungulátidae con linajes mamalianos cretácicos de otras latitudes. La conclusión preliminar es que muestran una mezcla de caracteres primitivos y derivados que los diferencian netamente de otros linajes de mamíferos, apoyando la idea original basada en el conocimiento de su dentición. Esto sugiere que se trata de un clado con larga historia evolutiva desarrollada en América del Sur, o más probablemente en

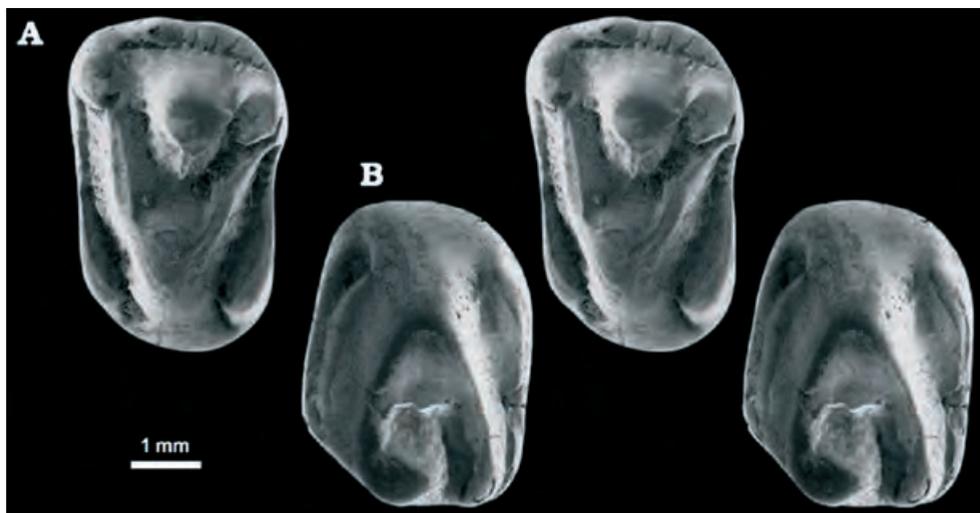


Fig. 14-22. *Coloniatherium cilinskii*. Vistas estereoscópica de A, molar superior, y B, molar inferior. (Tomado de Rougier *et al.*, (2009)). Depositado en el Museo Egidio Feruglio, Trelew, Provincia de Chubut, Argentina.

los continentes de Gondwana, aislado de la evolución mamaliana del mesozoico acaecida en Laurasia. Rougier *et al.* (2009) han señalado que los mesungulatoideos superaron la gran extinción Cretácico-Terciaria, sobreviviendo durante el Paleoceno Medio de Patagonia, representados por la especie *Peligrotherium tropicalis*.

Paraungulatum rectangularis Bonaparte 1992.

El único molar superior disponible de esta especie presenta suficientes caracteres diferentes y peculiares en su región oclusal como para reconocer que representa un nuevo taxón de la familia Mesungulatidae.

Además de la típica distribución del pa-

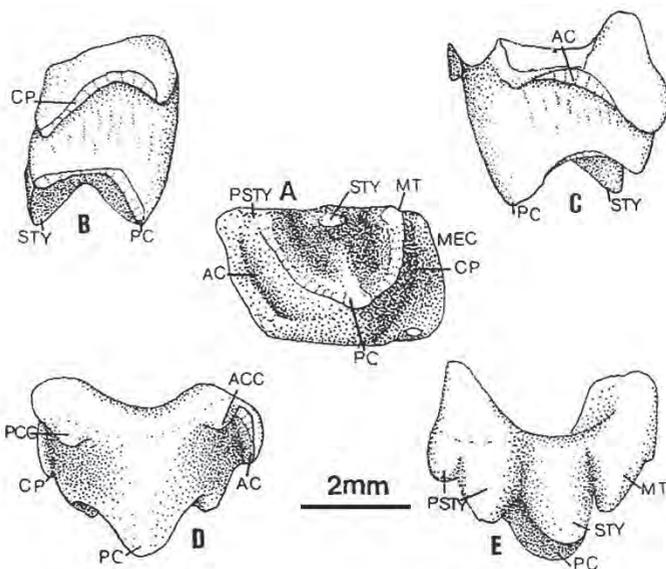


Fig. 14-23. *Paraungulatum rectangularis*, molar superior tipo en vistas oclusal, anterior, posterior, medial y lateral. Procedente de la Formación Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, provincia de Río Negro. Depositado en el MACN de Buenos Aires, Argentina.

racono y del centrocono de los mesungulátidos, *Paraungulatum* presenta diversas cúspides estilares y un pronunciado cíngulo anterior y posterior, que le confieren un formato rectangular a la corona, con notable desarrollo anteroposterior. Esto último sugiere una dieta herbívora más especializada que otros dryolestoides de Los Alamitos y de La Colonia.

Familia Reigitheriidae Bonaparte, 1990.

Esta familia de mamíferos cretácicos de Los Alamitos fue propuesta por Bonaparte (1990) para abarcar taxonómicamente a *Reigitherium buonodonta*, un mamífero Dryolestoidea meridioléstido, en esos años representado por un único molar superior. Años después un fragmento de mandíbula con pm4-m2 de la Formación La Colonia (Provincia de Chubut), fue descrito por Pascual *et al.*, (2000). Estos autores interpretaron, tras una detallada y extensa comparación, que *Reigitherium* no sería un Dryolestoidea como se propuso originalmente, sino un muy derivado Docodonta. No obstante, esa novedosa interpretación no ha sido aceptada por diversos autores, en particular Rougier *et al.*, (2003), quienes confirman la interpretación original que incluye a *Reigitherium* dentro de Dryolestoidea. Más aún, se mantiene aquí que el molar holotipo, es un molar superior (tal como se propuso originalmente) y no inferior como han sostenido Pascual *et al.* (2000).

En sus recientes trabajos, Rougier y colaboradores (2009) consideran que la familia Reigitheriidae podría ser parte de un clado mayor integrado asimismo por Mesungulatiidae y Peligrotheriidae. Consideramos que dicha propuesta debe ser considerada con cautela, debido a que el conocimiento sistemático y filogenético de estos especializados mamíferos de América del Sur está en su etapa inicial, con una buena dosis de incertidumbre por los hallazgos incompletos y relativamente escasos.

Reigitherium buonodonta Bonaparte 1990.

Esta especie muestra caracteres notablemente especializados en la corona, especialmente en la superficie de oclusión. Del original trígono compuesto por paracono, centrocono y las cúspides del metastilo sólo resta una cúspide central grande, cuyo volumen ocupa gran parte de la corona y que bien parece corresponder al paracono. En el borde bucal se presenta una pequeña cúspide que puede corresponder al parastilo. El carácter más notable de esta especie es que los dos cíngulos, anterior y posterior, que recorren toda la extensión mesial (anterior) y distal (posterior) de la corona, se han incorporado a la superficie de oclusión.

La corona de *Reigitherium* ha desarrollado fuertes modificaciones, probablemente hacia un régimen omnívoro, formando un modelo de oclusión frontal, en el cual toda la superficie de masticación coronaria ocluye con dos dientes superiores.

Reigitherium se lo conoce en la localidad

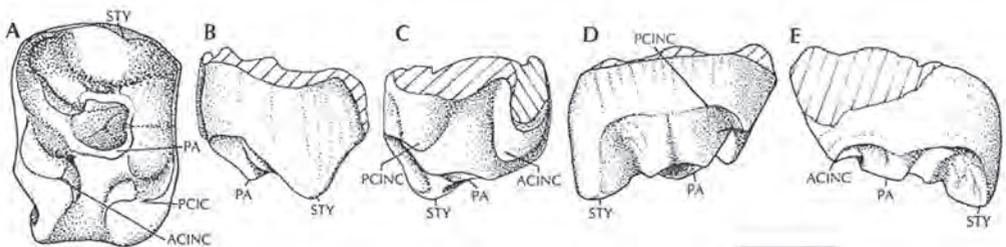


Fig. 14-24. *Reigitherium buonodonta*, Molar tipo en vistas oclusal, lateral, lingual, anterior y posterior, procedente de la Formación Los Alamitos, provincia de Río Negro. Depositado en el MACN, Buenos Aires, Argentina.

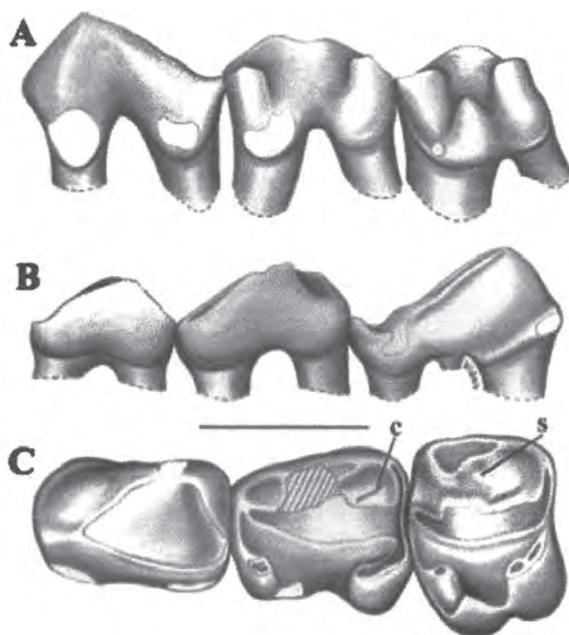


Fig.15-25. *Reigitherium bunodontum*. Dientes mandibulares procedentes de La Colonia. A, Vista bucal de p4-m2 del lado derecho; B, vista lingual de los mismos; C, vista oclusal de los mismos dientes mandibulares (Tomado de Pascual *et al.*, 2000). Material depositado en las colecciones del Museo Provincial Egidio Feruglio, Trelew, Provincia de Chubut.

fosilífera de Los Alamitos, sólo por el diente holotipo (MACN-RN 173) lo que sugiere que no sería una especie muy abundante en la asociación registrada en esa localidad. Material más informativo, compuesto por restos mandibulares y dientes, fueron descubiertos en La Colonia (Chubut) y estudiados por Pascual *et al.*, (2000). Las relaciones filogenéticas de *R. bunodonta* difíciles de interpretar por su condición muy derivada, que incluye ambos cúngulos anterior y posterior participando de la superficie de oclusión, y la virtual desaparición del centrocono y cúspides estilares. No obstante, la presencia de este enigmático taxón de Meridiolestida (Rougier *et al.*, 2011) sirve para alertarnos que estamos frente a novedades evolutivas mammalianas del mayor interés paleontológico.

Familia "Barbereniidae" Bonaparte 1990.

Bonaparte en 1990 propuso reconocer la familia Barbereniidae para incluir en ella a los géneros *Barberenia* y *Quirogatherium*, re-

presentados por diversos molariformes en el primer género, y solo por uno, de mayor tamaño, en el segundo. Diversas evidencias nos sugieren que los citados géneros serían parte de la Superfamilia Mesungulatoidea. Si bien la diferencia de estos molariformes con el resto de los materiales de mamíferos de Los Alamitos es muy grande, se ha demostrado que en diversos driolestidos de América del Norte y Europa el premolar 3, deciduo (de leche) es muy diferente al resto de los molariformes, y que se asemeja, a grandes rasgos, a los molariformes en que basamos los dos géneros de Barbereniidae: *Barberenia* y *Quirogatherium*.

Martin (1997, 1999) describió e ilustró algunos premolares "de leche" de Dryolestidae de Laurasia en los que observó, básicamente, el mismo plan dentario de los molariformes en que están basados los dos géneros citados más arriba. Aún cuando existen apreciables diferencias de detalle entre unos y otros, no es improbable que *Barberenia* y *Quirogatherium* estén basados en premolares "de leche" de algún otro género, como podrían ser *Groebertherium*

para el caso de *Barberenia* y algún mesungulatoideo desconocido para el caso de *Quirogatherium*.

No obstante, incluimos una breve descripción y figuras de esos molariformes taxonómicamente válidos, ya que hasta tanto se demuestre, o no, su sinonimia pueden servir de referencia para ilustrar la diversificación morfológica de los molariformes entre los Dryolestoidea.

La posible correspondencia de los “molares” de *Quirogatherium* y *Barberenia* al premolar superior 3 de leche tiene interesantes implicaciones evolutivas. El referido premolar “de leche” ha sido registrado, sin dudas, en especies del Jurásico Superior, en tanto que los supuestos premolares de leche de Los Alamitos proceden del Cretácico Superior, o sea de unos 60 millones de años más recientes. Si ese fenómeno de reemplazo, con el premolar de leche más grande y complejo que el premolar definitivo se ha mantenido casi invariable durante 60 millones de años, creo que se trataría de un caso único, no imposible por cierto, entre los mamíferos “terios”.

***Barberenia araujoae* Bonaparte 1990.**

Esta especie fue descrita basada en el molariforme superior holotipo, MACN-

RN 167, y otros tres molariformes superiores referidos a la misma especie.

Se trata de dientes bien preservados, eventualmente premolares “de leche” si atendemos a los estudios de Martin (1997, 1999). Poseen la corona alargada mesiodistalmente y angosta en sentido buco lingual. El lado bucal es largo, con un extendido ectoflexo, y el centrocono (estilocono) se ubica en la mitad posterior de la corona. La cuenca posterior del trígono es amplia, en tanto que la cuenca anterior es más reducida. La depresión del parastilo es marcada y tiene una posición más dorsal que el resto de la superficie de oclusión. Si bien todos estos molariformes tienen caracteres básicos semejantes, se aprecian buenas diferencias de detalle que indicarían su pertenencia a más de un género o especie de Dryolestoidea.

Recientemente, Rougier *et al.* (2009) han registrado el género *Barberenia* para la Formación Allen, en Cerro Tortuga, provincia de Río Negro. Estos autores han considerado provisoriamente a *Barberenia* como un género válido, y sobre la base de un molariforme superior establecen la nueva especie *B. allenensis* (Fig. 14-10 C) que se distingue de *B. araujoae* por varios detalles anatómicos.



Fig. 14-26.
Barberenia araujoae. Molar superior en vista oclusal. Procedente de la Formación Los Alamitos, Cretácico Superior, Provincia de Río Negro. Colección paleontológica MACN.

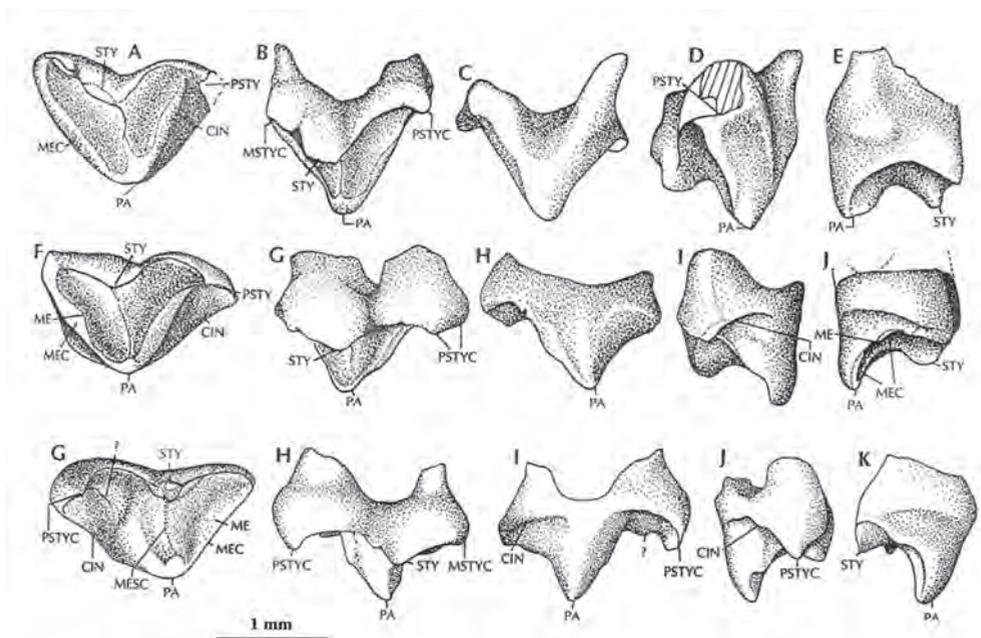


Fig. 14-27. *Barberenia araujoae*, Tres molares superiores en vistas oclusal, lateral, medial, anterior y posterior, procedentes de la Formación Los Alamitos. Depositados en el MACN de Buenos Aires, Argentina.

Quirogatherium major Bonaparte 1990.

Esta especie está basada en un molariforme superior derecho. El holotipo (MACN-RN 172) posee su corona completa, en tanto que sus raíces no se han preservado. Se trata de un diente relativamente grande, de 4 mm. de largo por 3 mm. de ancho. La cuenca posterior del trígono que en *Barberenia* es amplia, en *Quirogatherium* es muy angosta.

El paracono, centrocono, las cúspides del metastilo y parastilo son los elementos dominantes, muy desarrollados en la superfi-

cie de oclusión, incluso se encuentra bien marcado un plano de corte, con desgaste inclinado pósterolingualmente entre el centrocono, el metastilo y la metacrista. El desgaste citado hace dudar sobre la supuesta condición de "dientes de leche" inferida por Martin (1997, 1999) y Rougier *et al.* (2011).

Parece evidente que este molariforme corresponde a una especie de hábitos carnívoros o carroñeros por los caracteres señalados de la corona del único molariforme disponible.

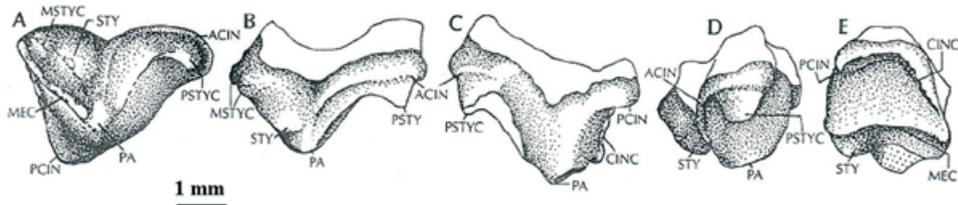


Fig. 14-28. *Quirogatherium major*, molar superior tipo en vistas oclusal, lateral, medial, anterior y posterior. Procedente de la Formación Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, Provincia de Río Negro.

**ORDEN MERIDIOLESTIDA?
FAMILIA? CASAMIQUELIIDAE
BONAPARTE 2002**



Orden MERIDIOLESTIDA?

Familia? Casamiqueliidae Bonaparte 2002.

Familia indet. -1

Familia indet. -2

En su versión original, Casamiqueliidae se trataba de una entidad taxonómica incierta, por la heterogeneidad morfológica de sus componentes. Esta entidad seguramente será redefinida y eventualmente desdoblada en dos o tres grupos familiares. Las dudas surgen por el muy limitado conocimiento de los géneros que la integran, generalmente con escasa información denta-

ria y la falta absoluta de alguna pieza ósea asociada. No obstante esa parcial información de dientes aislados tiene un contenido paleontológico no bien definido por ahora pero que no puede ser ignorado. Este concepto tal vez sea aplicable a diversos taxa mamalianos cretácicos de Patagonia en esta etapa inicial del conocimiento de los mamíferos Meridiolestida (Rougier *et al.*, 2011).

Cuando se definió la familia Casamiqueliidae (Bonaparte, 2002) se reconocieron los siguientes caracteres derivados: a) cuenca mesial del trigono reducida en grado variable desde el lado labial hacia el lado lingual;

b) desplazamiento dorsal del sector labial de la paracrista; y c) ausencia de cúspides en el parastilo como consecuencia del carácter indicado en "a".

En ese escenario de caracteres derivados fueron referidos los géneros *Casamiquelia*, *Rougietherium* y *Alamitherium* (Bonaparte, 1990, 2002), con la persistencia de dudas,

sobre el alcance diagnóstico de los caracteres usados para definir la familia. Las dudas también alcanzan niveles suprafamiliares. Es posible que algunos géneros de Casamiqueliidae no sean dryolestoideos sino de algún orden aún desconocido del que solo tenemos indicaciones muy inciertas. En la actualidad considero que esta fami-

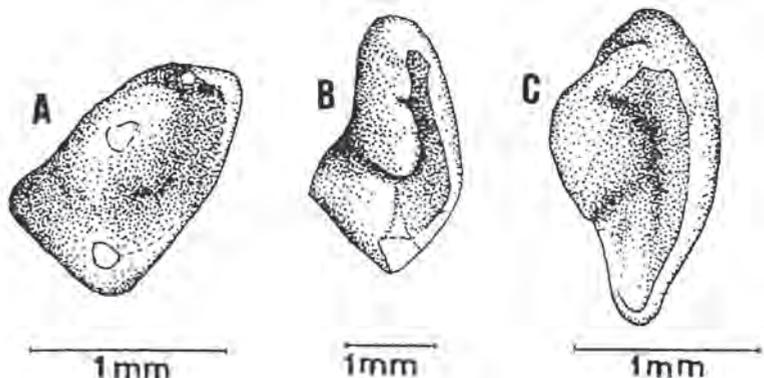


Fig. 15-1 Vista comparativa de la región oclusal de *Casamiquelia*, *Rougietherium* y *Alamitherium*, mostrando las claras diferencias que sugieren su pertenencia a familias disitntas. Material depositado en el MACN de Buenos Aires, Argentina.

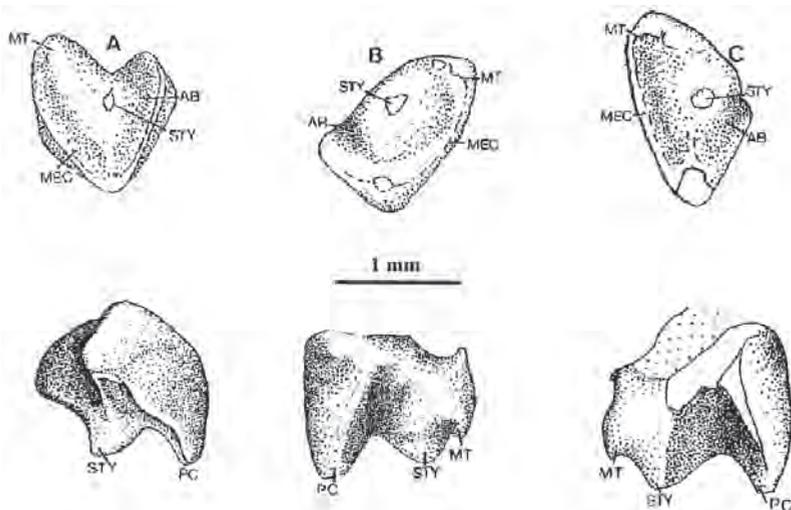


Fig. 15-2 *Casamiquelia rionegrina*. Diversidad morfológica de los molares superiores atribuidos a esta especie. Procedentes de Formación Los Alamitos. Depositados en la Colección paleontológica del MACN.

lia estaría representada sólo por el género *Casamiquelia*, en tanto que *Rougietherium* y *Alamitherium* los refiero a familias indeterminadas. Más aún, los materiales referidos a *Casamiquelia* ofrecen dudas si representan a un único taxón o varios taxones todavía pobremente conocidos.

Casamiquelia rionegrina Bonaparte 1990.

El holotipo de esta especie es un molar superior derecho muy pequeño (MACN-RN 163), de sólo 1.2 mm. de largo mesiodistal, en el cual se aprecia claramente la etapa inicial de la reducción de la cuenca anterior del trigono y el desplazamiento dorsal del parastilo, caracteres que no se los observa en otros dientes referidos a driolestóideos de Los Alamitos o de otras latitudes patagónicas.

El molar holotipo es triangular, tan largo como ancho, provisto de un amplio centrocono (o estilocono) que no está unido a la paracrista o a la metacrista. Posee un pequeño cingulo posterior aproximadamente en la mitad de la cara distal de ese diente. La metacrista posee una serie de pequeños denticulos en su mitad bucal, pero no presenta metacono.

Otro molar superior de *Casamiquelia* (MACN-RN 1032), del lado izquierdo muestra los mismos caracteres generales que el holotipo, pero con mayor reducción de la cuenca anterior del trigono y la desaparición del parastilo. Ambos molares son de tamaño similar y tal vez correspondan a distintos lugares de la fila de molares, lo cual justificaría las leves diferencias que presentan.

A esta especie también asignamos el molar MACN-RN 1033, del lado derecho, con la corona completa pero con solo parte de las raíces. También es muy pequeño, 0.8 mm. de largo mesio distal y 1.3 mm. de largo buco lingual o sea que es transversalmente alargado. Muestra la ausencia de la mitad bucal de la cuenca anterior del trigono y que el centrocono está conectado al metastilo.

Rougier *et al.*, (2009), refirieron un molar superior de la Formación Allen, Cerro Tortuga, a *Groebertherium stipanicici*. Este molar presenta la cuenca anterior del trigono reducida, pero su paracrista no se proyecta dorsalmente como en *Casamiquelia*. La cita a este molar de *Groebertherium* sirve para enfatizar algunas afinidades entre ambos géneros que no hemos podido evaluar



Fig. 15-3 *Casamiquelia rionegrina*. Molar superior derecho holotipo en vista oclusal. Procedente de la Formación Los Alamitos. Colección paleontológica del MACN.

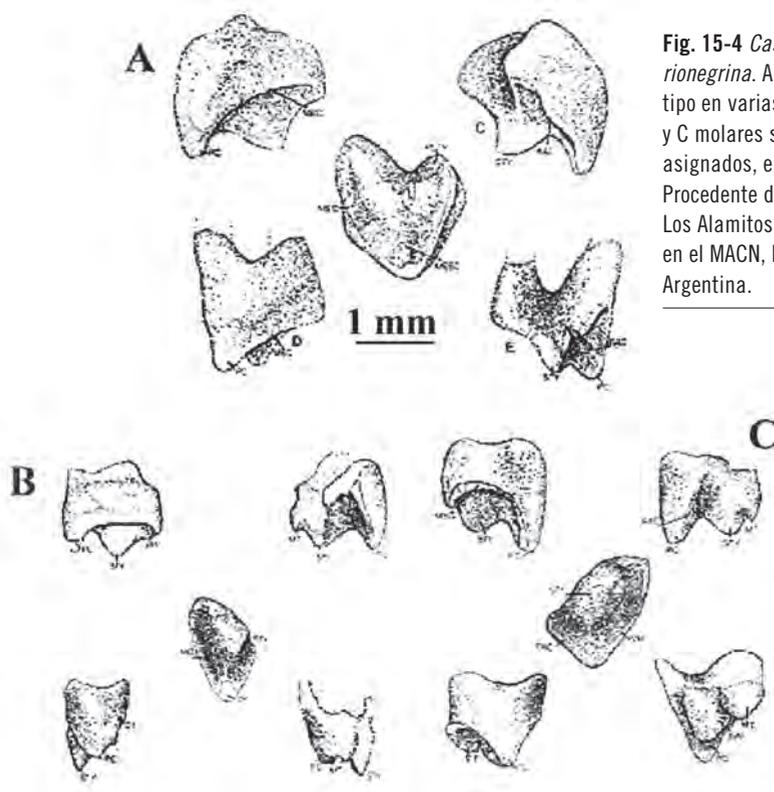


Fig. 15-4 *Casamiquelia rionegrina*. A, material tipo en varias vistas; B y C molares superiores asignados, en varias vistas. Procedente de la Formación Los Alamitos. Depositados en el MACN, Buenos Aires, Argentina.

y que plantean ciertos interrogantes. Es posible que ambos géneros están vinculados? Los holotipos elegidos para cada especie son solo posiciones distintas de un mismo o relacionado taxón?; y finalmente ¿*Groebertherium* y *Casamiquelia* pueden ser sinónimos?.

Familia indet.

Rougietherium tricuspis Bonaparte 2002.

El molar holotipo de esta especie fue originalmente referido con dudas al género de simetrodontes *Bondesius* (Bonaparte, 1990). Hallazgos y comparaciones posteriores nos demostraron que representa un nuevo género y especie de una Familia indeterminada, mostrando algunas afinidades con *Casamiquelia*, especialmente por la gran reducción de la cuenca anterior del trigono y

por la conexión entre el centrocono y las cúspides del metastilo. Pero también con diferencias que se citan más abajo.

Se trata de un molar derecho (MACN-RN 162), relativamente grande ya que mide 2.7 mm. de largo buco lingual. Sus cúspides están alineadas en un plano buco lingual: las dos cúspides del metastilo, el centrocono (o estilocono), y el paracono. La cuenca anterior del trigono está reducida bucalmente, pero en su sector lingual es amplia. La cuenca posterior del trigono ocupa todo el largo distal (posterior) del molar pero es muy angosta. La metacrista está bien marcada por una larga faceta de desgaste. El notable desarrollo del paracono y la estricta alineación de las cúspides no facilitan comparaciones con otras especies de Los Alamitos o áreas vecinas.

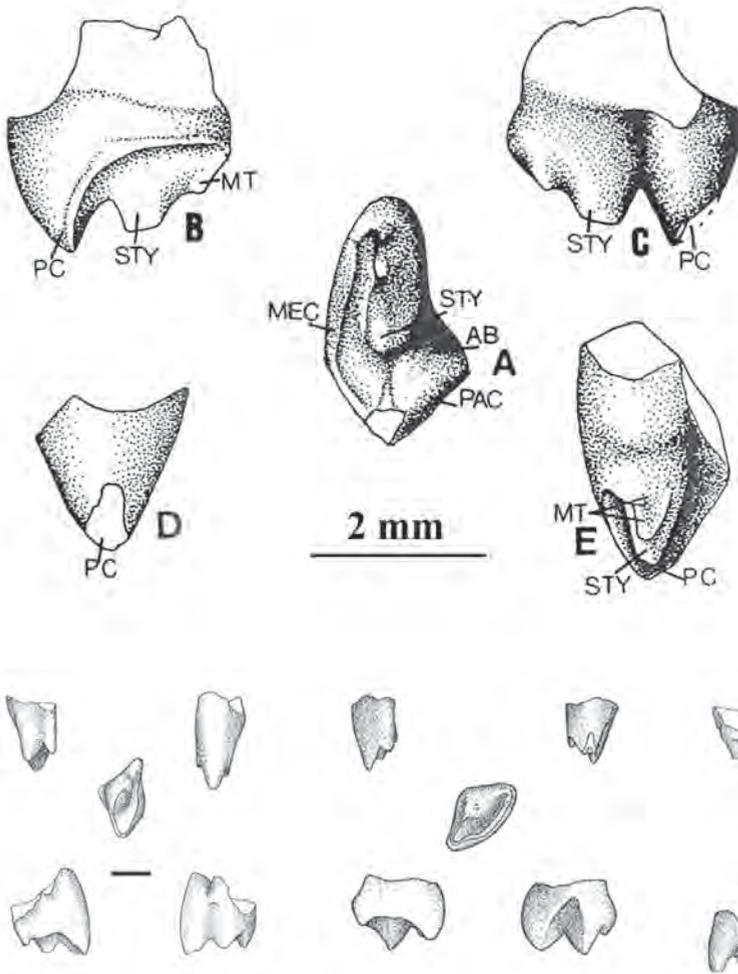


Fig. 15-5. *Rougietherium tricuspes*, molar tipo en diversas vistas, procedente de la Formación Los Alamitos, zona de Arroyo Verde, Provincia de Río Negro. Depositado en el MACN de Buenos Aires, Argentina.

Fig. 15-6. Casamiqueliidae indeterminados. Tres dientes maxilares en distintas vistas, que aún no han sido estudiados. Procedentes de Formación Los Alamitos, Provincia de Río Negro. Depositado en el MACN.

Familia indet.

Alamitherium bishopi Bonaparte 2002.

Esta especie está basada en sólo un molar superior, probablemente M3 derecho, con la corona completa (MACN-RN 1034). Es pequeño de 0.9 mm. de largo mesiodistal, y 1,8 mm. de largo bucolingual, siendo así transversalmente alargado. *Alamitherium* posee la cuenca anterior del trígono bien desarrollada. El centrocono está hipertrofiado,

forma parte del borde posterior (distal) del molar, y está unido a las dos cúspides del parastilo.

Por la notable extensión proporcional de la paracrista con fuerte desgaste, inferimos que *Alamitherium* sería un tipo adaptativo provisto de molares muy cortantes, eventualmente un tipo insectívoro muy voraz. La originalidad morfológica de este molari-forme hace suponer la existencia, en nuestro

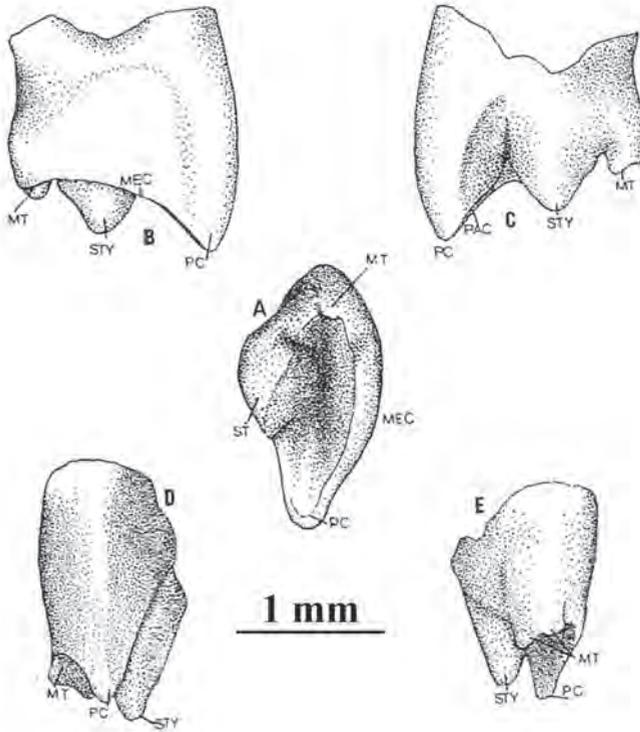


Fig. 15-7. *Alamitherium bishopi*, Molar holotipo en diversas vistas, procedente de la Formación Los Alamitos, Provincia de Río Negro. Depositado en el MACN.

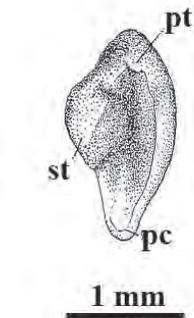
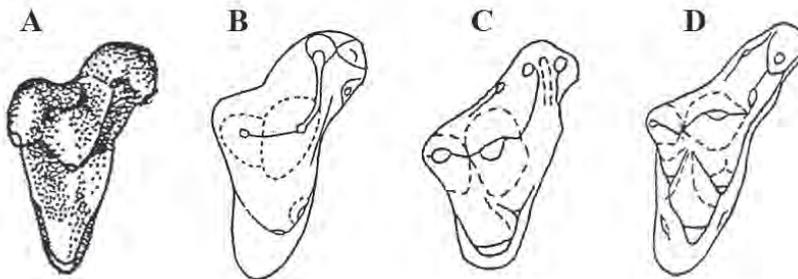


Figura 16-8. Arriba, el molar superior 3, holotipo de *Alamitherium bishopi* en la interpretación actual como del lado derecho. Abajo, diversos molares superiores M3 de Protoeutherios asiáticos para su comparación con *Alamitherium*. A, de *Ukhaatherium*, Cretácico Superior de Asia Occidental; B, *Prokennalestes* del Cretácico Inferior de Gobi; C, *Bobolestes*, Cretácico Inferior de Asia Occidental; D *Bulaklestes*, Cretácico Superior de Asia Occidental (modificado de Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004).



Cretácico Superior, de tipos adaptativos totalmente desconocidos en el resto de Gondwana.

Por la originalidad morfológica de este molar incurrimos en el error de referirlo al lado izquierdo de la serie postcanina (Bonaparte, 1992), cuando en realidad corresponde al lado derecho, según nos indican comparaciones más amplias efectuadas. Si lo analizamos como un elemento del lado derecho el parastilo no muestra reducción y la cuenca anterior del trigono está ampliamente desarrollada, en tanto que la cuenca posterior y el metastilo muestran una fuerte reducción, con el estilocono ampliamente proyectado distalmente. La comparación de este M3 con otras especies mamalianas del Cretácico de Patagonia muestra diferencias muy marcadas con los mesungulátidos como *Mesungulatum houssayi*, *Cronopio denticutus*, *Leonardus cuspidatus* de los que tenemos referencias

de sus últimos molares superiores, o buenas inferencias a partir de molares de las últimas posiciones. Con los restantes mamíferos del Cretácico Superior de Los Alamitos las diferencias son más evidentes. No obstante subsisten dudas con *Groebertherium stipanicici* del que no disponemos de los últimos molares superiores para compararlos.

Por otro lado, *Alamitherium* muestra notables semejanzas morfológicas con los géneros de protoeutherios de Rusia Occidental *Bobolestes* (Nessov 1985; Nessov *et al.*, 1994) y *Bulaklestes* (Nessov, 1985), entre otros. Las afinidades son muy significativas, pero merecen un estudio más detallado que el que surge de la simple comparación de las figuras publicadas. Mi opinión es que se trata de convergencias adaptativas del M3 entre los citados Asioryctitheria (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), y el posible Meridiolestida *Alamitherium*.

COMENTARIOS SOBRE LOS TEMAS
MÁS DESTACADOS QUE SE TRATAN
EN ESTE LIBRO



La diversidad de temas tratados en relación al origen y diversidad de formas premamalianas y de los primeros y más antiguos mamíferos, creo que bien merecen ser comentados más globalmente que lo realizado con cierta énfasis descriptiva a lo largo del libro.

TRIÁSICO

El inicio de esta larga historia biológica dio inicio a principios del Triásico, hace unos 240 millones de años, por supuesto no por “generación espontánea”, sino con una enorme carga de antecedentes detrás.



Fig. 16-1. Mandíbula de *Riograndia guaibaensis*, la especie de “ictidosaurios” más frecuente en la Formación Calurrita.

No obstante, la marea de transformaciones biológicas ocurridas a lo largo de los 45 millones de años que abarcó el período Triásico es de tal magnitud que distingue al mismo como uno de esos “momentos” excepcionales de la historia biológica de nuestro planeta que abrieron caminos totalmente novedosos para la evolución de los vertebrados, hasta el punto que el notable “dominio” actual de los mamíferos y aves se inició, con todo su potencial evolutivo en ese Período. ¿Por qué fue así?, no lo sabemos a ciencia cierta, pero lo sospechamos a grandes rasgos.

A fines del Pérmico, muy cerca temporalmente del límite Pérmico-Triásico, ocurrió una enorme y trágica extinción global (ver referencias en Benedetto, 2010), que exterminó más del 90% de las especies terrestres y marinas de vertebrados, plantas e invertebrados de esa época. La desolación biológi-

ca y ambiental que siguió al largo período de extinción fue de tal magnitud que debieron pasar varios millones de años para que se recuperaran ambientes favorables para la nueva proliferación biológica en todo el planeta. Esta conquista del medio fue realizada por una Biota diferente a la que existió en tiempos previos a la extinción. Este nuevo grupo estaba integrado por especies que surgieron de entre “los escombros” de la extinción, pero estimuladas por el logro de caracteres adaptativos novedosos, más derivados, que abrieron nuevos rumbos a la evolución de los distintos linajes de esa variadísima y novedosa Biota, que bien podríamos llamarla “Biota Triásica”. Tal vez la recuperación post-extinción estimuló el surgimiento de nuevos tipos adaptativos en toda la compleja integración de esa gran “Biota Triásica”. Y allí nos encontramos, desde principios del Triásico con los nota-

bles protomamíferos que comentamos en los capítulos iniciales.

Afortunadamente, el registro fósil de vertebrados y plantas continentales del Triásico de Argentina y Brasil es uno de los más completos e informativos a nivel mundial, y particularmente elocuente en cuanto a la historia triásica de los grupos involucrados en el origen de los mamíferos, como los cinodontes del clado Epicynodontia que se integra con galesáuridos, thrinaxodóntidos, cynognáthidos, probainognátidos, chiniquodóntidos, las especies gonfodontes y, finalmente, por los pequeños tritheledóntidos y brasilodóntidos, íntimamente ligados al origen de los más primitivos mamíferos.

Esta enorme riqueza de paleovertebrados fue inicialmente “descubierta” por el paleontólogo alemán Frederick von Huene por medio de sus trabajos en el sur de Brasil (Huene, 1935-1942) y por el paleontólogo del Museo de La Plata Dr. Ángel Cabrera (Cabrera, 1943) gracias a los hallazgos del

Dr. Joaquín Frenguelli, realizados en la provincia de San Juan.

Así es como hoy, después de numerosas expediciones paleontológicas extranjeras realizadas al Triásico de Brasil y Argentina, se desarrolló un fuerte interés local por los vertebrados triásicos continentales y se logró formar muy ricas colecciones tanto en Brasil (UFRGS y PUCPOA) y especialmente en Argentina (UNT-Fundación Miguel Lillo, Museo de la Universidad Nacional de San Juan, y en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de Buenos Aires). Estas colecciones nacionales se suman a las existentes en el Museo de Zoología Comparada de Harvard y en el Instituto de Geología de la Universidad de Tübingen en Alemania, conformando un excepcional cuerpo de evidencias de vertebrados continentales triásicos.

En esas colecciones se destacan y documentan dos trascendentes temas: el origen y temprana evolución de los Dinosauria, y



Fig. 16-2. Cráneo y mandíbula de *Clevosaurus brasiliensis*, un reptil esfenodonte que convivió con los “protomamíferos” del Triásico superior del Sur de Brasil.

el origen y surgimiento de los mamíferos, tema este último que nos ocupa varios capítulos del presente libro.

Uno de los resultados más destacados de la suma de las investigaciones sobre vertebrados de Argentina y Brasil es, en mi opinión, el reconocimiento definitivo del proceso evolutivo que culminó con el origen de uno de los grupos de mamíferos triásicos mejor conocidos: los Morganucodonta.

Este significativo logro ha surgido por hallazgos muy felices de fósiles excepcionales, estrechamente comprometidos con la historia previa a la diferenciación del nivel mamaliano, particularmente por los hallazgos y estudios de los cinodontes de la familia Brasilodontidae.

Recordemos que el fascinante tema del origen de los mamíferos tiene un largo historial entre los investigadores del Hemisferio Norte, quienes se esforzaron en reconocer detalles de la transición Cynodontia-Mammalia, pero sin logros definitivos por falta de un registro fósil suficientemente informativo. En tal sentido hemos sido muy afortunados por los hallazgos en el Triásico Superior del sur de Brasil que realizamos entre 1999 y 2005.

Otros mamíferos como el supuesto clado Haramiyida-Multituberculata, poseen muy dudosas evidencias sobre sus orígenes, evidentemente separados de los Morganucodonta-Kuehneotheridae. Recientes hallazgos en el jurásico de China (Zheng *et al.*, 2013; Zhou, *et al.*, 2013) contribuyen a conocer mejor su anatomía pero no sus relaciones filogenéticas. Sin embargo, los hallazgos sobre estas temáticas se siguen sucediendo y en poco tiempo más esperamos que surgirán conclusiones más duraderas.

JURÁSICO

Si bien las evidencias de paleo vertebrados del Triásico de Argentina y Brasil son realmente trascendentes, no ocurre lo mismo con el registro jurásico en estos países, al

menos por ahora. No obstante, esta región de Gondwana fue poblada por una fauna variada de arcosaurios y mamíferos de los que tenemos algunas buenas evidencias por la existencia de variadas huellas fósiles (icnitas), tanto de la Formación Botucatu del área de San Pablo, como de la Formación La Matilde de Santa Cruz, en las cercanías del Bosque Petrificado de Jaramillo. A este respecto, las notablemente nítidas y numerosas icnitas denominadas *Ameghinichnus patagonicus* sugieren la existencia de mamíferos multituberculados en Gondwana, según el análisis de su modo de desplazamiento, tanto caminando normalmente como a saltos.

Pero también disponemos de evidencias directas de mamíferos del Jurásico Medio o Superior de la Provincia del Chubut, según lo vimos en el capítulo 10. Si bien se trata de solo 3 especies representadas por material fragmentario poseen, dos de esas especies (*Asfaltomylos patagonicus* y *Henosferus molus*) información especialmente valiosa para comprender mejor el surgimiento de la condición tribosfénica en la compleja y larga historia evolutiva de los mamíferos Theria. Estos mamíferos tribosfénicos de Patagonia son, junto a hallazgos similares en antigüedad y morfología de Madagascar, la más antigua evidencia del desarrollo de esa notable condición dentaria.

En el Hemisferio Norte la tribosfenia se ha registrado mucho tiempo después, recién en el Cretácico Inferior (posiblemente en el Jurásico Medio; véase Luo *et al.*, 2011), lo cual ha generado dos hipótesis para interpretar el significado de estas evidencias:

A) Una que postula el surgimiento independiente de esa condición en Laurasia y en Gondwana, postulado por Luo, Cifelli y Kielan Jaworowska, (2001).

B) En tanto que Bonaparte (2011) supone que la tribosfenia se habría originado en Pangea y que tras la separación paleo-biogeográfica de Laurasia y Gondwana, aproximadamente en el Jurásico Medio, habría prosperado independientemente en ambos súpercontinentes.

CRETÁCICO

Creo que en la actualidad, después de haber realizado sólo estudios básicos de la mayoría de los mamíferos de Los Alamitos y otras localidades del Cretácico Superior de Patagonia, no estamos en condiciones de evaluar en amplitud la diversidad de conclusiones que puedan generar los mamíferos cretácicos de este continente. Los dientes aislados, en su gran mayoría, imponen prudencia y limitaciones a la hora de lograr conclusiones generales. No obstante, existe un buen margen para plantear diversas interpretaciones, algunas preliminares, otras más sólidas. Vale señalar que las interpretaciones más interesantes no surgen sólo del conocimiento de los mamíferos del Cretácico Superior de Patagonia, sino que también están avaladas o apoyadas en las evidencias del Norte de África, pacientemente trabajadas por el matrimonio Sigogneau-Russell en la década de 1990, y del Cretácico Inferior de Australia, por los notables descubrimientos de otro matrimonio, el de Rich-Vickers en época similar. Así vemos que:

1- Tal vez la primera y mayor conclusión

es que se ha demostrado que la evolución de los mamíferos, largamente documentada en el Mesozoico de Laurasia representa sólo una parte, tal vez la mitad, de la fascinante y variadísima evolución global de los mamíferos.

No dudamos que los Eutheria y los Metatheria sean productos de la evolución en Laurasia, en tanto que es probable que los Dryolestida produjeron una gran y novedosa radiación adaptativa en Gondwana, generando eventualmente a los Xenarthra y Monotremata. También los variados Multituberculata de Laurasia estaban en el Cretácico de Gondwana pero con tipos adaptativos distintos, entre ellos los Gondwanatheria ya documentados en Argentina, Madagascar, India, Antártida y Australia.

2- En el aspecto paleobiogeográfico, los mamíferos del Cretácico de América del Sur, y por extensión de Gondwana, parecen demostrar, junto a otras evidencias de vertebrados terrestres, la existencia de un aislamiento biogeográfico muy prolongado, con Laurasia. La extensión temporal del mismo debió ser tan extensa como para permitir el surgimiento de entidades taxonómicas como familias y subórdenes.



Fig. 16-3.
Búsqueda detallada de microvertebrados en la Formación Los Alamitos, 1983-1989.



Fig. 16-4. Una pequeña mandíbula de *Brasiliitherium* sp. en un block de areniscas finas de la Formación Caturrita.

3- En el aspecto paleoecológico una conclusión tentativa se refiere a que las comunidades de mamíferos cretácicos de América del Sur tendrían un sistema de interrelaciones ecológicas (comportamiento, competencia) bien diferente en detalles a lo que habría existido en Laurasia. O sea que el mundo de las fuertes diferencias en la composición de las asociaciones de mamíferos gondwánicos y laurásicos habría tenido también su manifestación en la ecología de ambas comunidades

4- Una conclusión de menor alcance pero no de menor significado evolutivo es la notable diversidad de los tipos de dentición desarrollados entre los mamíferos Dryolestida. Algunos de ellos con sistema de oclusión dentaria funcionalmente comparable o más efectiva aún que en los mamíferos tribosfénicos del Hemisferio Norte.

5- En relación a los driolestoideos de Los Alamitos *Barberenia* y *Quirogatherium*, algunos autores han considerado que el mate-

rial tipo de estos géneros no serían molares como lo propuse en su descripción original, sino que se trataría de premolares deciduos (de leche) de algunas de las especies basadas en verdaderos molares encontradas en el mismo yacimiento. La objeción está basada en que los driolestidos del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Laurasia muestran el citado premolar 3 con caracteres básicamente comparables a los dientes en que reconocí a los géneros *Barberenia* y *Quirogatherium*. Por ello esos autores (Martin, 1997; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) consideran que estos géneros de Los Alamitos serían inválidos. No obstante, si bien la objeción es interesante, no pasa de ser tentativa hasta tanto se demuestre que estos driolestoideos del Cretácico Superior de Sudamérica presentaban el mismo tipo de premolar 3 deciduo que aquellos del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Laurasia. Si fuera así, tendríamos que durante más de 60 millones de años se habría mantenido la

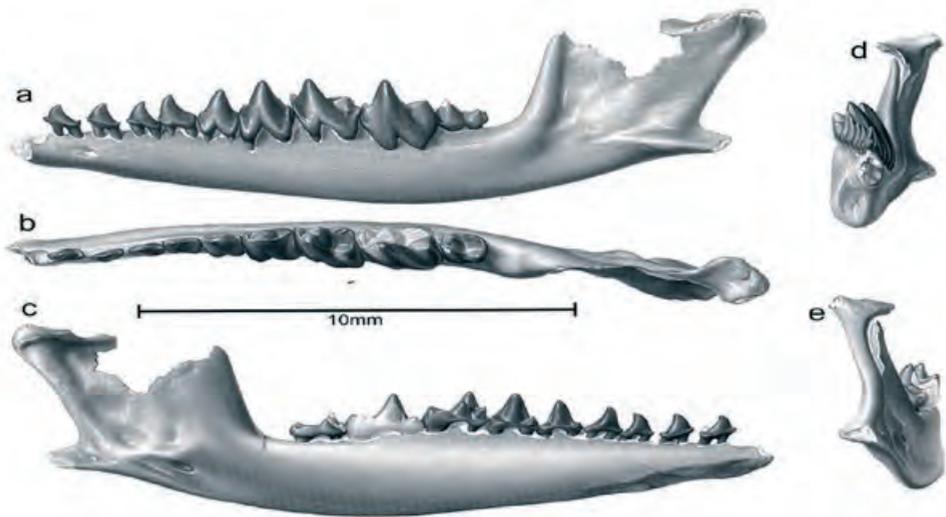


Fig. 16-5. *Bishops whitmorei*, la notable mandíbula inferior de un mamífero muy avanzado encontrado por el matrimonio Vickers-Rich en el Cretácico Inferior de Australia.

característica morfológica de un premolar 3 deciduo muy diferente al resto de los postcaninos, lo cual sería una excelente demostración de la longeva permanencia de un carácter propio de ese premolar deciduo de los Dryolestida.

6- Tanto los driolestoides como los gondwanaterios superaron la barrera del límite Cretácico-Terciario que extinguió a diversos grupos de vertebrados. Dos o más especies de mamíferos cretácicos de Los Alamitos habrían originado a los Peligrotheriidae y Sudamericidae que se han registrado en el Paleoceno Medio de Punta Peligro, Chubut (Bonaparte *et al.*, 1993; Gelfo y Pascual, 2001). De este modo vemos que la supervivencia de los mamíferos a la gran extinción del límite Cretácico-Terciario se verificó tanto en Laurasia como en Gondwana.

7- El panorama de los variados mamíferos del Cretácico Superior de Sudamérica y la presencia del mamífero *Vincelestes* en el Cretácico más inferior sugiere que ignoramos casi totalmente (por ahora), las asociaciones de mamíferos que habrían existido durante el largo espacio entre el tiempo de *Vincelestes* y el de los mamíferos de Los

Alamitos. Es probable que en ese amplio registro de mamíferos casi desconocidos se encuentren linajes vinculados o ancestrales a los variados Xenarthra del Cenozoico y reciente de América del Sur, con lo cual se habría paralelizado el fenómeno evolutivo de los mamíferos laurásicos que muestra la supervivencia y diversificación de ellos hasta las especies actuales. Recordemos que hallazgos recientes han permitido reconocer dos especies más antiguas, dentro del Cretácico Superior (Rougier *et al.*, 2011; Forasiepi *et al.*, 2012), que las de Los Alamitos y La Colonia.

Desde los primeros años de los descubrimientos y estudios de los mamíferos de Los Alamitos mucho se ha progresado en su conocimiento a partir del año 2000 hasta nuestros días (Bonaparte 2002, Pascual y Goin, 2001; Pascual *et al.*, 2000; Pascual y Ortíz Jaureguizar, 2007; Rougier *et al.*, 2003; Rougier *et al.*, 2008, 2009, 2012; Chornogusky, 2011; Gurovich y Beck, 2009), especialmente por el descubrimiento de otra localidad fosilífera aparentemente contemporánea (Rougier *et al.*, 2009), y otra algo más reciente en La Colonia, Provincia del



Fig. 16-6.
Búsqueda de
microfósiles en
la superficie
erosionada de la
Formación Los
Alamitos, Provincia
de Río Negro.

Chubut (Rougier *et al.*, 2002). Finalmente otra localidad con mamíferos más antiguos (cenomanianos) es la Buitrera, en la Provincia de Río Negro (Rougier *et al.*; 2011). Con esta suma de novedosa información, el conocimiento y las perspectivas de interpretaciones específicas y generales sobre aspectos composicionales, paleobiogeográficos y evolutivos de los mamíferos cretácicos de América del Sur y por extensión de Gondwana, van logrando paulatinamente más amplias referencias.

El concepto biogeográfico expresado por Bonaparte (1986) en el que se reconoce que

los driolestoideos fueron los componentes dominantes y más diversos de las faunas mamalianas del Cretácico Superior de Patagonia, parece estar bien demostrado (Rougier *et al.*, 2009; 2011).

Recientemente, fue comunicado el hallazgo de un cráneo completo de una nueva especie de Gondwanatheria, en el Cretácico Superior de Madagascar (Krause *et al.*, 2012). El nombre genérico propuesto para este nuevo material es *Vintana*, y según las primeras noticias, el cráneo muestra adaptaciones muy especiales que hacen dudar sobre sus afinidades sistemáticas.

LAS EXPLORACIONES

CAPÍTULO

17



El Dr. Osvaldo Reig en Ischigualasto, 1959.

En este breve relato sobre las expediciones paleontológicas organizadas por el autor, se trata de transmitir en parte la secuencia de placeres y vivencias que hemos tenido a lo largo de afanes paleontológicos, desde 1959, año en que me incorporé a la Universidad Nacional de Tucumán, hasta 2005 en que realicé mi último viaje de exploración al Triásico Superior del Estado de Río Grande do Sul, Brasil. Se trata en verdad, de una narración poco organizada, con altibajos en los relatos y, seguramente, con muchas lagunas, fenómeno coherente con mi ya avanzada edad.

La expedición paleontológica a Ischigualasto encabezada por Osvaldo Reig fue

motivada, esencialmente, por los notables éxitos de la expedición de la Universidad de Harvard realizada conjuntamente con el Museo Argentino de Ciencias Naturales, efectuada en 1958. La expedición Harvard-M.A.C.N. descubrió la notable riqueza de esta localidad, previamente visitada brevemente por el Dr. Joaquín Frenguelli del Museo de la Plata. Los pocos hallazgos de Frenguelli fueron comunicados por Cabrera (1943). Así, la expedición de Reig (1959), financiada por el CONICET., fue consecuencia de los éxitos extraordinarios de la expedición Harvard-M.A.C.N. El entusiasmo de Reig por coleccionar en Ischigualasto dejó de lado ciertas normas de convivencia



Fig. 17-1. El Profesor A. S. Romer de la universidad de Harvard en la cercanía de Mogote de Gualo, en 1964 cuando descubrió la región fosilífera de Los Chañares, Campo de Talampaya. Provincia de La Rioja.

entre colegas paleontólogos, lo cual generó alusiones poco felices de algunos colegas norteamericanos (Jensen, 2001).

La búsqueda de protomamíferos y mamíferos mesozoicos por la primera expedición de O. A. Reig, el autor y asociados, comenzó en 1959, en la localidad de Ischigualasto, en la que llamamos “La 1^{ra}. expedición de O. A. Reig al Triásico de San Juan-La Rioja”.

En ella se descubrieron magníficos ejemplares de cinodontes traversodóntidos y

chiquodóntidos, ambos ligados o formando parte del gran grupo ancestral a los mamíferos. Luego, los descubrimientos en la Formación Los Colorados, Triásico Superior de la Provincia de La Rioja nos demostraron que se trataba de una asociación de vertebrados comparable a la que en África del Sur incluye a los mamíferos *Megazostrodon rudnerae* Crompton, 1968, y a los “Ictidosauria” A y B de Broom, 1912, ahora conocidos como *Pachygenelus monus* Watson 1913, y *Tritheledon* Broom, 1912.



Fig. 17-2. Campamento de la primera expedición paleontológica a Ischigualasto, organizada por O. Reig, de la Universidad Nacional de Tucumán.

Después de 1959, se realizaron anualmente expediciones a distintas localidades triásicas de San Juan, La Rioja, San Luis y Mendoza. Estas expediciones realizadas entre 1960 y 1975 fueron financiadas por medio de subsidios del CONICET, el aporte logístico de la Fundación Miguel Lillo, de la Universidad Nacional de Tucumán (UNT), y la amplia colaboración de numerosos estudiantes que, junto al personal técnico, nos acompañaban en los viajes. Entre ellos, re-

cuerdo a R. Cei, E. Pantorilla, J. M. Chani y especialmente la notable colaboración del chofer de la Institución, T. H. Fasola.

En esos 15 años se realizaron notables descubrimientos de terápsidos, arcosaurios, y anfibios en las regiones citadas, materiales que engrosaron las colecciones de la Fundación-Instituto Lillo de la UNT.

En 1971 se encontraron dos cráneos de "ictidosaurios" en el faldeo oriental del Cerro Rajado, en la parte superior de la



Fig. 17-3. Expedición a Los Colorados, 1965. Participando M. Vince, T. H. Fasola, J. C. Leal y el autor.



Fig. 17-4. Campamento en la región de Los Chañares, área de Talampaya, de un viaje conjunto entre la Fundación-Instituto M. Lillo y la entonces Universidad Nacional de La Rioja año 1969.

Formación Los Colorados o eventualmente niveles algo más recientes, en un estado de conservación regular a malo. En un primer momento creímos que se trataba de mamíferos, pero su tamaño, 40 mm. de largo y los caracteres del paladar nos demostraron, una vez preparados, que correspondían a "ictidosaurios". Uno de ellos, el mejor preservado fue descrito y nominado *Chaliminia musteloides* Bonaparte 1980, y referido a la familia Tritheledontidae junto a *Diarthrognathus broomi* Crompton, de África del Sur.

De allí en adelante se intensificaron las búsquedas de mamíferos en la Formación Los Colorados hasta aproximadamente 1975, pero sin resultados, aún cuando además de una variada fauna de grandes prosaurópodos y tecodontes raurisúquidos se lograron restos de pequeños cocodrilos protosuquios, tecodontes esfenosúquidos

y unos pocos materiales de tritilodontes (Bonaparte, 1972).

A partir de 1975 decidimos derivar nuestros afanes exploratorios hacia formaciones continentales post-triásicas, especialmente para iniciar la búsqueda de evidencias que nos digan algo de la historia de los vertebrados continentales que sucedieron en el tiempo a las numerosas y bien representadas faunas triásicas de Argentina y Brasil.

Ello nos llevó a iniciar exploraciones paleontológicas en la llamada Cuenca Andina (Reyes y Salfity, 1975), lo que nos permitió descubrir un notable yacimiento en la localidad salteña de El Brete, en niveles de la Formación Lecho, (Bonaparte *et al.*, 1980). Durante varios meses de 1974, trabajamos con la participación de M. Vince, J. C. Leal, T. H. Fasola, J. E. Powell y diversos ayudantes ocasionales.

Allí realizamos cuidadosas excavaciones,



Fig. 17-5. Personal de la Fundación-Instituto Miguel Lillo, realizando excavaciones en la localidad de El Brete, Salta, muy cerca del límite con Tucumán, 1975.

con el apoyo de la Fundación-Instituto Miguel Lillo, la Universidad Nacional de Tucumán y el CONICET, lográndose numeroso material de dinosaurios saurópodos Titanosauridae (motivo de la tesis doctoral de J. Powell), terópodos (Bonaparte y Powell, 1980), y abundantes restos postcraneos de aves Enantiornithes, en ese tiempo consideradas endémicas para América del Sur. Se trata de aves cretácicas, estudiadas preliminarmente por Walker (1981) y con más detalle por Chiappe (1988). No se encontró ninguna evidencia de mamíferos en esta amplia excavación a pesar de los cuidados extremos que pusimos en revisar todos los bloques de roca, grandes y pequeños, removidos durante la excavación.

Las exploraciones en el noroeste de Argentina se ampliaron a diversas localidades del sur y oeste de la Prov. de Salta, como Arroyo del Morterito, Aguas Calientes y El Ceibal en las cercanías de La Candelaria, con buenos hallazgos aislados de restos de dinosaurios (Bonaparte y Bossi, 1967).

En la región de Pampa Grande, Provincia de Salta, se realizaron algunos hallazgos poco elocuentes en las márgenes del Río Pablo. El poco éxito de la exploración del Cretácico en Pampa Grande nos llevó a incursionar en hermosos afloramientos terciarios, de edad Eoceno – Oligoceno, de tipo red-beds, que presenta la Formación Lumbrera en la margen norte del Río Pablo, en 1975. Allí se logró documentar la riqueza en mamíferos fósiles de estos niveles rojos ubicados estratigráficamente por debajo de las llamadas “Fajas Verdes”. Los numerosos cráneos y materiales postcraneos obtenidos fueron preparados por Martín Vince en la Fundación Miguel Lillo de Tucumán y facilitados en préstamo al Dr. Rosendo Pascual, del Museo de La Plata, desde dónde se organizaron viajes de recolección de materiales en años subsiguientes. La comisión de la Universidad Nacional de Tucumán que descubrió la riqueza fosilífera de los citados niveles rojos de la Formación Lumbrera estaba integra-

da por los técnicos Martín Vince y Juan C. Leal, el zoólogo José M. Chani, el chofer Tomás H. Fasola y el autor. Con anterioridad, los estudiantes de geología de la Universidad Nacional de Salta, A. Pinedo y M. Carvajal encontraron una mandíbula aislada en la “Faja Verde?” (Estudiado por R. Pascual y otros) pero no se había detectado la riqueza de las capas rojas.

En Pampa Grande, ante la abundancia de mamíferos del Terciario Inferior y frente a una secuencia sedimentaria aparentemente continua entre el Cretácico Superior y el Eoterciario nos planteamos el interrogante sobre el origen de los mamíferos terciarios de América del sur que aparecen súbitamente y ya diversificados en los registros más antiguos del Cenozoico de Argentina y Brasil conocidos en esos años. Ello obró de fuerte estímulo para intensificar nuestros planes de exploración en el Cretácico y Jurásico de nuestro país, tanto para bucear metódicamente en la búsqueda y estudio de las faunas de dinosaurios como también en la búsqueda de microvertebrados, especialmente mamíferos. Para ello elaboramos un plan de exploraciones que, por sugerencia del colega y amigo A. W. Crompton de la Universidad de Harvard, fue presentado a la National Geographic Society para su financiación. El plan, destinado a conocer los aspectos fundamentales de la evolución de los tetrápodos jurásicos y cretácicos de nuestro continente, lo llamamos “Vertebrados continentales Jurásicos y Cretácicos de América del Sur”, pensando que el resultado de nuestras investigaciones podía exceder el marco nacional e interesar conocimientos de nivel continental. El pedido de subsidio fue aprobado, y en el verano de 1976, entre enero y febrero, trabajamos intensamente en el Cretácico del Depto. Confluencia, Neuquén, en el Jurásico Medio de Cerro Carnero al sur de Paso de Indios, Chubut, en el Cretácico Superior del codo del Río Senguerr, y en la Sierra de San Bernardo, Chubut, en el Jurásico Superior de la región del Bosque Petrificado de Jarami-

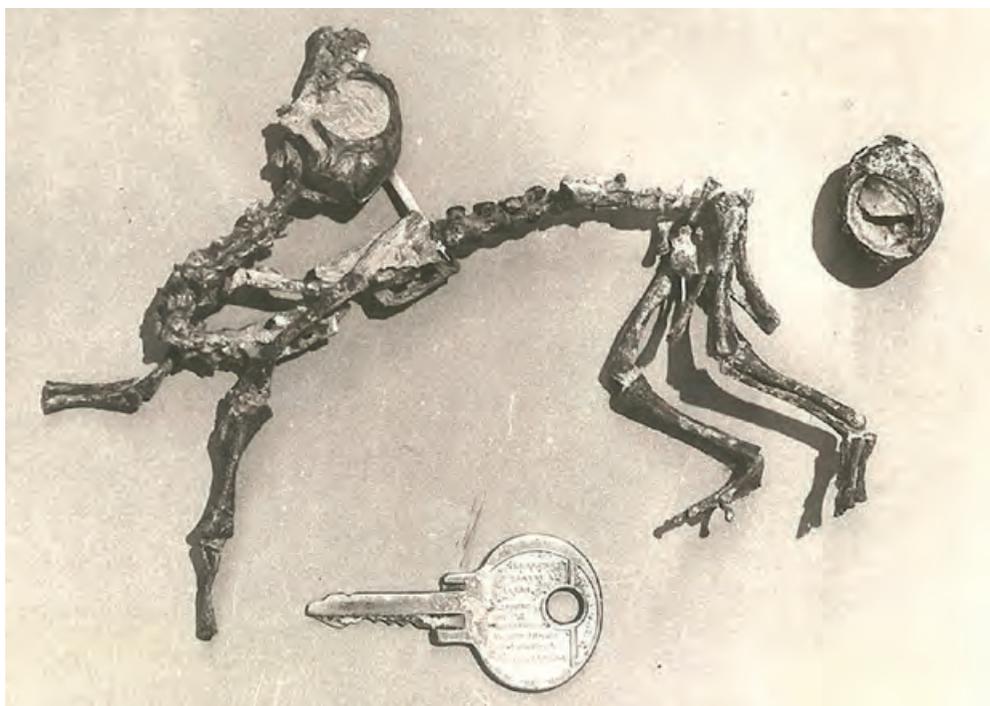


Fig. 17-6. Ejemplar tipo de *Mussaurus*, junto a un huevo que no eclosionó. Uno de los once ejemplares del nido de dinosaurios del Triásico Superior de El Tranquilo.

llo, Santa Cruz, y en el Triásico Superior de El Tranquilo, en el centro de Santa Cruz.

Los hallazgos de esta primera expedición del citado plan fueron espectaculares, con descubrimiento de restos asociados del Titanosauridae *Argyrosaurus* (Powell 1986), y el descubrimiento del primer nido de dinosaurios prosaurópodos del Triásico Superior, con 11 pichones y dos huevos (Bonaparte y Vince, 1979), además de un ejemplar completo de un individuo de sólo 1 metro de largo, que excavó J. E. Powell. El estudio de este ejemplar fue encargado al entonces estudiante de geología de la UNT, J.E. Powell, tarea inconclusa por ahora.

2ª Expedición Paleontológica a Patagonia

En el verano de 1977 organizamos, también desde la Fundación-Instituto M. Lillo

de la Universidad Nacional de Tucumán, este viaje a Patagonia correspondiente al proyecto citado más arriba. En el transcurso de este viaje visitamos la localidad de Cerro Cóndor, en la margen derecha del Río Chubut medio, con amplios afloramientos de sedimentos continentales de la Formación Cañadón Asfalto, por entonces referidos al Jurásico Superior.

La visita a este lugar fue motivada por informes sobre huesos fósiles que Volkheimer publicó en la década del '60 y que junto a las indicaciones del citado investigador, felizmente dieron lugar al hallazgo de un riquísimo yacimiento de dinosaurios terópodos y saurópodos, con innumerable cantidad de ejemplares disseminados en una extensión relativamente localizada.



Fig. 18-7. Trabajos de extracción en la Formación Cañadón Asfalto, Jurásico medio de la provincia de Chubut. En la foto T. H. Fasola, M. Vince y J. E. Powell. Año 1977.

3ª Expedición Paleontológica a Patagonia

En Enero-Febrero de 1978, se focalizó en exploraciones en la Formación Gorro Frigio de la margen sur del Río Chubut, entre Los Altares y Paso de Indios (Chubut), lográndose algunos restos de saurópodos poco elocuentes. También continuamos los trabajos en la Formación Cañadón Asfalto de la zona de Cerro Cóndor. A partir del informe de Don Ricardo Farías, poblador del lugar, iniciamos una excavación a 5 km. al norte de Cerro Cóndor, lugar al que llamamos Cerro Cóndor Norte. Allí se localizó un conjunto importante de huesos de grandes saurópodos, *Patagosaurus fariasi*, que dada la magnitud de los materiales logramos excavar sólo parcialmente en esa temporada.

4ª Expedición Paleontológica a Patagonia

Al año siguiente organizamos este viaje, continuando con el proyecto citado más arriba, financiado anualmente por medio de subsidios de la National Geographic Society al autor. Esta 4ª Expedición la organizamos desde el Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires, institución a la que me incorporé en Enero de 1979. Así, los integrantes del viaje fueron M. Vince y J. Powell

por la UNT. y O. Gutiérrez y el autor por el MACN.

Trabajamos el Cretácico superior de la Estancia Ocho Hermanos, Formación Bajo Barreal, a partir del informe sobre huesos fósiles que nos facilitaron los geólogos Dres. G. Chebli y J.C. Sciutto. Allí realizamos búsquedas minuciosas y, aunque no se lograron restos de mamíferos se obtuvieron buenos materiales de un Pleurodira, significativos materiales de un Theropoda (*Xenotarsosaurus bonapartei* Martínez *et al.*, 1986), y buenos materiales de Sauropoda. Estos últimos, no logramos extraerlos por falta de equipo adecuado, y los dejamos para el año próximo. Después de superar inconvenientes por falta de combustibles, logramos llegar a la zona de Cerro Cóndor Norte para continuar las excavaciones iniciadas el año anterior.

Ya en la tarea advertimos que se trataba de una importante acumulación, mayor que la estimada en el año anterior, correspondiente a 4 individuos, o eventualmente 5, que revelan ser de tallas distintas, desde uno gigantesco con el fémur de 1,50 m. hasta uno pequeño con el fémur de sólo 0,50 m. A pesar de las minuciosas observaciones

de las rocas que excavamos, en búsqueda de algún microvertebrados, no logramos ninguna evidencia.

5ª Expedición Paleontológica a Patagonia

Fue organizada desde el MACN en 1980. La organizamos con dos comisiones: una para trabajar el Terciario Inferior de Cañadón Hondo y vecindades, con M. Soria, J. L. Gómez, A. Fernández y F. Novas, y la otra comisión integrada por M. Vince, J. C. Quiroga y el autor para trabajar en el Jurásico-Cretácico.

Llegamos a la estancia Ocho Hermanos, en la Sierra de San Bernardo, Chubut, para continuar los trabajos con materiales de saurópodos de la Formación Bajo Barreal. Tratamos de extraer una interesante secuencia de vértebras dorsales posteriores y sacras articuladas de un Titanosauridae que luego Powell estudió en su tesis doctoral y que denominó *Epachtosaurus*, pero por tener un substrato extremadamente tenaz decidimos hacer un molde, con infinidad de taseles, para su reproducción. Finalmente se logró una buena copia en resina de este significativo ejemplar, depositada en el MACN.

De Ocho Hermanos viajamos a la zona del codo del Río Senguerr en donde continuamos las excavaciones de un gran Titanosauridae *Argyrosaurus*, también estudiado por Powell en su tesis doctoral, y al que identificó como *Argyrosaurus* sp. En esta oportunidad extrajimos cuatro enormes vértebras, 3 dorsales y una caudal anterior, que se sumó al material logrado en 1976, procedente de la Formación Bajo Barreal.

Después de viajar a la región triásica de El Tranquilo, en la zona del Bosque Petrificado de Jaramillo, Santa Cruz, y extraer gran parte del esqueleto de un prosaurópodo de la sección superior de la Formación Cañadón Largo, viajamos hacia la zona de la Sierra Cuadrada, al norte de los lagos de Colhue-Huapi y Musters. Allí las exploraciones que realizamos en niveles de la Formación Puesto Manuel Arce, Cretácico Superior, nos demostró cierta profusión de restos aislados,

transportados, de grandes saurópodos.

Después de atravesar una amplia y atractiva zona Cretácica, llegamos a Paso de Indios y de allí a Cerro Cóndor, a continuar nuestros trabajos de extracción en el paraje que llamamos Cerro Cóndor Norte. Extrajimos nuevos materiales postcraneanos de los mismos ejemplares que trabajamos en años anteriores, hasta completar la capacidad de carga de nuestros anticuados vehículos, un "camión guerrero" frontal modelo 1945 y una camioneta Ford V8 modelo 1950. Hicimos una visita al yacimiento de Cerro Cóndor, atrás del Almacén de Farías y logramos extraer algunos materiales adicionales del Theropoda *Piatnitzkysaurus floresi*, estudiado por Bonaparte en 1979.

6ª Expedición Paleontológica a Patagonia

A principios de 1982 organizamos esta expedición. Días antes de salir recibimos información del entonces geólogo del Servicio Geológico Nacional, Lic. Eliseo Sepúlveda, de un hallazgo de huesos fósiles realizado por él y el geólogo Franchi en la zona de Arroyo Verde, sudeste de la Provincia de Río Negro, en capas de la Formación Los Alamitos. En el lugar advertimos que los huesos en cuestión corresponden a un dinosaurio hadrosaurio, y que aún cuando está fuertemente afectado por la erosión conserva una buena porción de los huesos postcraneanos articulados y algún fragmento craneano. Las búsquedas en este pequeño afloramiento al pie del Cerro Cuadrado, en el sector NE. de la Estancia Los Alamitos nos reveló la existencia de numerosos ejemplares de hadrosaurios, tortugas, peces pulmonados, y alguna evidencia de saurópodos.

Al estudiar los materiales de hadrosaurios, que resultaron corresponder al género norteamericano *Kritosaurus* (Bonaparte *et al.*, 1983), advertimos que en América del Norte, en los mismos niveles que se encuentran estos hadrosaurios se han hallado variados mamíferos del Cretácico superior. Ello nos permitió abrigar esperanzas que en esta localidad bien podrían encontrarse

restos de los tan buscados mamíferos mesozoicos de nuestro país.

La expedición continuó los trabajos de extracción en el Jurásico Medio de Cerro Cóndor, oportunidad en la que se coleccionaron un segundo ejemplar, muy incompleto, de *Piatnitzkysaurus floresi* y se lograron dos grandes maxilares completos de *Patagosaurus fariasi*, además del numeroso material postcraneano.

7ª Expedición Paleontológica a Patagonia

Esta expedición fue afortunada. Se trabajó en Cerro Cóndor durante gran parte del mes de Enero de 1983, con frecuentes hallazgos de piezas de saurópodos, principalmente *Patagosaurus*.

Para el 1° de Febrero ya llegábamos a la zona de Los Alamitos, en el sudeste de la Provincia de Río Negro, aunque paramos ese año en la Estancia de Miguel Pérez, 15 km. al norte. Lamentablemente no logramos colaboración de uno de los dueños de la Estancia Los Alamitos, el Sr. Tito A. Muñoz, al punto que debimos recurrir a la delegación policial de Cona Niyeu para poder realizar nuestros trabajos en su estancia. Las búsquedas de microvertebrados se acentuaron y la totalidad de las jornadas las dedicamos para ello, arrodillados o acostados en el suelo para localizar los restos más pequeños. Los jóvenes participantes en esta parte del viaje, Marcelo Rougier y Adrián Bonaparte, mi sobrino, tenían instrucciones precisas de coleccionar todos los huesillos que encontrarán, fragmentarios, completos o simplemente astillas.

El 9 de Febrero nos visitaron los especialistas norteamericanos Dres. John G. Fleagle y Thomas Brown, acompañados por mi becario del Conicet. Lic. Oscar Donadio, ocupados en las tareas de campo de un programa-convenio entre el Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires y el Depto. de Anatomía de la Universidad de Nueva York (Stony Brook), para estudios y recolección de primates Oligo-Miocenos de Patagonia. Aunque se trataba de una visita

de cortesía, John Fleagle se tiró al suelo y al cabo de un rato nos mostró un hermoso y pequeño diente cónico, posiblemente de un pez, en tanto que Oscar Donadio hizo lo propio y encontró algunos pequeños de huesos de las extremidades de anuros. El episodio sirvió para comentar la potencial riqueza de estos niveles de la Formación Los Alamitos en relación a microvertebrados.

En días subsiguientes los materiales de microvertebrados sumaban centenares de vértebras de peces, vértebras de ofidios, fragmentos craneanos y postcraneanos de anuros, numerosos dientes de saurópodos, terópodos, hadrosaurios y probables cocodrilos, fragmentos de caparazón y huesos del esqueleto de tortugas quelíidas, pequeños moluscos de agua dulce, especialmente gasterópodos y, en ciertos niveles abundantes bivalvos. Diariamente revisamos las bolsitas del material colectado por cada uno de los integrantes, sea al mediodía o al atardecer, pero las ansiadas evidencias de mamíferos cretácicos seguían siendo sólo deseos.

No obstante, el 14 de Febrero de 1983, a las 17 horas, el joven Marcelo Rougier, 18 años, en ese tiempo estudiante de Economía me dice: "He encontrado un huesito negro con varias puntas", al tiempo que vaciaba su bolsita de plástico sobre la puerta posterior de nuestra camioneta "Estanciera" que usábamos como mesa. Al rodar las piezas sobre la "mesa" vi al "huesito negro con varias puntas" rodando. Su color negro brillante y las pronunciadas cúspides lo destacaban del conjunto, más bien blanquecino y opaco del resto de las piezas, y parecía, sin dudas, un diente de mamífero. Temí que se rompiera, lo tome para observarlo de cerca y era, sin dudas, un molar superior con la corona intacta, de unos 4 a 5 mm. ¡Marcelo, que has encontrado! Fue una tarde jubilosa, guardamos todo y nos fuimos a la Estancia de Marcelo Pérez en donde entramos haciendo sonar la bocina de nuestra vieja "Estanciera". Mi mujer, Reyna y mi hijo Juan José, el matrimonio dueños de la estancia y una cuñada del Sr. Pérez se contagiaron de



Fig. 17-8. Marcelo y Guillermo Rougier. Marcelo tuvo la fortuna de encontrar el primer diente de mamífero cretácico para Sudamérica en Los Alamitos en el año 1983. A su lado, Guillermo Rougier muy eficaz colaborador del autor, ambos en plena adolescencia.

nuestro júbilo y pasamos una velada memorable comentando el hallazgo, y mirando una y otra vez la preciada y pequeña pieza.

Dos días después viajamos a Sierra Grande para buscar al Geólogo Jaime E. Powell que venía desde Tucumán para colaborar en los trabajos de campo. Aprovechamos la estadía en la ciudad para enviar telegramas a la National Geographic Society que nos financió los viajes y al colega y amigo Prof. G. G. Simpson, que tanto trabajo fecundo ha realizado con la historia de los mamíferos cenozoicos de nuestro continente. De regreso al yacimiento de Los Alamitos nos dedicamos con Powell a extraer parte de un esqueleto del Titanosauridae *Aeolosaurus* sp. Powell 1986, de niveles muy próximos al que brindó el molar del primer mamífero cretácico de Argentina materializando así deseos de Ameghino de encontrar mamíferos asociados a dinosaurios.

8ª Expedición Paleontológica a Patagonia

En Enero de 1984 iniciamos esta expedición, integrada por nueve personas. Después de trabajar durante 5 días la localidad del Cretácico Superior de El Abra, unos kilómetros al sur de la Estación Ramos Mexía, en la zona al oeste de Valcheta, Provincia

de Río Negro, viajamos a la zona de la Ea. Los Alamitos. Acampamos en el puesto del Sr. Juan Toro, a unos 7 km. al norte del yacimiento, quien nos brindó, a pesar de su condición muy modesta, comodidades invaluableles. Las tareas de búsquedas de mamíferos en la formación Los Alamitos las efectuamos por medio de zarandas de malla fina, para evitar el abundante polvillo de los sedimentos meteorizados.

José L. Gómez realiza el primer hallazgo de un fragmento de molar de *Gondwanatherium* Bonaparte 1986, que nos causa mucha sorpresa e incertidumbre por sus caracteres tan avanzados, como p.e. la hipsodoncia y la corona plana que presenta. Posteriores hallazgos y estudios nos revelaron la naturaleza y afinidades de estos derivados mamíferos multituberculados cretácicos, endémicos de Gondwana. Los trabajos de búsqueda se prolongaron durante tres semanas y los resultados fueron muy alentadores: 17 dientes de mamíferos cretácicos, varios de ellos completos. Las personas involucradas en estos hallazgos fueron José L. Gómez, Andrés Oteiza, Ubaldo J. Bonaparte (mi hijo mayor), Carlos Duarte, Guillermo Rougier, Omar Olivieri y el autor.

Alternando con la lenta búsqueda de mi-



Fig. 17-9. El autor en tareas de campamento en Los Alamitos.

crovertebrados extrajimos algunos materiales incompletos de hadrosaurios, de capas rojizas que se hallan a unos 300 metros al sur del que denominamos Cerrito del Mamífero, por haberse encontrado en uno de sus faldeos el primer molar en 1983. De la zona de Los Alamitos viajamos al norte de la Provincia del Chubut, a la Estancia de la familia Sastre, próxima a Bajada Moreno, para extraer restos de un terópodo hallado por el poblador Don Ángel Sastre, y comunicado a nosotros, muy atentamente, por el geólogo del Servicio Geológico Nacional Dr. A. Ardolino. Después de hacer una senda para nuestros viajes diarios entre el lugar del campamento y el del fósil, y para transportar los materiales en carretilla, iniciamos los trabajos de excavación de este terópodo que se encontraba articulado, prácticamente completo y con claras impresiones de su piel. El ejemplar se hallaba apoyado sobre su costado derecho, dentro de una concreción hematítica muy dura, de unos 80 cm. de espesor. Los trabajos se prolongaron durante 20 días al cabo de los cuales logramos extraer el notable cráneo

de este dinosaurio carnívoro, *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985, ya que el mismo se encontraba articulado al resto del esqueleto pero en el extremo final de la excavación. Después de esta extracción efectuada en capas de la Formación La Colonia (Campaniano–Machtrichtiano), viajamos hasta el sur de Neuquén a visitar la localidad de La Amarga en donde se expone la Formación La Amarga, Neocomiano continental. Aquí también logramos resultados muy buenos ya que Guillermo Rougier descubrió unas vértebras que, al destaparlas, resultaron estar articuladas entre si y con la mitad posterior del cráneo. Los restos corresponden al saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazauí* Salgado y Bonaparte 1989, provisto de enormes espinas neurales bifurcadas. La excavación se continuó en 1985 y fue extraído la mayor parte del esqueleto, excepto algunas piezas destruidas por la erosión.

9ª Expedición Paleontológica a Patagonia

En Enero de 1985 se inició dicha expedición, siempre dentro del marco del proyecto “Vertebrados Jurásicos y Cretácicos de América del Sur”, financiado en parte por la National Geographic Society. Este viaje, también de 60 días de duración, reunió el esfuerzo de 15 personas, entre ellas el Dr. Renato Andreis que hizo estudios sobre las condiciones paleoambientales de la Formación Los Alamitos, en la localidad de Cerro Cuadrado donde se encontraron los restos de mamíferos en 1983 y 1984.

La primera etapa de los trabajos, hasta el 20 de Febrero, la dedicamos a realizar búsquedas en el área de la Estancia Los Alamitos y Estancia de Mariqueo, próxima al Cerro Cuadrado, alternando con observaciones geológicas para interpretar lo mejor posible los caracteres de la Formación Los Alamitos a nivel regional. Tito Andreis observó que la sedimentación del área fosilífera es de tipo lacustre, y que los restos de microvertebrados que se hallan normalmente aislados, representan un muestrario de la fauna que habitaba alrededor del lago.



Fig. 17-10. El Dr. Renato Andreis, prestigioso sedimentólogo argentino, asesor de diversos discípulos tanto en Argentina como en Brasil, en una de sus placenteras tareas.

También observo que estos sedimentos portadores de mamíferos tienen una expresión muy distinta al resto de la Formación que se superpone, y que aparentemente se exponen sólo en el área del Cerro Cuadrado.

Las búsquedas de mamíferos cretácicos se realizan por medio de amplias prospecciones, de rodillas, cubriendo cada metro cuadrado de esta reducida localidad, haciendo concentrado que se revisó en parte en el campamento, especialmente durante el prolongado mal tiempo de la campaña. También se revisó cuidadosamente una capa conglomerádica con fuerte cementación calcárea. Los bloques de esta capa fueron reducidos a pequeños fragmentos, para ser revisados en el lugar y para efectuar tratamiento con ácidos a posteriori en el MACN. Los hallazgos se sucedieron lentamente, pero algunos de ellos destacables, especialmente un fragmento de mandíbula

con dos molares hallados por la Lic. Silvana Montanelli, y un hermoso fragmento de maxilar con el último molar intacto de *Mesungulatum* sp. hallado por la Prof. Mónica Ezquivel. Otros hallazgos destacados, de molares completos casi microscópicos, de *Groebertherium*, fueron hechos por Fernando Novas y su prometida Liliana Lococo, y un hermoso molar completo de *Gondwanatherium* por Pablo Puerta. Los resultados fueron muy estimulantes, con casi 20 dientes de mamíferos, 3 fragmentos de mandíbulas con molares, uno de maxilar con un molar, y un fragmento de mandíbula sin dientes pero con grandes alveolos y un sector edéntulo, posiblemente de *Gondwanatherium*. Las bolsas de concentrado obtenidas y los fragmentos de la citada capa conglomerádica para tratamiento con ácidos brindaron, en el curso de 1985 y por medio de trabajos realizados en el MACN. un significativo número de piezas de mamíferos. También una numerosa colección se logró durante esas tareas de piezas aisladas de peces, anuros, ofidios, lacertilios, quelonios, especialmente quelidos, y dientes aislados de saurópodos (generalmente fragmentados), terópodos y hadrosaurios.

Esta parte de la expedición fue un poco complicada por las intensas lluvias que nos mantuvieron aislados en la Estancia de Don Pascual Otero y Sra., quienes nos brindaron, en ese y años posteriores la mejor hospitalidad y colaboración. Se sumó a la complicación del mal tiempo el vuelco de una de nuestras camionetas, con acoplado, afortunadamente sin desgracias personales, pero si con una herida cortante en la cabeza de la Prof. Mónica Ezquivel, atendida en Sierra Grande. Fue el único accidente serio en nuestros numerosos viajes de campaña.

De Los Alamitos viajamos a la localidad de La Amarga, en la Provincia del Neuquén, con afloramientos continentales de la Formación homónima, de edad Neocomiana, para continuar la excavación del *Amargasaurus*. Para el 9 de Marzo dimos por terminado el trabajo de extracción de este notable

saurópodo, y al día siguiente decidimos hacer búsquedas hacia el Este del lugar de la excavación. Después de hallar diversos fragmentos de huesos de dinosaurios, con muy poca información, Martín Vince, el técnico-preparador que trabajó 20 años junto a mí desarrollando la amplia colección de vertebrados mesozoicos en la Fundación-Instituto M. Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, encontró un grupo de pequeños huesos mientras me anunciaba: "Bona, aquí hay huesos chicos". Ese material lo extrajimos en un block enyesado, en el que se veían cuerpos vertebrales, una tibia, fíbula, y otros huesillos indeterminados, muy sugestivos de corresponder a mamíferos, pero nos resistimos a creerlo, especialmente por su tamaño (cuerpos vertebrales de 1 cm, tibia de 6 cm) y admitimos que se trataría de algún arcosaurio pequeño. No obstante, en cuanto llegamos al MACN iniciamos la pre-



Fig. 17-11. Martín Vince, técnico preparador del CO-NICET, quien trabajó para el autor durante más de 20 años. Descubridor del primer mamífero del Cretácico Inferior para América del Sur.

paración del block y, una rama mandibular casi completa, con todos sus dientes excepto el canino, surgió de la arenisca como mudo testimonio del primer mamífero registrado en el Neocomiano (aprox. 125 m.a.), ya no sólo en Patagonia, sino en todo Gondwana. La euforia fue sostenida y demoramos unos días para estar seguros que no soñábamos. *Vincelestes neuquenianus* fue comunicado en el IV Congreso Argentino de Paleontología, Mendoza, Noviembre de 1986 por Bonaparte, y posteriormente en el Congreso Latinoamericano de Paleontología, en Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, por Bonaparte y Rougier en 1987.

10ª Expedición Paleontológica a Patagonia

Esta expedición la iniciamos el 8 de Enero de 1986, con 8 personas. La primera localidad visitada fue Los Alamitos, en donde efectuamos amplias búsquedas y preparación de concentrados para su posterior revisión en el MACN. En niveles algo por encima de los que brindaron restos de mamíferos, se localizaron restos significativos de un hadrosaurio que extrajimos en pocos días de trabajo, y también un conjunto de restos de un titanosáurido que no extrajimos en esta oportunidad.

El Dr. Renato Andreis que también ese año participó en parte del viaje, continuó sus observaciones paleoambientales y estratigráficas en la Formación Los Alamitos.

Los hallazgos de restos de mamíferos fueron menos espectaculares que en el año anterior, pero el concentrado obtenido, de aproximadamente 1.000 kg. brindó, al ser revisado en el MACN., y gracias a un apreciable aporte de recursos de parte del Dr. Malcolm McKenna, una gran cantidad de dientes de mamíferos, casi 50 piezas, incluyendo por cierto materiales muy novedosos.

McKenna y su esposa Priscilla, nos visitaron para conocer la localidad de Los Alamitos. Priscilla, una admirable señora, concertista de clavicordio, encontró la región occipital de un cráneo de hadrosaurio,

muy significativo por cierto. El 20 de Enero viajamos hacia La Amarga, Neuquén, para continuar exploraciones en la Formación La Amarga, en compañía del matrimonio



Fig. 17-12. Mi hijo Ubaldo J. Bonaparte, en uno de los viajes paleontológicos realizados a Los Alamitos.

McKenna, que permanecieron dos días en esa localidad. Las búsquedas en el lugar donde se colectaron los restos de *Vincelestes* en el año anterior, no dieron la menor señal que pudieran encontrarse más materiales, a pesar que se inspeccionó con gran detalle el área. Priscilla, muy tímidamente sugirió: "José, why don't you open a quarry?; ("José, porqué no inicia una excavación?"). Al día siguiente, después de llevar a los McKenna a Neuquén para su regreso a USA., tomé la sugerencia, pues me pareció el último recurso en nuestras búsquedas de más materiales de *Vincelestes* en este lugar. Así que comenzamos a abrir una excavación de 3 metros de frente en el mismo lugar del hallazgo de *Vincelestes*. Al cabo de dos días de trabajar con cortafierros y martillos en la sólida capa de areniscas medianas de la Formación La Amarga, y ante nuestra sorpresa, comenzaron a aparecer huesos aislados de mamíferos, comparables en tamaño a los de *Vincelestes*. Al cabo de 18 días de trabajos en este lugar habíamos logrado 6 cráneos completos, numerosas ramas mandibulares y gran cantidad de huesos, seguramente representando a la mayor parte del esqueleto



Fig. 17-13. 10ª Expedición a Patagonia. De izquierda a derecha: M. Vince, G. Rougier, L. Chiappe, S. Montanelli, J. F. Bonaparte, y U. J. Bonaparte.

postcraneanos de los 6 cráneos citados. Para festejar el singular éxito de estos hallazgos, hicimos una excursión al Lago Tromen, al pie del volcán Lanin, en donde pasamos un día placentero gozando de un paisaje extraordinario, no contaminado aún por el turismo.

En nuestro regreso de las temporadas de campaña hacia la ciudad de Neuquén, paramos en la casa del Director del Museo de Cs. Naturales de la Universidad Nacional del Comahue, y concretamos una tarea de colaboración para con el desarrollo de ese Museo. En una semana de intenso trabajo montamos una réplica realizada en el MACN del dinosaurio terópodo *Pianitzkysaurus floresi* del Jurásico medio de Cerro Cónдор, Chubut. Las personas que trabajaron en este montaje fueron los integrantes de la comisión del MACN., técnicos M. Vince, F. Will y P. Puerta, el Lic. F. Novas y el autor.

11ª Expedición paleontológica a Patagonia

En esta expedición se contó con la presencia, temporaria, de la destacada investiga-

dora Prof. Dra. Zofía Kielan-Jaworowska, de la Academia de Ciencias de Polonia (Varsovia). Para esa época, principios de 1987, nuestros estudios sobre los mamíferos cretácicos habían progresado lo suficiente como para requerir un juicio crítico de nuestras interpretaciones. Para ello decidimos invitar a Zofía, la más activa investigadora de mamíferos cretácicos de los últimos 20 años (quien viajó pagada con nuestro subsidio de la National Geographic Society) con un impresionante cúmulo de hallazgos realizado en el Cretácico superior de Mongolia desde la década del '50 por medio de expediciones organizadas por ella desde Varsovia.

Aquí habíamos elaborado y publicado una interpretación de aislamiento biogeográfico (Bonaparte, 1986) para explicar las diferencias radicales de los mamíferos cretácicos de Patagonia con los mejor conocidos de Laurasia, por lo que la visita de Zofía, para que viera el material fósil, la consideré de gran importancia. Ella confirmó nuestra tesis, diciendo que jamás había visto en Laurasia mamíferos con los tipos dentarios



Fig. 17-14. La Dra. Zofía Kielan-Jaworowska con Fernando Novas en La Amarga, provincia de Neuquén.

procedentes de Patagonia, excepto los de un multituberculado, *Ferugliotherium windhauseni* Bonaparte 1986 que la mantuvo muy ocupada durante su estadía en el MACN de Buenos Aires, aunque lo reconocía como totalmente distinto a los multituberculados del Cretácico superior de Laurasia.

Trabajamos en la zona de La Amarga en las formaciones La Amarga y Río Limay, lavando sedimentos para concentrados, pero sin buenos resultados. La continuación de la excavación en donde se hallaron los cráneos de *Vincelestes* nos ocupó varios días pero sin resultados. Después de una semana de campo Zofía regresó a Buenos Aires y de allí a Varsovia, dejando un muy buen recuerdo de su cordialidad y extrema competencia. Nuestra expedición se trasladó a la zona de Ingeniero Jacobacci para insistir con exploraciones en la zona donde el Dr. R.M. Casamiquela hizo algunos hallazgos significativos principalmente en la década del 60. Lavamos una gran cantidad de sedimentos de la Formación Coli Toro que se exponen a pocos km. al SW de Ing. Jacobacci, en Pampa Puyen, y obtuvimos un concentrado que brindó gran cantidad de restos de peces,

plesiosaurios (estudiados preliminarmente por Zulma Gasparini), quelonios, algún ofidio, pero nada identificable de mamíferos. En la zona trabajamos intensamente en la Formación Angostura Colorada de donde extrajimos algunos materiales de Titanosauridae, pero poco significativos. La Municipalidad nos brindó amplia hospitalidad y nos facilitó un cómodo chalet a orillas del Lago Carri-Laufquen, a orillas del cual lavábamos los sedimentos.

Para el 13 de Febrero acampamos a orillas del Río Negro, en Paso Córdoba, para obtener concentrados de niveles cretácicos referidos a la Formación Río Colorado, en donde el Prof. Roberto Abel, que nos acompañó en esa oportunidad, encontró un fragmento de mandíbula de un mamífero indeterminado descrito por Goin, Carlini y Pascual, 1986, como perteneciente a un metaterio. La revisión de ese concentrado no dio restos significativos, y nada referible a mamíferos.

La expedición terminó con una nueva visita a la localidad de Los Alamitos, en donde se procesó una apreciable cantidad de sedimentos que, al revisarse en el MACN brindó más de 25 molares pequeños de



Fig. 17-15. Lavando sedimentos del Cretácico inferior en busca de microvertebrados. En la foto: el autor, Z. Kielan-Jaworowska y F. Novas

mamíferos. La paciente tarea de revisión del concentrado fue hecha durante algunos años, principalmente por Adrián Bonaparte (mi sobrino), Pablo Puerta, Guillermo Rougier y Jorge Calvo. Esta tarea ha sido muy encomiable por el cuidado puesto, factor indispensable para hallar cosas tan pequeñas y ha aportado mucho para la disponibilidad de nuevas evidencias. Ese trabajo se financió con fondos provenientes de la National Geographic Society y del Dr. Malcolm McKenna.

12ª Expedición Paleontológica a Patagonia

Se realizó entre Enero y Marzo de 1988. Participaron 11 personas, algunas de ellas durante la mitad de la campaña. Durante tres semanas se trabajó en la Formación Candeleros, algunos kilómetros al Oeste de la Villa de El Chocón. Allí el geólogo Jorge Calvo, que se ocupaba de la sección de vertebrados fósiles en la Universidad Nacional del Comahue había extraído parte del esqueleto de un Titanosauridae primitivo en 1987, *Andesaurus delgadoi*, y descubierto uno de los dos ejemplares que excavamos.

La Formación Candeleros, de edad Albiaco superior a Cenomaniano ha brindado recientemente una variada colección de huellas fósiles colectadas y estudiadas por J. Calvo, lo que nos ha demostrado que una heterogénea asociación de grandes y medianos dinosaurios saurópodos, terópodos y ornitisquios frecuentó la región durante la depositación del sector inferior de esa unidad, caracterizado por pelitas marrones que sugieren paleoambientes muy oxidantes. El primero de los dinosaurios que excavamos, hallado por un Inspector de Líneas de Hidronor, el Sr. Tessone, estaba prácticamente completo, desde la mitad posterior del cráneo hasta el extremo de la cola. Empleamos dos semanas para excavarlo y luego una semana para hacer la preparación superficial de las piezas más diagnósticas en el Museo de la Universidad Nac. del Comahue, en la ciudad de Neuquén. Se trata de un saurópodo muy novedoso para nuestro

registro, con vértebras que recuerdan a las de los saurópodos de Cerro Cándor (Cetiosauridae) aunque con apreciables diferencias, y también muy distintas a las de los bien conocidos Titanosauridae. También los huesos de las cinturas pélvica y pectoral son muy distintos a los típicos titanosaurios del Senoniano, por lo que es evidente que estamos ante una familia nueva de saurópodos para América del Sur. Curiosamente este ejemplar poseía las piedras gástricas en aproximadamente su lugar original, en la región abdominal, en número de 6 y de un diámetro aproximado de 8 cm. cada una de ellas.

El segundo ejemplar de saurópodo que extrajimos, que ya había sido localizado por J. Calvo, tenía también un conjunto similar de piedras gástricas, una de ellas ingerida poco antes de morir el animal ya que el contorno de la misma conservaba aún las irregularidades de un fragmento de piedra. Pero los restos óseos eran limitados y solo constaban de unas pocas vértebras cervicales y dorsales, costillas y un enorme metacarpal.

Las exploraciones en niveles superpuestos a la Formación Candeleros, Formación Huincul, al norte del lago del Chocón que exhibe condiciones de sedimentación predominantemente reductoras, revelaron la presencia de algunos ejemplares de saurópodos de gran tamaño, muy afectados por la erosión, más grandes que los observados en los niveles de la Formación Candeleros, al norte del lago del Chocón

De Villa El Chocón trasladamos nuestro campamento a la zona de La Cortadera-La Amarga, unos 70 km. al sur de Zapala en la Prov. de Neuquén, para continuar exploraciones en niveles correspondientes al Cretácico más inferior. Las exploraciones en la Formación "Mulichinco" que se expone en las proximidades de la escuela de La Cortadera nos demostraron la existencia de una asociación de saurópodos y terópodos, aunque representados por escaso y fragmentario material óseo. En las mismas capas se

encuentran abundantes restos de troncos petrificados que sugieren la existencia de tres tipos diferentes de grandes árboles. De tal modo parece admisible que los saurópodos y terópodos de la Formación "Mulichinco" habrían prosperado en un ambiente con bosques, eventualmente abiertos.

Las exploraciones en la Formación La Amarga, Hauteriviano, en las proximidades del puesto del cacique Mapuche Sr. Crespo, brindaron diversos restos óseos en una acumulación de restos ubicada a pocos metros del lugar en donde se excavaron los numerosos ejemplares de *Vincelestes neuquenianus* en 1985 y 1986. Entre el material obtenido se cuentan varios tipos de dientes de saurópodos, terópodos, algún resto de pterosaurios y eventualmente algún fragmento de huesos de mamíferos, aunque nada elocuente, y un novedoso registro de estegosaurios, representado por placas y vértebras.

La prospección de la región se amplió a la zona de Los Pozones, algo al norte del Arro-



Fig. 17-16. Dr. Luis M. Chiappe, distinguido especialista en aves mesozoicas, quien colaboró frecuentemente con nuestras expediciones.

yo Picún Leufú, en los afloramientos rojizos de la Formación Challa-Co, de edad principalmente Caloviano. Fueron localizados algunos restos de dinosaurios saurópodos, con lo que se ha documentado por primera vez su presencia en el Jurásico de la Cuenca Neuquina. El material corresponde a un fémur incompleto, poco diagnóstico a nivel de familia, pero que invita a desarrollar exploraciones futuras en estos niveles.

Tres integrantes de la expedición debimos viajar a la Provincia de Santa Cruz para atender los requerimientos de la filmación de una película científica "Evolución Geológica de la Patagonia", solventada por el CONICET y el Instituto Nacional de Cinematografía. Ya en la región del Bosque Petrificado en las proximidades de Tres Cerros, Santa Cruz visitamos la localidad en donde R.M. Casamiquela y asociados encontraron, en 1960 las notables huellas de un mamífero asociadas a varios tipos de huellas de dinosaurios pequeños (Casamiquela, 1964). Explorando la zona encontramos varios lugares más con estas espectaculares huellas, aparte de la cantera, hoy abandonada, en donde Casamiquela obtuvo los materiales que estudió. En dos de esos lugares practicamos un amplio destape para observar en amplitud el recorrido y caracteres de las pisadas. En uno observamos detalles muy notables de un dinosaurio bípedo, *Sarmientichnus scagliai*, que dejaba la impresión de la uña del dígito I en forma de una breve raya aguda, al arrastrarla en el suelo blando. La presencia de esta uña filosa sugiere que se trataría de un pequeño terópodo rapaz, eventualmente del tipo de *Noasaurus*.

Otro lugar con huellas que destapamos se encuentra muy cerca de un gran árbol petrificado en pie, a 1,5 km. al Este de la casa de la Estancia de la familia Naves. Allí hay diversas "rastrilladas" del mamífero *Ameghinichnus patagonicus* en sus andares habituales descriptos por su autor, caminando y saltando. En un sector de una gran laja se ve muy bien que el animalito (pues tendría el tamaño de una rata), venía caminando tran-



Fig. 17-17.
Conjunto de
huevos de sau-
rópodos en el
Bajo de Santa
Rosa, provincia
de Río Negro.

quilo dejando un rastro de la cola continuo y ondulado, y súbitamente levantó la cola y comenzó a saltar, colocando las cuatro extremidades en el mismo plano transversal. Esta laja, que se encuentra en el MACN, tiene además huellas de dos tipos de artrópodos, y de un animal cuadrúpedo que no dejó detalles de sus extremidades. Esta singular asociación de tetrápodos y artrópodos vivió en el Jurásico medio a superior, en una época muy próxima o contemporánea con los grandes bosques petrificados de esa región de Santa Cruz. Prueba de esa proximidad temporal es que esta gran laja que citamos está surcada por debajo por numerosas raíces petrificadas, sugiriendo que la fauna que dejó las huellas fue aproximadamente contemporánea con los frecuentes vegetales petrificados, grandes troncos, piñas, frondes y plántulas de coníferas y otras manifestaciones de los antiguos bosques jurásicos que abundan en la zona.

Después de filmar estas maravillas de la naturaleza, y también en la región triásica de El Tranquilo, viajamos hacia el norte, en la Provincia de Río Negro con R. Coria, P. Puerta y el autor, a reunimos con el resto de

la expedición. Los encontramos en el Bajo de Santa Rosa, a unos 130 km. al norte de Nahuel Niyeu, zona de Valcheta. Este bajo tiene afloramientos del Cretácico superior en sus barrancas, especialmente de las formaciones Allen y Jaguel. Aquí asistimos a la curiosidad que despiertan los huevos de dinosaurios. Uno de los pobladores el Sr. Berthet, nos mostró varios de esos huevos, muy bien conservados, de diversos tamaños, y especialmente uno de ellos, impecablemente conservado, que lo usan de alhajero!

Nuestras exploraciones en la zona dieron con un lugar en donde encontramos nidos de probables saurópodos, con 7 a 9 huevos sub-esféricos, y gran cantidad de cascaras de diversos espesores y texturas. Se trata de un campo de nidificación de extraordinarias dimensiones que ofrece buenas perspectivas para estudios futuros. También encontramos numerosos restos de vertebrados representados por huesos, generalmente fragmentarios, de saurópodos, ornitisquios, peces, tortugas y plesiosaurios. Un buen fragmento craneano que nos hizo pensar en mamíferos, fue hallado por Raúl Vaca. El resto corresponde a un pez *Aspidorhynchi-*

dae determinado por Paulo Brito, un buen paleoictiólogo brasileño.

En la etapa final de esta larga expedición visitamos Los Alamitos y obtuvimos allí algunas bolsas de concentrado del sector Norte y Oeste del Cerrito del Mamífero, que serán revisados en el curso de 1988.

13ª. Expedición Paleontológica a Patagonia

También se realizó con la financiación de la National Geographic Society. Viajamos a partir del 9 de Enero de 1989 hasta el 27 de Febrero. Participaron, en distinta medida las siguientes personas: Leonardo Salgado, Guillermo Rougier, Adrián Bonaparte, Martín Vince, Orlando Gutiérrez, Raúl Vaca, Reyna Carrasco, Juan J. Bonaparte, Jorge Calvo, Pablo Puerta, Rodolfo Coria y Guillermo Fascio.



Fig. 17-18. Extracción de dos vértebras gigantes de *Argentinosaurus* con la presencia de M. Vince, J. J. Bonaparte y el ex Director del Museo Carmen Funes de Plaza Huinul.

La primera etapa la cumplimos en El Chocón en donde extrajimos, con bastante esfuerzo por la ubicación en la barranca, 6 esqueletos mas o menos completos, muy significativos, del cocodrilo *Araripesuchus*, estudiado años más tarde por Gasparini *et al.* (2000). El material proviene de los niveles medios de la Formación Candeleros, aproximadamente Cenomaniano. En la publicación de estos materiales de cocodrilos no se citó que fueron extraídos gracias a los aportes de la NGS.

De la misma región, al oeste de la Villa de El Chocón, y de niveles de la misma formación pero de características más friables, se procesaron un par de metros cúbicos de sedimentos obteniendo un concentrado para revisarlo en busca de microvertebrados. Después de algunos días de trabajo por una parte del grupo de participantes, se lograron diversos restos de tortugas, principalmente placas aisladas, algunos restos de anuros y ocasionalmente restos de lacertilio indet.

Otro grupo de participantes viajamos a Plaza Huinul para ver las posibilidades de encontrar materiales adicionales de un gran saurópodo, uno de cuyos huesos se exhibía en el Museo "Carmen Funes" de esa localidad. En la actualidad (2006) ya está montada la reconstrucción del esqueleto completo de este dinosaurio realizada bajo la dirección de Rodolfo Coria. Después de la inspección inicial y reconocer la presencia de algunas vértebras gigantes seccionadas por la erosión actual, hacemos gestiones con el Intendente de Plaza Huinul, felizmente un práctico e inteligente geólogo, quien a su vez logró la colaboración de YPF para obtener martillos neumáticos, grupo eléctrico, guinche y camión para la excavación, extracción y transporte de 6 vértebras dorsales gigantes y la sección inferior del sacro. Este material se depositó en el Museo "Carmen Funes" y, por conversaciones entre el Sr. Intendente y el suscripto se contrató al Profesor Rodolfo A. Coria, quien en ese tiempo se desempeñaba como mi ilustrador



Fig. 17-19. Extracción de dos vértebras dorsales en vista lateral del gigantesco saurópodo *Argentinosaurus huinculensis*.

en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (contratado con recursos de mis subsidios), como paleontólogo para desempeñarse en el citado Museo de Plaza Huincul.

Un grupo de los participantes de este viaje se dedicó, durante 10 días a la preparación de ese material que sería el tipo de *Argentinosaurus huinculensis* (Bonaparte y Coria, 1993). El mismo grupo trabajó durante una semana en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad del Comahue, en ese tiempo ubicado en la misma universidad en la ciudad de Neuquén, en la preparación del esqueleto del "*Limaysaurus*" excavado el año anterior en la Formación Candeleros, y descrito erróneamente por Calvo y Salgado (1995) como *Rebbachisaurus tesonei*. Felizmente Salgado (2004), ha reconocido que los materiales citados no corresponden a ese género africano y lo denominó formalmente como *Limaysaurus tesonei*.

Por mi parte, usé desde que comenzamos

a observar a este saurópodo durante la excavación y preparación, el término *Limaysaurus* informalmente, pues reconocimos sus caracteres distintivos de otros saurópodos cretácicos.

Durante esta expedición realizamos prospecciones durante varios días en la Formación Bajada Colorada que aflora al sur de Zapala en la región próxima a la Escuela de La Cortadera y en otros parajes más al norte. Los hallazgos fueron pobres, con algunos huesos largos muy incompletos, seguramente de saurópodos. También hicimos prospecciones en las capas rojas que se exponen en las proximidades de El Sauce, posiblemente del Jurásico Superior, localizando sólo gran parte del fémur de un gran saurópodo. Durante dos días revisamos nuevamente los afloramientos de la Formación La Amarga con resultados pobres.

Visitamos las capas marinas que se exponen en Cerro Lotena, en donde descubrimos



Fig. 17-20. Reconstrucción del esqueleto completo de *Kritosaurus australis*, realizada en los talleres del MACN, en el año 1990.

buenos materiales de cf. *Geosaurus* (cráneo y mandíbulas completos) y el notable ejemplar, prácticamente completo del ictiosaurio *Caypullisaurus bonapartei*, Fernández 1997. Además se colectaron materiales fragmentarios de ictiosaurios y cocodrilos marinos. Después de una breve estadía en Neuquén para efectuar conversaciones con la Dirección de Cultura de la Provincia para tener la libertad de explorar la región, viajamos a Sierra Grande-Los Alamitos, a donde llegamos al día siguiente, parando en la Estancia de Don Pascual Otero, generoso estanciero de la zona de Arroyo Verde. Trabajamos en la localidad fosilífera de Los Alamitos en la extracción de un Titanosauridae descubierto dos años antes por Martín Vince, integrado por numerosos materiales que fueron transportados al Museo de Cipolletti por R. Coria y J. Calvo.

Luego procedimos a la extracción de concentrados de diversos niveles y lugares de los afloramientos de la Formación Los Alamitos, para su cuidadosa observación en el laboratorio de nuestra sección en el Museo de Buenos Aires. En total se obtuvieron 30 bolsas de 50 kg. c/u, de las que 20 fueron enviadas por flete a Bs. As. y las restantes en nuestros vehículos. La revisión de este



Fig. 17-21. Finca de Tripailao, cerca de Paso Córdoba. NGS. 1995.

concentrada realizada por G. Rougier, A. Bonaparte y P. Puerta permitió agregar muchos dientes aislados de mamíferos a los ya existentes en la colección Cretácica de esta localidad. También se lograron numerosos restos pequeños de otros vertebrados, sean peces, anuros, esfenodontes, lacertilios, serpientes, aves y cocodrilos. El regreso a Buenos Aires se efectuó el 26 y 27 de Febrero, un tanto accidentado por los vehículos viejos y mañeros, pero finalmente felices por los resultados obtenidos.

Entre 1990 y 2000 se realizaron diversas expediciones a distintas localidades jurásicas y cretácicas de Patagonia, entre ellas la 14ª y la 15ª expedición a Patagonia con subsidios provenientes no solamente de la NGS sino también de otras fuentes lográndose materiales de especial valor aunque no de la significación científica de los hallazgos excepcionales anteriores.

Los viajes fueron realizados desde el Museo Argentino de Ciencias Naturales y fue-

ron financiados por la National Geographic Society (uno de ellos), por la Fundación Ligabue, de Venecia (cinco de ellos), por la Dinosaur Society (uno de ellos), y otros con fondos obtenidos de las exposiciones de Dinosaurios en Japón.

Los participantes incluyen a personal técnico del Museo de Buenos Aires (O. Gutiérrez, F. Wil, y R. Vacca); de la Fundación-Instituto Miguel Lillo de la Universidad de Tucumán (M. Vince) y numerosos estudiantes de doctorado: G. Rougier, L.M. Chiappe, F. Novas, y asistentes que concurrían al Museo de Buenos Aires (Diego Pol, Analía Forasiepi, Sebastián Apesteguía, Marcelo Isasi, Adrián Giacchino y Agustín Martirelli, entre otros).

Los lugares visitados con más frecuencia han sido las localidades cretácicas de: Los Alamitos, la región de Paso Córdova, arroyo China Muerta (Neuquén), río Agrijo, y región de Malargüe. También se visitó la localidad de Punta Peligro en la provincia de



Fig. 17-22. Trabajo de extracción de *Ligabuesaurus*, en el Cretácico inferior de Cerro León.



Fig. 17-23. Vista lateral de la pelvis de *Zapalasaurus bonapartei*, saurópodo de la Formación La Amarga, cercanías de China Muerta, mostrando el isquion completo, erróneamente descrito por sus autores.



Fig. 17-24. Equipo de trabajo de la Sección Paleovertebrados del MACN. O. Gutierrez; G. Rougier; P. Puerta; R. Coria, el Autor; F. Will; O. Donadío y F. Novas. Aproximadamente 1982.

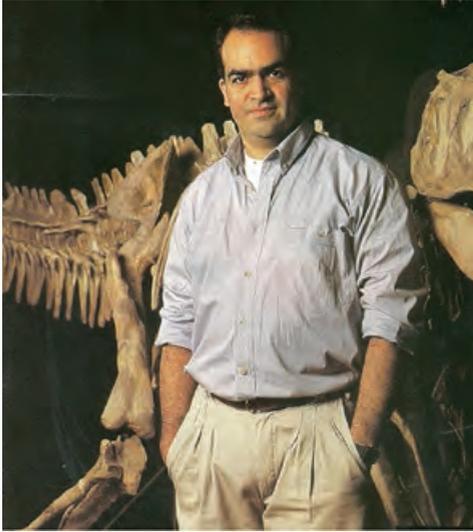


Fig. 17-25. Dr. Fernando Novas. Un constante colaborador del autor, en investigaciones paleontológicas, y en la revisión de la 1ª edición de este libro.

Chubut, en donde se lograron importantes materiales de *Sudamérica*, y se registró por primera vez la existencia del driolestoideo paleoceno *Peligrotherium*, con lo que se documentó la supervivencia de ese grupo de mamíferos gondwánicos mesozoicos en el Terciario Inferior.

En este período iniciamos exploraciones en el Triásico Superior de Río Grande do Sul, gracias a una designación de profesor visitante que gestionó el profesor Dr. Jorge

Ferigolo y que dio lugar al descubrimiento de los pequeños “protomamíferos” en dos importantes localidades fosilíferas del área de Santa María y Candelaria en ese estado brasileño.

También en este período el Ministerio de Educación de España y la Fundación Humboldt de Alemania me otorgaron becas por un año para trabajar en la Universidad Autónoma de Madrid, con el Profesor Sanz, en aves mesozoicas, y en el Naturkunde Museum, con dinosaurios del Jurásico Superior de Tanzania.

16ª Expedición Paleontológica a Brasil

Esta expedición fue efectuada en el año 2000, a dos localidades triásicas de Río Grande do Sul, Brasil, que habían sido visitadas por los Doctores Jorge Ferigolo y Ana María Ribeiro, Eduardo Borsato y el autor, desde la Fundación Zoobotánica de Porto Alegre, en 1998 y 1999. En esta oportunidad el viaje, que se concretó en dos etapas, se realizó desde el IGEO. Instituto de Geología de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, ubicado en Porto Alegre, gracias a las gestiones del Jefe de Paleontología de ese Instituto Prof. Mario Costa Barberena.

Participaron los brasileños Mario Costa Barberena, el padre Daniel Cargnin (como visitante), Claudio Bortoluz del Museo de Mata, Rogerio Rubert y E. Oliveira. Por el lado argentino Daniel Hernández (Plaza



Fig. 17-26. El autor con el Padre Daniel Cargnin.



Fig. 17-27. Padre Daniel Cargini, descubridor del notable yacimiento de Faxinal do Soturno y el autor, 1998.

Huincul), Agustín Martinelli y el suscriptor.

La localidad de Faxinal do Soturno fue trabajada intensivamente, con varias interrupciones por el mal tiempo, con frecuentes lluvias. No obstante se coleccionaron numerosas mandíbulas aisladas de cinodontes muy pequeños que muestran la dentición inferior comparable a la de *Megazostrodon*, lo cual nos alentó mucho por la evidente proximidad al nivel mamaliano.

Se coleccionaron fragmentos craneanos del "ictidosaurio" *Riograndia* y numerosos bloques con restos que pueden corresponder a esfenodontes. Hemos notado que los restos de esfenodontes son los se encuentran con mayor frecuencia.

Desde Faxinal viajamos a la zona de Sao Pedro do Sul y Mata, ambas localidades triásicas ubicadas más al oeste de Santa

María. No se realizaron hallazgos pero sí una provechosa visita al Museo de Mata que posee buenos materiales de cinodontes traversodóntidos al cuidado de Claudio Bortoluz.

De regreso a Faxinal continuamos prospectando y coleccionando algunos fósiles en las areniscas finas de la Formación Caturrita. Las tareas de campo en esta y otras localidades no incluyen la formación de un campamento. En su lugar se para en hoteles económicos y se almuerza y cena en restaurantes o bares. Es una costumbre de los colegas brasileiros a la que nos adaptamos con gusto.

De Faxinal viajamos a la localidad de Sesmaría do Pinhal, 8 km. al oeste de la ciudad de Candelaria, donde localizamos ejemplares excepcionales. Esta localidad fosilífera es muy pequeña y se encuentra a



Fig. 17-28. La Dra. Ana María Ribeiro y el Dr. Jorge Ferigolo extrayendo fósiles de microvertebrados de la Formación Caturrita, cercanías de Candelaria, Río Grande do Sul, Brasil, 1998.

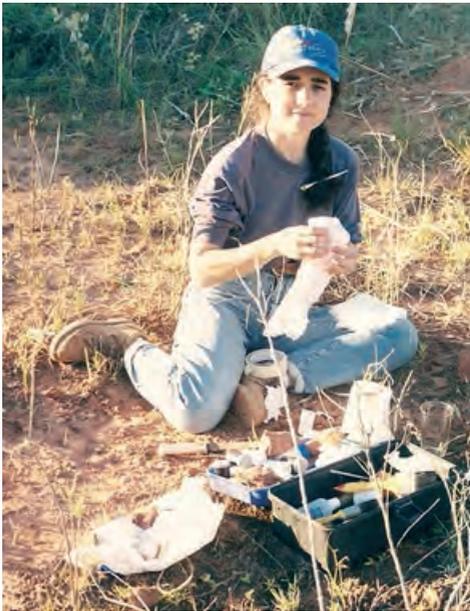


Fig. 17-29. Dra. Ana María Ribeiro, trabajando en el Triásico superior de las cercanías de Candelaria. Río Grande do Sul, Brasil, 1999.

pocos metros de la ruta pavimentada a Santa María, con gran movimiento de vehículos, y en una zona muy poblada por pequeños propietarios de tierras en las que cultivan mayormente tabaco y maíz.

Uno de los ejemplares excepcionales logrados en esta localidad es un cráneo y mandíbulas muy completo de *Riograndia guaibensis*, el que fue preparado preliminarmente por el autor y luego, gracias a la intervención de A.W. Crompton de Harvard, fue terminado de preparar por Charles Schaff, notable preparador del Museum of Comparative Zoology de esa universidad. Posteriormente este cráneo y mandíbulas fue el elemento central de la tesis doctoral de Marina Bento Soares, de Porto Alegre, en 2004.

Otros materiales muy buenos de cráneos y mandíbulas de cinodontes y esfenodontes se localizaron en el reducido lugar descubierto por el autor en 1998, y también a lo largo de la barranca que se extiende hacia el oeste.

El 17 de Mayo de 2000 regresamos a Porto Alegre y me dediqué a iniciar la prepara-

ción del material coleccionado hasta el 25 de Junio, en que iniciamos la 2ª parte del viaje y que habría de extenderse hasta el 10 de Julio. En esta parte del viaje continuamos trabajando en la cantera de Faxinal do Soturno con numerosos hallazgos significativos.

Después de unos 10 a 12 días de trabajo en Faxinal y alrededores viajamos nuevamente a Sesmaria do Pinhal, lugar en donde semanas antes habíamos logrado materiales excepcionales. Un par de horas después de iniciados los trabajos de excavación tuvimos la muy desagradable visita de un Juez de Candelaria acompañado por dos vehículos de la Policía Federal. El Juez se presentó, la policía pidió y anotó nuestros documentos y el Dr. Mario Costa Barberena, Jefe de Paleontología Vertebrados de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, explicó al Juez sobre nuestra misión oficial. A ello el Juez respondió que exigía el permiso para excavaciones paleontológicas expedido por la Dirección Nacional de Producción Mineral, DNPM., Los argumentos de Barberena no convencieron al Juez y éste le otorgó a Barberena 10 minutos para desocupar el lugar. Barberena estuvo muy nervioso y ofuscado y nos pidió que juntáramos todo el equipo para irnos de inmediato.

Curiosamente, unos minutos antes de la llegada del Juez salieron varios huesitos pequeños, muy bien conservados, que no pudimos coleccionar en ese momento por el nerviosismo que lo afectaba a Barberena. De tal modo nos fuimos al hotel, pasamos una noche poco feliz, y al día siguiente, con lloviznas, decidimos volver al lugar de la excavación en una suerte de operación comando y rescatar los huesitos pequeños.

Daniel Hernández, por su agilidad, pequeña talla e inteligencia fue elegido para realizar la misión mientras Agustín y el subscripto lo dejamos frente a la excavación y seguimos lentamente con la camioneta, para luego de 10 minutos volver en busca de Daniel. Este nos esperaba en la

ruta con un par de bolsitas de plástico con los preciados restos. Habíamos rescatado los restos que posteriormente fueron estudiados por Agustín y el subscripto resultando corresponden a un nuevo género y especie de "ictidosaurio", que dedicamos al Dr. Irajá Damiani Pintos y a Daniel Hernández: *Irajatherium hernandezii*. Después de cortas visitas a otros afloramientos triásicos de las cercanías de Santa Cruz do Sul, regresamos a Porto Alegre el 10 de Julio de 2000.

17ª Expedición paleontológica a Patagonia

Fue realizada para coleccionar saurios en dos localidades de la Provincia de Neuquén, un tanto desvinculada de la misión de buscar mamíferos mesozoicos, por lo que no se reseña en más detalle.

18ª. Expedición Paleontológica a Brasil

Esta expedición, financiada por la National Geographic Society no se dirigió a Patagonia sino a los afloramientos del Triásico Superior de Río Grande do Sul, en el sur de Brasil. El objetivo principal de esta expedición fue el de coleccionar más material de cinodontes avanzados que ampliaran nuestros conocimientos sobre la transición Cynodontia-Mammalia, y nos proveyera de nueva información para elaborar una hipótesis sobre los ancestros de los mamíferos más confiable que la propuesta de hace 30 años por Crompton y Jenkins (1973).

Iniciamos el viaje desde Porto Alegre el 14 de Junio (día de mi cumpleaños) de 2002, con la participación de César L. Schultz, Marina Bento Soares, Tiago Krüher (brasileños), y los argentinos Gonzalo Brea, Rodrigo Paz, Daniel Hernández (Plaza Huincul), Agustín Martinelli, Fernando Chávez y el subscripto. Después de llegar a Faxinal do Soturno a unos 200 km. al Oeste de Porto Alegre, cumplimos visitas al Prefecto y a la Jefatura de Policía con resultados positivos.

Iniciamos los trabajos de remoción de

bloques de la capa fosilífera, unas areniscas finas, masivas, muy sólidas de la Formación Caturrita que se exponen en una excavación artificial grande existente a un par de kilómetros al nordeste de Faxinal, el mismo lugar que trabajamos en el año 2000 en compañía de Mario Costa Barberena y el padre Daniel Cargnin.

La remoción de bloques de los niveles propicios de la Formación Caturrita y su posterior fragmentación en pequeños terrones se hace con cortafierros y martillos, resultando una tarea monótona con alegres sobresaltos cuando se logran materiales fósiles importantes que pueden ser reconocidos rápidamente. Con mayor frecuencia se encuentran restos que requieren ser preparados con lupa binocular para ser identificados. Esta labor se prolongó hasta el 8 de Julio en que viajamos a otra localidad fosilífera portadora de la misma fauna encontrada en Faxinal.

Los 24 días de trabajo fueron interrumpidos sólo por 2 o 3 días de lluvia, lo que motivo la construcción de un refugio con una amplia lona suspendida de unos eucaliptos vecinos a la excavación. Los días de trabajo fueron extremadamente fructíferos. Cada día se colectaron unos 25 a 30 pequeños bloques con evidencias de huesos pequeños, una o dos mandíbulas de algunas de las especies fósiles allí presentes, especialmente de sphenodontes. La totalidad del material coleccionado incluyó en total 6 cráneos de los cinodontes *Brasilodon* y *Brasilitherium*, uno de ellos excepcionalmente completo, diversos restos mandibulares y fragmentos craneanos del "ictidosaurio" *Riograndia guaibensis*, unos 15 cráneos de sphenodontes en distinto grado de preservación, la mayor parte del esqueleto del dinosaurio terópodo-prosaurópodo *Guaibasaurus candelariensis* sin el cráneo y las vértebras cervicales, y una serie de restos de un muy pequeño "tecodonte".

A partir del 9 de Julio trabajamos en la localidad fosilífera de las proximidades de la ciudad de Candelaria, en el mismo lugar

en donde el Juez de esa ciudad nos había dado, generosamente, 10 minutos para abandonarla.

En esta oportunidad, antes de ir al lugar a excavar, visitamos al Sr. Prefecto, una excelente persona, y de allí fuimos a visitar al Juez para evitar situaciones incómodas. Nos recibió el mismo Juez que años antes nos obligó, apoyado por la Policía Federal, a abandonar nuestras tareas de excavación por no poseer el permiso correspondiente de la DNPM. En esta oportunidad le mostramos el permiso que la Dirección Nacional de Producción Mineral otorgó a la Universidad Federal de Río Grande do Sul para explorar y extraer fósiles en el Estado de Río Grande do Sul, y le preguntamos si ahora podremos trabajar tranquilos, a lo que respondió amablemente que no habría inconvenientes.

En esta localidad próxima a Candelaria, que se llama Sesmaría do Pinhal, descubrimos por primera vez restos de los pequeños cinodontes muy derivados hacia la condición mamaliana en 1998 en compañía de Jorge Ferigolo y Ana Maria Ribeiro de la Fundación Zoobotánica de Porto Alegre (en donde me desempeñé 2 años con una beca de la CNPq.), descubrimiento que nos abrió las puertas para entrar en el desarrollo de una temática novedosa para la interpretación de la compleja transición Cynodontia-Mammalia.

En esta localidad trabajamos Daniel Hernández, Marina Bento Soares, Sergio Díaz da Silva, Eliseu Veiga Dias, Fernando Chávez, el subscrito y dos operarios que el Sr. Prefecto nos envió desde la Prefectura. La tarea se prolongó por espacio de 4 días y se lograron dos cráneos incompletos, uno de un sphenodonte y el restante de un cinodonte indeterminado, además de diversos restos pequeños no identificables antes de su preparación. Uno de los hallazgos sobresalientes lo realizó Sergio Díaz da Silva partiendo bloques. Se trata de un diente de *Brasilitherium* con la raíz partida longitudinalmente, mostrando la



Fig. 17-30. Integrantes del viaje de estudios y exploración a Faxinal do Soturno, 2005.

presencia de dos canales nutricios bien definidos en tanto que la raíz aún no está bifurcada. O sea que la bifurcación de los canales fue previa a la de la raíz propiamente dicha.

Regresamos a Porto Alegre el 11 de Julio en donde iniciamos la tarea de ordenar lo coleccionado en lugar apropiado para iniciar los trabajos de preparación, los que se prolongaron por el resto del año 2002 y comienzos del 2003. Para la preparación fue necesario pagar a una estudiante muy hábil, y a un ordenanza con recursos del subsidio otorgado al autor.



Fig. 18-31. El Dr. Sebastián Apesteguía, notable descubridor de mamíferos cretácicos del Norte de Patagonia y eficaz colaborador del autor desde su temprana adolescencia.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala F., Teixeira AMS. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Paleontología Africana* **40**: 11-22.
- Ameghino F., 1896. Notas sobre cuestiones de Geología y Paleontología Argentina. *Boletín Instituto Geográfico Argentino*, **17**: 87-119.
- Ameghino F., 1898. Sinopsis geológico- paleontológico. Segundo Censo de la República Argentina. Pp. 112-255.
- Ameghino F., 1899. Nota preliminar sobre el *Loncosaurus argentinus*, un representante de la familia Megalosauridae de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* **49**: 61-62.
- Andreis R.R., Bossi GE, Montardo DK. 1980. O Grupo Rosario do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Anais 31 Congresso Brasil. Geologia* **2**: 659-673.
- Andreis, R.R., 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part 1- Stratigraphy and paleoenvironment. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Paleontología* **3**: 103-110.
- Araújo, D.C., Gonzaga, T.D., 1980. Uma nova especie de *Jachaleria*, Therapsida, Dicynodontia to Triassico do Brasil. II Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía/I Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires). *Actas* 1980: 159-174.
- Archer M., Flannery T.F. y otros, 1985. - First Mesozoic mammal from Australia - an early Cretaceous monotreme. *Nature, London*, **318**: 363-366.
- Arcucci, A., 1987. Un nuevo Lagosuchidae (Thecodontia-Pseudosuchia) de la Fauna de Los Chañares (Edad/Reptil Chañarense, Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* **24**: 95-108.
- Arcucci, A. y Coria, R., 2003. A new Triassic carnivorous dinosaur from Argentina. *Ameghiniana*, **40**: 217-228.
- Ardolino, A. and Delpino, D., 1987. Senoniano (Continentalmarino), Comarca Nordpatagónica, Prov. del Chubut, Argentina. In Congreso Geológico Argentino, N° 10, *Actas* **3**: 193-196. Tucumán Argentina.
- Arid, F.M. y Vizzotto, L.D., 1971. *Antarctosaurus brasiliensis*, um novo sauropode do Cretaceo Superior do Sul de Brasil. *Anais do XXV Congresso Brasileiro de Geologia*, pp. 297-305.
- Averianov, A.O., 2002. Early Cretaceous "symmetrodont" mammal *Gobiotheriodon* from Mongolia and the classification of "Symmetrodonta" *Acta Paleontologica Polonica* **47**: 705-716.
- Barberena, M.C. 1974. Contribuição ao Conhecimento dos Cinodontes Gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Livre Docência, 194 p
- Barberena, M.C., 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas, Porto Alegre*, n. 7, p. 111-127.
- Barberena, M.C., Bonaparte J.F y Sá Teixeira A.M., 1987. *Thrinaxodon brasiliensis* sp. nov., A primeira ocorrência de cinodontes galessauros para o triássico do Rio Grande do Sul. *Anais do X congresso brasileiro de paleontologia*. Rio de Janeiro, 19-25.
- Barberena, M.C.; Faccini, U.F.; Scherer C.M.S., 1993. Situação atual e perspectivas da bioestratigrafia da Formação Santa Maria. In: Simpósio sobre cronoestratigrafia da bacia do Paraná, 1, Rio Claro.
- Barghusen H. 1986. On the evolutionary origin of the therian tensor veli palatini and tensor tympani muscles. In N. Hotton, PD. MacLean, JJ. Roth and EC. Roth (Eds.), *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*, 253-262. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Benedetto, J.L., 1973. Herreriasauridae, nueva familia de saurisquios triásicos. *Ameghiniana*, **10**:89-102.
- Benedetto J. L., 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo, una introducción a la Geología Histórica. Academia Nacional de Ciencias (Córdoba, Argentina). Págs. 1-384.

- Bento Soares, M., 2004. Novos materiais de *Riograndia guaibensis* (Cynodontia, Tritheledontidae) do Triássico Superior de Rio Grande do Sul, Brazil: análise osteológica e implicações filogenéticas. Doctoral thesis Universidad Federal de Rio Grande do Sul Instituto de Geociencias. p.p 1-347.
- Benton, M. J. 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *The Quart. Review of Biology* **58**, p.p. 29-55.
- Bigarella, J.J. y Salamuni, R., 1967. Some paleogeographic and paleotectonic features of the Paraná Basin. En: Bigarella, J.J., Becker, R.D., and Pinto, I.D., (Eds.) *Problems in Brazilian Gondwana Geology*, pp. 235-301.
- Bonaparte, J.F., (en prensa). Los tetrapodos cretácicos de Argentina. *Revista Chilena de Geología*.
- Bonaparte, J.F., 1966. Una nueva "fauna" triásica de Argentina, (Therapsida: Cynodontia y Dicyodontia). Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, **4** (8).
- Bonaparte, J.F. y Bossi, G.E., 1967. Sobre la presencia de dinosaurios en la Formación Pircua del Grupo Salta y su significado cronológico. *Acta Geológica Lilloana*, **9**:25-44.
- Bonaparte, J.F., 1971. Los tetrapodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana* **XXII**: 1-180.
- Bonaparte, J.F., 1972. Los tetrapodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana* **22**: 1-
- Bonaparte, J.F., 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. In: ACTAS V CONGRESO GEOLÓGICO ARGENTINO, Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, **3**: 93-129.
- Bonaparte, J.F. y Sánchez, T., 1974. Restos de un pterosaurio *Puntanipterus globosus* de la Formación La Cruz, Prov. de San Luis, Argentina. *Actas 1er. Congr. Argent. Paleont. y Bioestrat.* **2** : 105-114.
- Bonaparte, J.F., 1975. Nuevos materiales de *Lagosuchus Talampayensis* Romer (Thecodontia, Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañarensis inferior, Triásico Medio de Argentina. *Acta Geológica Lilloana* **13**:5-90.
- Bonaparte JF, Barberena MC. 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). *Journal of Paleontology*. **49**:931-936.
- Bonaparte, J.F., 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia. *Paleontology* **50**:808-820.
- Bonaparte, J.F., Salfity, J.A., Bossi, G.E. y Powell, J.E., 1977. Hallazgo de dinosaurios y aves cretácicas en la Formación Lecho de El Brete (Salta), próximo al límite con Tucumán. *Acta Geológica Lilloana*, **14**:5-17.
- Bonaparte, J.F., 1978. *Coloradia brevis* (Saurischia, Prosauropoda) dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, **15**:327-332.
- Bonaparte, J.F., 1978. *El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrapodos*. *Opera Lilloana* **26**: 1-596.
- Bonaparte, J.F. y Vince, M., 1979. El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosauropoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, **16**:173-182.
- Bonaparte, J.F., 1979. Dinosaurs: A Jurassic assemblage from Patagonia. *Science*, **205**:1377-1379.
- Bonaparte, J.F., 1980. El primer ictidosaurio (Reptilia, Therapsida) de América del sur, *Chalimimia musteloides*, *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, **1**:123-133.
- Bonaparte, J.F. y Gasparini, Z.B. de, 1980. Los saurópodos de los Grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. *Actas V Congreso Geológico Argentino*, **2**:393-406.
- Bonaparte, J.F. y Powell, J.E., 1980. A continental assemblage or tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina. *Memoire Societé Geologique France*, N.S., **139**.19-28.
- Bonaparte, J.F. 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journ. Vertebrate Paleontology* **2**, 362-371.
- Bonaparte, J.F., 1983. El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre America del Sur y del Norte a fines del Cretacico. Tercer Congreso Latinoamericano de paleontología.

- Bonaparte, J.F., Franchi, M.R., Powell, J.E. y Sepúlveda, E.G., 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano) del sudeste de Río Negro, con descripción de *Kritosaurus australis* sp. nov. (Hadrosauridae). Significado Paleogeográfico de los vertebrados. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **39**:284-299.
- Bonaparte, J.F., 1984b. El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre América del Sur y del Norte a fines del Cretácico. *Memorias II Congreso Latinoamericano de Paleontología*, pp. 438-450.
- Bonaparte, J.F., 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. *National Geographic Research*, **1**:149-151.
- Bonaparte, J.F. y Novas, F.E., 1985. *Abelisaurus comehuenensis* gen. et sp. nov., Carnosauria del Cretácico Tardío de Patagonia. *Ameghiniana*, **21**:259-265.
- Bonaparte, J.F. y Soria, M. F., 1985. Nota sobre el primer mamífero del Cretácico Argentino, Campaniano-Maastrichtiano (Condylarthra). *Ameghiniana* **21**: 178-183.
- Bonaparte, J. F. 1986. A new and unusual late cretaceous mammal from Patagonia. *J. Vertebrate Paleontology* **6** (3): 264-270.
- Bonaparte, J.F., 1986a. Les dinosaures (Carnosaures, Allosaurides, Sauropodes, Cetiosaurides) du Jurassique Moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentina). *Annales de Paleontologie*, **72** (3):247-289 y (4):325-386.
- Bonaparte, J.F., 1986b. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana, *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, **2**:63-95.
- Bonaparte, J.F., 1986c. Sobre *Mesungulatum houssayi* y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina, *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, **2**:48-61.
- Bonaparte, J.F., 1986d. The early radiation and philogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. In: Padian, K. (Ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Cambridge University Press pp. 247-258.
- Bonaparte, J.F. y Pascual R., 1987. Los mamíferos (Eotheria, allotheria y theria) de la Formación los alamitos, campaniano de Patagonia, Argentina). IV Congreso latinoamericano de paleontología, Bolivia **1**: 361-378.
- Bonaparte, J.F. y Rougier, G.W., 1987. Mamíferos del Cretácico Inferior de Patagonia. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología **1**: 343-359.
- Bonaparte, J.F. et al., 1987. The late cretaceous fauna of los alamitos, Patagonia, Argentina. Museo Arg. De Ciencias Naturales. Paleont., tomo **III**, (3). 1-76
- Bonaparte, J.F., Kielan-Jaworowska, 1987. Late Cretaceous dinosaur and mammal faunas of Laurasia and Gondwana. Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems pp. 24-28.
- Bonaparte, J. F., and Rougier, G.W. 1987. Mamíferos del Cretácico Inferior de Patagonia. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología* **1**: 343-359.
- Bonaparte, J.F., Novas, F.E., y Coria, R.A., 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Contributions in Science*, **416**:1-42.
- Bonaparte, J.F., 1991a. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Paleontología*, **4**:17-123.
- Bonaparte, J.F., 1991b. The Gondwanian theropod families Abelisauridae and Noosauridae. *Historical Biology*, **5**:1-25.
- Bonaparte, J.F. y Coria, R.A., 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **30**:271-283.
- Bonaparte JF, Crompton AW. 1994. A juvenile probainognathid cynodont skull from the Ischigualasto Formation and the origin of mammals. *Rev. Mus. Arg. Ciencias Naturales "B. Rivadavia"*. **5**(1):1-12.

- Bonaparte, J. F. 1994. Approach to the significance of the Late Cretaceous mammals of South America. *Berliner geowissenschaftliche, Abhandlungen E* **13**: 31–44.
- Bonaparte, J.F., 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissensch. Abh.* **30** : 73-130.
- Bonaparte, J.F., 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, **36**: 115-187.
- Bonaparte, J.F., Ferigolo, J. & Ribeiro, A. M.. 1999. In *Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. (eds. Tomida, Y., Rich, T. & Vickers Rich, P.) 89-109, (*National Science Museum Monographs* **15**, Tokyo.
- Bonaparte, J.F., Ferigolo, J. y Ribeiro, A.M. 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from the Rio Grande do Sul State, Brazil. *Proceeding of the Second Dinosaur Symposium. National Sciences Museum Monographs, Tokyo* **15**: 89-109.
- Bonaparte, J.F., Ferigolo, J. y Ribeiro, A.M. 2001. A primitive Late Triassic 'Ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. *Paleontology* **44**: 623-635.
- Bonaparte JF, Barberena MC. 2001. On two carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bull. Mus. Comp. Zool.* **156**, 59-80.
- Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL, Rubert R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev. Brasil. Paleont.* **5**, 5-27.
- Bonaparte, J.F., Martinelli, A.G., Schultz, C.L. y Rubert, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* **5**: 5-27.
- Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev. Brasil. Paleont.* **8**, 25-46.
- Bonaparte JF, Bento Soares M, Schultz CL. 2006. A new non-mammalian Cynodont from the Middle Triassic of southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals. *CITA*
- Bonaparte, J.F., González Riga, B. y Apesteguía S., 2006. *Ligabuesaurus leanzai* (Dinosauria, Sauropoda) a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Early Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, **27** :364-376.
- Bonaparte, J.F., Brea, G., Schultz, C.L. y Martinelli, A., 2006. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Historical Biology*, pp. 1-10.
- Bonaparte, J.F. y Sues, H.-D. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* **49**: 917-923
- Bonaparte JF, Schultz CL, B. Soares M, Martinelli AG. 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío, Rio Grande do Sul, Brazil. *Rev. Brás.paleont.* **13** (3):233-246.
- Bonaparte JF, Migale LA. 2010. Protomamíferos y Mamíferos Mesozoicos de América del Sur. Museo Municipal de Ciencias Naturales Carlos Ameghino. Mercedes, Buenos Aires. Argentina. Pp.1-441.
- Bonaparte JF. 2011. Miniaturisation and the origin of Mammals. *Historical Biology*. Vol. **24**, 2012 (1):43-48.
- Bonaparte, José F. (2012). «Evolution of the Brasilodontidae (Cynodontia-Eucynodontia)» (pdf). *Historical Biology*: pp. 1–11.
- Bonaparte J. F., Bento Soares M. y Martinelli A., 2012. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural*, volumen 2.
- Bonaparte, J.F.; Brea, G.; Schultz, C.L.; Martinelli, A.G. (2007). "A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil". *Historical Biology* **19** (1): 73–82.
- Brett-Surman, M.K., 1972. The appendicular anatomy of Hadrosaurian dinosaurs. Unpublished thesis, University of California, Berkeley, pp. 1-101.
- Brett-Surman, M.K., 1979. Phylogeny and paleobiogeography of hadrosaurian dinosaurs. *Nature*, **277**:560-562.
- Brink, A.S. 1965. On two new specimens of *Lystrosaurus*-Zone cynodonts. *Palaeont. Africana* **9**, 107-122 .

- Brinkman, D. y Sues, H.D., 1987. A staurikosaurid dinosaur from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina and the relationships of the Staurikosauridae. *Paleontology*, **30**:493-503.
- Broili, F. y Schroeder, J., 1935. Über den Schadel von Gomphognathus Seeley Sitzungsber. bayer. Akad. Eiss. München, **9**: 115-182.
- Broom R. 1912. On a new type of Cynodont from the Stormberg. *Annals of the South African Museum*. **7**:334-336.
- Buissonjé, P.H., 1980. *Santanadactylus brasiliensis* a long necked, large pterosaur from the Aptian of Brazil. *Proc. Koninkl. Akad. Wetensch.* **83** : 145-172.
- Butler, P. M., 1939. The teeth of the Jurassic mammals. *Proceedings of the Zoological Society of London* **109**: 329-356.
- Cabrera A., 1943. El primer hallazgo de Terápsidos en la Argentina". *Not. Del Mus. de la Plata Paleont.* N° 55.
- Cabrera, A., 1947. Un saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia. *Notas del Museo de La Plata*, **12** (95):1-17.
- Calvo, J.O., 1991. Huellas de dinosaurios en la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), de Picún Leufú, Provincia del Neuquén, República Argentina (Ornithischia-Saurischia). *Ameghiniana*, **28**:241-258.
- Calvo, J.O. y Bonaparte, J.F., 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **28**:303-310.
- Calvo, J.O. y Salgado, L., 1995. *Rebbachisaurus tessonei* a new sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina: new evidence on the origin of the Diplodocidae. *GAIA*, **11**: 13-33.
- Calvo, J.O., Rogers, R. y Moreno, K., 2004. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana*, **41** :555-563.
- Campos, D. y Kellnber, A., 1985. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. *Anais Acad. Brasol. Cienc.*, **57**: 453-466.
- Carlini AA, Pascual R, Reguero MA, Scillato-Yané GJ, Tonni EP., Vizcaíno SF., 1990. The first Paleogene land placental mammal from Antarctica: Its paleoclimate and paleobiogeographical bearings. ICSEB IV (Fourth International Congress of Systematics and Evolutionary Biology), Abstracts: 325, Maryland, USA.
- Carvalho, I. S., Avilla, S.L., y Salgado, L., 2003. *Amazonsaurus maranhensis* (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. *Cretaceous Research*, **24** :697-713.
- Casamiquela, R.M. 1961. Sobre la presencia de un mamífero en el primer elenco (icnológico) de vertebrados de Latinoamérica (Noticia). *Physis* **22** (63): 225-233.
- Casamiquela, R.M., 1962. Sobre la pisada de un presunto "Sauria" aberrante en el Liásico de Neuquén (Patagonia). *Ameghiniana*, **2**, **10**; 183-186.
- Casamiquela, R.M., 1963. Consideraciones acerca de *Amygdalodon* Cabrera (Sauropoda, Cetiosauridae) del Jurásico Medio de la Patagonia. *Ameghiniana*, **3** (3):79-95.
- Casamiquela, R.M., 1964a. *Estudios Icnológicos. Problemas y Métodos de la Icnología*. Gobierno de la Provincia de Río Negro, Ministerio de Asuntos Sociales, pp. 1-229.
- Casamiquela, R.M., 1964b. Sobre un dinosaurio hadrosaurio de la Argentina. *Ameghiniana*, **3**:285-312.
- Casamiquela, R.M., 1967. Un nuevo dinosaurio ornitíscuo triásico (*Pisanosaurus mertii*) de la Formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana*, **5**:47-64.
- Casamiquela, R.M., Corbalán, J. y Franquesa, F., 1969. Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico Superior de Chile. *Boletín del Instituto de Investigaciones Geológicas*, **25**:1-31.
- Casamiquela, R.M., 1974. *Herbstosaurus pigmaeus* (Coeluria, Compsognathidae) del Jurásico Medio del Neuquén (Patagonia Septentrional). Uno de los más pequeños dinosaurios conocidos. *Actas 1er. Congr. Argent. Paleont. y Bioestrat.*, **2** :87-101.

- Casamiquela, R.M., 1978. La zona litoral de la transgresión maastrichtiense en el norte de la Patagonia. Aspectos ecológicos. *Ameghiniana*, **15** (1-2):137-148.
- Casamiquela, R.M., 1980. La presencia del género *Plateosaurus* (Prosauropoda) en el Triásico Superior de la Formación El Tranquilo. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, **1**:143-158.
- Chiappe, L.M., 1988. A new trematochampsid crocodile from the Early Cretaceous of northwestern Patagonia, Argentina, and its paleobiogeographical and phylogenetic implications. *Cretaceous Research*, **9**:379-389.
- Chornogubsky, L. 2011. New remains of the dryolestoid mammal *Leonardus cuspidatus* from the Los Alamitos Formation (Late Cretaceous, Argentina) *Paläontologische Zeitschrift*; 2011: 343 - 350
- Chimento N.R., Agnolin F.L. y Novas F.E., 2012. The patagonian fossil mammal *Necrolestes*: a Neogene survivor of Dryolestoida. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, n.s **14** (2): 261-306.
- Chow, M., and Rich T.H., 1982. *Shuotherium dongi*, n.gen. and sp., a therian with pseudo- tribosphenic molars from the Jurassic of Sichuan, China. *Australian Mammalogy* **5**: 127-142.
- Cifelli, R. L., and Madsen, S.K., 1986. An Upper Cretaceous symetrodont (Mammalia) from southern Utah. *Journal of vertebrate Paleontology* **6**: 258-263.
- Cifelli, R. L., and Madsen, S.K., 1998. Triconodont mammals from the medial Cretaceous of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**: 403-411.
- Cifelli, R. L., Wible, J.R., and Jenkins, F. A., Jr. 1998. Triconodont mammals from the Cloverly Formation (Lower Cretaceous), Montana and Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**: 237-241.
- Cifelli, R. L., and Madsen, S.K., 1999. Spalacotheriid symetrodonts (Mammalia) from the medial Cretaceous (upper Albian or lower Cenomanian) Mussentuchit local fauna, Cedar Mountain Formation, Utah, USA. *Geodiversitas* **21**: 167-214.
- Cisneros, J.C. y Schultz, C.L., 2003. *Soturnia caliodon* a procolophonid reptiles from the Upper Triassic of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie un Paläontologie*, **227**: 365-380.
- Clemens, W. A., 1968. Origin and evolution of marsupials. *Evolution* **22**: 1-18.
- Clemens, W. A., 1979. Marsupialia. In J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W.A. Clemens (eds.), *Mesozoic Mammals: The First Two-thirds of Mammalian History*, 192-220. University of California Press, Berkeley.
- Colbert, E.H. & Mook,C.C. 1951. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. *Bull American Mus. Nat. Hist.* **97**, 147-182.
- Colbert, E.H., 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*, **2405**:1-39.
- Colbert, E. H. y Kitching, J.W. 1977. Triassic cynodont reptiles from Antarctica. *American Museum Novitates*, **2611**: 1-30.
- Colbert, E.H. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Bulletin of the Museum of Northern Arizona* **57**: 1-160.
- Cope, E. D. 1884. The Tertiary Marsupialia. *American Naturalist* **18**: 686-697.
- Coria, R.A., 1994. On a monospecific assemblage of sauropod dinosaurs from Patagonia: implications for gregarious behavior. *GAI A* **10**: 209-213.
- Coria, R.A. y Salgado, L., 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature*, **377** :224-226.
- Coria, R.A. y Salgado, L., 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia, Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South América. *Journ. Vert. Paleont.*, **16** : 445-457.
- Coria, R. y Salgado, L., 1996. "*Loncosaurus argentinus*" Ameghino, 1899 (Ornithischia, Ornithopoda): a revised description with comments on its phylogenetic relationships. *Ameghiniana* **33** (4): 373-376.
- Coria, R. y Salgado, L., 1998. A basal Abelisauria Novas, 1992 (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *GAI A*, **15**: 89-102.

- Coria, R.A., 2001. New theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press. Pp. 3-9.
- Coria, R.A. y Currie, P.J., 2002. The braincase of *Giganotosaurus carolinii* (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journ. Vert. Paleont.*, **22** :802-811.
- Coria, R.A., Chiappe, L. y Dingus, L., 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda, Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journ. Vert. Paleont.* **22** : 460-465.
- Coria, R.A. y Calvo, J.O., 2002. A new iguanodontian ornithopod from Neuquen Basin, Patagonia, Argentina. *Jour. Vert. Paleont.*, **22**: 503-509.
- Coria, R.A. y Carabajal, A. P., 2004. Nuevas huellas de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) del Jurásico de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, **41** :393-398.
- Coria, R.A. y Currie, P.J., 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas*, **28** :71-112.
- Cope, E. D., 1884. The Tertiary y Marsupialia. *American Naturalist* **18**: 686-697
- Cox CB. 1968. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna IV. The Dicyodont fauna. *Breviora*, Mus. Comp. Zoology, **295**:1-27.
- Crompton AW. 1958. The cranial morphology of a new genus and species of ictidosaurian. *Proc. Zool. Soc. London*, **130**:183-216.
- Crompton, A.W. y Charig, A.J., 1962. A new ornithischian from the Upper Triassic of South Africa. *Nature*, **196**:1074-1077.
- Crompton, A.W. 1963. Tooth replacement in the cynodont *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Annals South African Museum* **46**, 479-521
- Crompton, A. W. 1964. On the skull of *Oligokyphus* bulletin of the british museum (natural history) geology. Vol.9 no.4.
- Crompton AW, Jenkins SF. 1968. Molar occlusion in Late Triassic Mammals. *Biological Reviews*. **43**:427-458
- Crompton AW. 1971. The origin of the tribosphenic molar. In: Kermack DM, Kermack KA. (Eds). *Early Mammals*. Zoological Jour. Linnean Soc. **50**:65-87.
- Crompton AW, Jenkins FA. 1973. Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **1**:131-155.
- Crompton, A.W. 1974. The dentitions and relationships of the southern african Triassic mammals *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*. *Bull. British Museum (Nat. Hist.)*, **Geology** **24**: 399-437.
- Crompton, A.W. & Jenkins, F.A. 1979. In *Mesozoic mammals, the first two-thirds of mammalian history*. (eds. Lillegraven, J.A., Kielan-Jaworowska, Z. & Clemens, W) 59-73 (University of California Press).
- Crompton AW, Sun A-L. 1985. Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*. **85**: 99-119.
- Crompton AW, Luo Z-L. 1993. Relationships of the liassic mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri* and *Dinnetherium*. In: Szalay, F., Novacek, M and Mckenna, M. *Mammal Phylogenetic I*. pp 30-44. Springer- Verlag.
- Dalla Vecchia, F.M., 1998. Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian) limestones of SW Istria (Croatia). *Geol. Croat.* **51/2** : 105-134.
- Das D.P., Gupta A. 2012. A New Cynodont Recorded from the Lower Triassic Panchet Formation, Damodar Valley. *Journal Geol. Soc. Of India*. Vol. **79**. PP. 175-180.
- Dashzeveg, D., 1975. New primitive therian from the Early Cretaceous of Mongolia. *Nature* **256**: 402-403.
- Datta, P. M., and D. P. Das. 1996. Discovery of the oldest fossil mammal from India. *India Minerals*, **50**: 217-222.
- Dietrich, W. O. 1927. *Brancatherulum* n. g., ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Ostafrika. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* **1927**: 423-426.

- Dong, Zhiming, 1983. The dinosaurian remains from Sichuan Basin, China. *Paleontología Sinica*, **162**, NS, C, (23):1-145.
- Ezcurra, M.D., 2006. The cranial anatomy of the coelophysoid theropod *Zupaysaurus rougieri* from the Upper Triassic of Argentina. *Historical Biology*, pp 1-18.
- Ferigolo, J., 1999. Late Pleistocene South-American land-mammal extinctions. The infection hypothesis. *Cuatern. S. America and Antarct. Peninsula. Balkema, Rotterdam*. Pp. 279-310.
- Ferigolo, J. 2000. Esfenodontídeos do Neo-triássico/Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. En: M. Holz and L.F. De Ros (eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS Porto Alegre, pp. 236-245.
- Fernández M. 2007. Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Journal of Paleontology* **81** (2): 368-375.
- Flynn J. J., Parrish J. M., Rakotosamimanana B., Simpson W. F. & Wyss A. R., 1999. A Middle Jurassic mammal from Madagascar. *Nature*, **401**: 57-60.
- Forasiepi A.M., Martinelli A.G. and Rougier G.W., 2004. Un nuevo mamífero del Jurásico de Patagonia, Formación Cañadón Asfalto, Provincia del Chubut. *Ameghiniana* **41**: 46R.
- Forasiepi A.M., Coria R.A., Hurum J., (y otros), 2012. First dryolestoid (Mammalia, Dryolestoidea, Meridiolestida) from the Coniacian of Patagonia and new evidence on their early radiation in South America. *Ameghiniana* **49**(4): 497-504.
- Fourié S. 1974. The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* seeley. *Annals of the South African Museum*. **65**(10):337-400.
- Franchi, M. R. and Sepúlveda, E. G., 1983. Descripción geológica de la Hoja 41h, Cona Niyeu, Provincia de Río Negro. Servicio Geológico Nacional. Informe inédito. Buenos Aires.
- Gallina, P.A. y Apesteguía S., 2005. *Cathartesaurus anaerobica*, a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. *Rev. Mus. Argent. C. Naturales*, **7**: 153-166.
- Galton, P.M. y Cluver, M.A. 1976. *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). *Annals South African Museum* **69**: 121-159.
- Galton, P.M., 1977. *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. *Palaeontologische Zeitschrift*, **51**:234-245.
- Gasparini, Z., Vignaud, P., Chong, G., 2000. The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach. *Bulletin Société Géologique de France* **171** (6): 657-664.
- Gauthier, J.A., R. Estes, y K. de Queiroz. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. En: R. Estes y G. Pregill (eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press, pp. 15-81.
- Goin FJ., Reguero MA., Pascual R. y otros, 2006. First gondwanatherian mammal from Antarctica. In: Francis JE., Pirrie D., Crame JA. (eds) *Cretaceous-tertiary high-latitude palaeoenvironments*, James Ross Basin, Antarctica, vol 258. Geological Society, London, Special Publications, pp. 135-144.
- F. J. Goin, M.F. Tejedor, L. Chornogubsky, G.M. López, J.N. Gelfo, M. Bond, M.O. Woodburne, Y. Gurovich, M. Reguero (2012). Persistence of a Mesozoic, non-therian mammalian lineage (Gondwanatheria) in the mid-Paleogene of Patagonia. *Naturwissenschaften* **99** (6): 449-463.
- Gow, C. E. 1980. The dentitions of the Triheledontidae (Therapsida: Cynodontia). *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **208**:461-481.
- Gow, C. E. 1985. A new skull of *Megazostrodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Elliot Formation (lower Jurassic) of southern Africa. *Palaeontologia Africana* Volumen 26, number 2.
- Gow, C.E., 1986. The side wall of the braincase in cynodont therapsids, and a note on the homology of the mammalian promontorium. *South African Journal of Zoology*, **21** (2): 136-148.

- Gow, C. E. 2001. A partial skeleton of the trithelodontid *Pachygenelus* (Therapsida, Cynodontia). *Palaeontologica Africana* **37**: 93-97.
- Gonzalez Diaz, E.F., 1967. El hallazgo de Infra?- Mesotriásico continental en el sur del área pedemontana mendocina. *Acta Geológica Lilloana* **8**:101-134.
- Gurovich Y. y Beck R., 2009. The Phylogenetic Affinities of the Enigmatic Mammalian Clade Gondwanatheria. *J. Mammal Evol* **16**: 25-49.
- Hahn G., 1977. Neue Schädel-Reste von Multituberculaten (Mamm) aus dem Malm Portugals. *Geologica et Paleontologica* **11**: 161-186.
- Hahn G., Lepage JC, Wouters G., 1984. Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Medernach, Großherzogtum Luxemburg. *Bull Soc. Belg. Géol.* Vol 93, Nro. 4 Pp. 357-373.
- Hahn, G.; Wild, R. & Wouters, G., 1987. Cynodontier Zähne aus der Ober Trias von Gaume (S. Belgien). *Memoirs pour Explication Cartes Géologiques et Minières de la Belgique*, **25**: 1-33.
- Hallam, A., 1983. Early and Mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the Central Atlantic seaway. *Palaeoecology, Palaeoclimatology, etc.*, **43**:181-193.
- Haughton, S. H., 1924. A bibliographic list of PreStormberg Karroo Reptilia, with a table of horizons. *Ibid.*, **12**: 51-104.
- Heinrich, W.D., 1998. Late Jurassic mammals from Tendaguru, Tanzania East Africa. *J. Mamm. Evol.* **5**: 269-290
- Heinrich, W.D., 1999. First Haramiyid (Mammalia, Allotheria) from the Mesozoic of Gondwana. *Mitt Mus Naturk Berl Geowiss* **2**: 159-170.
- Heinrich, W.-D., 2001. New records of *Staffia aenigmatica* (Mammalia, Allotheria, Haramiyida) from the Upper Jurassic of Tendaguru in southeastern Tanzania, East Africa. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* **4**: 239-255.
- Henkel S. und Krebs B., 1969. Zwe Säugetier- Unterkiefer aus der Unteren Kreide von Uña (Prov. Cuenca, Spanien). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh. H.* **8**: 449-463.
- Henkel S. and Krebs, B., 1977. Der erste Fund eines Säugetier Skelettes aus der Jura-Zeit. *Umschu in Wissenschaft und Technik* **77**: 217-218.
- Hillenius, W.J., 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. *Evolution*, **48**, (2): 207-229.
- Hopson J.A. Personal Comunicacion.
- Hopson J.A., and Crompton , A.W., 1969. Origin of mammals. In T. Dobzhansky, M.K. Hecht, and W.C Steere (eds.), *Evolutionary Biology*, Vol. 3, 15-72. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Hopson, J.A., J. W. Kitching., 1972. A revised classification of cynodonts. *Paleontologia Africana*, **14**: 71-85.
- Hopson JA. 1991. Systematics of the non-mammalian Synapsida and implications for pattern of evolution in Synapsida . In: H.-P. Schultz and L. Traueb (eds) *Origin of the higher groups of tetrapods*. Pag. 635-693. Comstock Publication Association. Cornell University Press.
- Hopson JA, Barghusen H R. 1986. In: *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles* (eds. Hotton N, MacLean PD. Roth JJ, Roth EC.) 83-106. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Hopson JA., and Rougier, G.W., 1993. Braincase structure in the oldest known skull if a therian mammal: implications for mammalian systematics and cranial evolution. *American Journal of Science* **293**: 268 – 299.
- Hopson JA. 1994. Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. In: RS. Spencer (edt). *Major features of vertebrate evolution*. 190-219. The Palaentological Society Knoxville.
- Hopson, J.A. Personal communication, (2002).
- Hopson JA, Kitching J. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian Cynodonts. *Bull. Mus. Comp. Zool.* **156**:5-35.

- Huene, F. von, 1929. Los saurisquios y ornitisquios del Cretácico Argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 3, S2, pp. 1-194.
- Huene, F. von, 1931. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Südamerika. *Neues Jahrbuch Mineralogie und Geologie*, B 66: 181-198.
- Huene, F., 1935-1942. Die Fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. München.
- Ihering, R. von, 1911. Fosseis de Sao José do Rio Preto. *Revista do Museu Paulista*, 8:141-146.
- Jain, S.L., et al., 1977. Some characteristics of *Barapasaurus tagorei*, a sauropod dinosaur from the Lower Jurassic of Deccan, India. *Fourth Gondwanian Symposium*, Calcutta, pp. 204-220.
- Janensch, W., 1929. Die Wirbelseule der Gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica*, suppl. 7:41-133.
- Janensch, W., 1936. Die Schadel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica*, suppl. 7:147-198.
- Jensen, J.A., 2001. The Road to Chilecito. Queen Victoria Museum and Art Gallery, pp. 1-183.
- Jenkins F.A. 1971. The postcranial skeleton of african Cynodonts. Peabody Museum of Natural History Yale University. Bulletin 36. pp. 1-236.
- Jenkins F.A, Parrington FR. 1976. The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London*.
- Jenkins, FA., Jr. Y Schaff, C. R., 1988. The Early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 1-24.
- Jenkins FA, Gatezy FM, Shubin NH, Amaral WW. 1997. Haramiyids and Triassic mammalian evolution. *Nature* 385:715-718.
- Kellner, A. y Campos, D., 1988. Sobre um novo Pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasil. Ciênc.*, 60 :459-469.
- Kellner, A., 1989. A new edentate Pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil. *Anais Acad. Brasil. Ciênc.*, 61 : 439-446.
- Kellner, A., 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrb. Palänt. Abh.*, 199 : 151-166.
- Kellner, A., 1999. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia* 49 : 1-8.
- Kellner, A. y Azevedo, S., 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *Proc. 2nd. Gondwan. Dinos. Symp. National Science Mus. Monographs* 15 :111-142.
- Kellner, A. y Campos, A.D., 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science*, 297 : 389-392.
- Kellner, A. 2006. Pterossauros : Os Senhores do Céu do Brasil. Vieira y Lent Editorial, Rio de Janeiro, Brasil. Pp. 1-175.
- Kemp T. 1979. The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 285, 73-122.
- Kemp T. 1980. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function and evolution of the postcranial skeleton. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 288, 217-258.
- Kemp T. 1982. Mammal-like Reptiles and the origin of mammals. Academic Press, London. 1-363.
- Kemp, T.S. 1983. The interrelationships of mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 77: 353-384
- Kemp T. 2005. The Origin & Evolution of Mammal. Oxford University Press. pp.1- 331.
- Kermack DM, Kermack KA, Mussett F. 1968. The welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *Journal of the Linnean (Zool.)*. 47(312):407-423.
- Kermarck KA., and Kielan-Jaworowska, Z., 1971. Therian and non-therian mammals. In D.M. Kermarck and K.A. Kermarck (eds.), *Early Mammals*, 103-116. *Zoological Journal of the Linean Society* 50, supplement, 1, London.

- Kermack KA, Mussett F. 1973. The lower jaw of *Morganucodon*. Zool. Journ. Linnean Soc.53, 87-175.
- Kermack KA, Mussett F, Rigney HW. 1981. The skull of *Morganucodon*. Zoological Journal of the Linnean Society, 71, 1-158.
- Kielan-Jaworowska, Z., and Bonaparte, J. F. 1996. Partial dentary of a multituberculate mammal from the Late Cretaceous of Argentina and its taxonomic implications. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 145: 1-9.
- Kielan-Jaworowska Z, Cifelli CL, Luo ZX. 2004. Mammals from the age of dinosaurs. 1-630. (Columbia University Press, New York).
- Kielan-Jaworowska Z., Ortiz-Jaureguizar, E., y otros, 2007. First ?cimolodontan multituberculate mammal from South America. *Acta Paleontologica Polonica* 52: 257-262.
- Krause, D. W. 1983. Jaw movement, dental function, and diet in the Paleocene multituberculate *Ptilodus*. *Paleobiology* 8: 265-281.
- Krause DW., Kielan-Jaworowska Z. and Bonaparte, J.F. 1992. *Ferugliotherium* Bonaparte, the first known multituberculate from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 351-376.
- Krause DW., Bonaparte JF., 1993. Superfamily Gondwanatherioidea: A previously unrecognized radiation of multituberculate mammals in South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 9379-9383.
- Krause DW., Hartman J.H. y otros, 1994. Late Cretaceous mammals. *Nature* 368: 298.
- Krause DW., Hoffmann S., and Groenken JR., 2012. The first cranial remains of a gondwanatherian mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program with Abstracts*: 123
- Krebs B., 1985. Theria (Mammalia) aus der Unterkreide von Galve (Provinz Teruel, Spanien). *Berliner geowissenschaftliche, Abhandlungen A* 60: 29-48.
- Krebs B., 1991. Das Skelett von *Henkelotherium guimarotae* gen. et. sp. nov. (Eupantotheria, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Berliner geowiss. Abh. A* 133.
- Krebs B., 1993. Das GebiB von *Crusafontia* (Eupantotheria, Mammalia)- Funde aus der Unter-Kreide von Galve und Uña (Spanien). *Berliner geowiss. Abh. E.* 9: 233-252
- Krebs B., 1998. *Drescheratherium acutum* gen. et. sp. Nov., ein neuer Eupantotherier (Mammalia aus dem Oberen Jura von Portugal. *Berliner geowiss. Anh. E.* 28: 91-111
- Krusat, G. 1991. Functional morphology of *Haldanodon expectatus* (Mammalia, Docodonta) from the Upper Jurassic of Portugal. In Z. Kielan-Jaworowska, N. Heintz, and H.A Nakrem (eds.), *Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, 37-38. Contributions from the Paleontological Museum, University of Oslo, 363, Oslo.
- Kuehne W. G., 1956. The liassic therapsid *oligokyphus*. British Museum (Natural History), London.
- Langer, M.C., Abdala, F., Richter, M. y Benton, M. J. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris* 329: 511-517.
- Langer, M.C. 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios* 23: 1-40.
- Langer, M.C. 2004. Basal Saurischia. In: Weishampel DB, Dodson P., Osmolska H., editors. *The Dinosauria*. The University of California Press. p 25-46.
- Langer, M. C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 19:205-218.
- Lavocat, R., 1954. Sur les dinosauriens du continental intercalaire des Kem Kem de la Daoura. *C.R. 19^e. Intern. Geol. Cong. Alger*, 3 : 65-68..
- Leal, L.A., Azevedo, S., Kellner, A. y Da Rosa, A., en prensa. A new early dinosaur from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. Ms pp. 1-30.

- Leanza, H., 1999. The Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from southern Neuquén Basin, Argentina. *Intern. Symp. Mesoz. Terrest. Ecosystems. Field Guide*. Pp.1-23..
- Leanza, H.A., Apesteuguía S., Novas F.E., and de la Fuentes M.S., 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquina Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25 (1) : 61-87.
- Leonardi, G. y Duszczac, S.C., 1977. Ocorrencia de Titanosauridae (Sauropoda, Atlantosauridae) na Formacao Baurú (Cretáceo Superior) em Guararapes, Sao Paulo. *Actas 1er. Simposio Geología Regional, Sociedad Brasileira de Geología, Nucleo Sao Paulo*, pp. 396-403.
- Leonardi, G., 1984. Le impronti fossili di dinosauri. En: Bonaparte, J.F., Colbert, E.H., Currie, P.J. *et al.* (Eds.) *Sulle orme dei dinosauri*, Erizzo, Venezia, pp. 165-186.
- Leonardi, G. y Borgomanero, G., 1985. *Cearadactylus atrox*, novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Coletânea Trabalhos Paleontológicos; Geología*: 75-80.
- Leonardi, G. y Oliveira, F.H., 1990. A revision of the Triassic and Jurassic tetrapod footprints of Argentina and a new approach on the age and meaning, etc. *Revista Brasileira de Geociencias*, 20:216-229.
- Lillegraven J.A., Kilan-Jaworowska, Z. and Clemens W.A., 1979. Mesozoic mammals the first two-thirds of mammalian history. University of California Press pp: 1-311.
- Lillegraven AJ, Krusat G. 1991. Cranio- mandibular anatomy of *haldanodon expectatus* (Docodonta; Mammalia) from the late Jurassic of Portugal and its implications to the evolution of mammalian characters.
- Liu J., Powell, J., 2009. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *American Museum Novitates*, vol. 3674: 1-19.
- Liu J., Olsen P. 2010. The Phylogenetic Relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*. On line.
- Lucas S.G., Oakes W. 1988. A Late Triassic cynodont from the American southwest. *Palaeontology* 31:445-449.
- Lucas S.G., Hunt A. 1990. The oldest mammal. *New Mexico Journal of Science*. 30:41-49.
- Lucas S.G., Luo ZX. 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: the oldest mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 13: 309-334.
- Luo, Z.X., 1994. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian character. In NC. Fraser and H-D Sues (Eds.), in the shadow of the dinosaur-Early Mesozoic tetrapods 98-128. Cambridge University Press, Cambridge.
- Luo Z.X., Crompton AW. 1994. Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. *Journ Vertebrate Paleont.* 14, 341-374.
- Luo Z.X., Cifelli RL, Kielan-Jaworowska Z. 2001. Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature* 409: 53-57.
- Luo ZX, Crompton AW, Sun A-L. 2001. A new mammal from the Early Jurassic adn evolution of mammalian characteristics. *Science* 292:1535-1540.
- Luo ZX, Kielan-Jaworowska Z, Cifelli, RL. 2002. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaentologica Polonica* 47:1-78.
- Luo ZX. 2004. Personal Communication.
- Luo ZX. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature. Reviews*. Vol. 450. Pp. 1011-1019
- Luo ZX., Ji, Q. and Yuan, C.X., 2007. Convergent dental evolution in pseudotribosphenic and tribosphenic mammals. *Nature* 450: 93-97.
- Lydekker, R., 1877. Notices of new and other vertebrata from Indian Tertiary and Secondary rocks. *Rec. Geological Survey of India* 10: 30-43.
- Lydekker, R., 1893. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata*, 2:1-14.
- Madsen, J.H., 1976. *Allosaurus fragilis*, a revised osteology. *Utah Geological and Mineralogical Survey Bulletin*, 109:1-163.

- Maier, W., 1993. Cranial morphology of the therian common ancestor, as suggested by the adaptations of neonate marsupials. In: F.S. Szalay, M.J. Novacek & M. McKenna (eds.) *Mammal Phylogeny. Mesozoic Differentiation, Multituberculates,...*etc. Springer Verlag, p. 165-181.
- Maier W. 2006. Personal Communication.
- Marsh, O.C., 1887. American Jurassic mammals. *American Journal of Science* **33**: 326-348.
- Makovicky, P.J., Apesteguía, S. y Agnolin, F.L., 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature*, **437** :1007-1011.
- Martill, D.M., Cruickshank, A.R., Frey, F.,...etc., 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Journal Geolog. Society London*, **153** :5-8.
- Martin, T., 1997. The premolars of *Crusafontia cuencana* (Dryolestidae, Mammalia) from the Early Cretaceous (Barremian) of Spain. *Berliner geowissenschaftliche, Abhandlungen E* **28**: 119-126.
- Martin T., 1999. Dryolestidae (Dryolestoidea, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Abhand. Der Senckenberg. Natur. Gesellsch.* vol. **550**: 1-119.
- Martinelli AG, Bonaparte JF, Schultz CL, Rubert R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana. (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.)* **42** (1):191-208.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A., (en prensa). Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro Province, Patagonia, Argentina. Pp. 1-46 y figs.
- Martinelli AG, Rougier GW. 2007. On *Chalimimia musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina. *Journ. Vertebrate Paleontology.* **27** (2):442-460.
- Martinelli AG, Soares MB, Rougier GW. 2011. *Brasilitherium* and the origin of mammalian features. On line. X Paleontological Congress, San Juan. September 2011.
- Martinelli, A. G. & Bonaparte, J.F. 2011. Postcanine replacement in *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) and its bearing in cynodont evolution. Pp. 179-186. En: *Dinosaurios y Paleontología desde América Latina* (J. Calvo, J. Porfiri, B. González Riga y D. Dos Santos, Eds.), Anales del III Congreso Latinoamericano de Paleontología (Neuquén, 2008), Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza. ISBN 978-950-39-0265-3.
- Martínez R.N., May, C.L. and Forster, C.A., 1996. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina) with comments on eucynodont phylogeny. *J. Vert. Paleontol.* **16**: 271-284.
- Martínez, R., Giménez, O., Rodríguez, J. y Bochaty, G., 1986. *Xenotarsosaurus bonapartei* gen. et sp. nov. (Carnosauria-Abelisauridae), un nuevo Theropoda de la Formación Bajo Barreal, Chubut, Argentina. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, **2**:23-31.
- Martínez, R., 2001. Anatomía of *Massospondylus mognai* (Dinosauria-Sauropodomorpha) y filogenia de Sauropodomorpha basal. Geología y tafonomía de la Formación Cañón del Colorado (Jurásico Inferior), San Juan, Argentina. Tesis Doctoral inédita. Universidad Nacional de San Juan. Pp. 1-254 y atlas.
- Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M., 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journ. Verteb. Paleont.*, **24** : 107-120.
- Martínez R, Fernández E, Alcober O. 2011. A new advanced eucynodont (Synapsida, Cynodontia), from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, Northwestern Argentina. On line. X Paleontological Congress, San Juan. Sept. 2011.
- McIntosh, J.S., 1990. Sauropoda. En: Weishampell, D.B., Dodson, P., and Osmolska, H., (Eds.) *The Dinosauria*. University of California Press, pp. 345-407.

- McKenna M, Bell S. 1997. Classification of Mammals. Above the Species Level. Col. Univ. Press. NY. Pp. 1-631.
- Mendrez, C.H. 1972. Revision du genre *Protocynodon* Broom 1949 et discussion de sa position taxonomique. *Palaeont. Africana* **14**, 19-50.
- Molnar, R., Kurzanov, S. y Dong Zhiming, 1990. Carnosauria. En: Weishampel, D.B., Dodson, P., and Osmolska, H., (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, pp. 169-209.
- Mones, A., 1987. Gondwanatheria, un nuevo orden de mamíferos sudamericanos (Mammalia: Edentata: ?Xenarthra). *Com. Paleont. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, **1** (18): 237-240.
- Montanelli, S.B., 1987. Presencia de Pterosauria (Reptilia) en la Formación La Amarga (hauertiviano-Barremiano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **24**:109-113.
- Musachio, E.A., 1971. Hallazgos del género *Cypridea* (Ostracoda) en Argentina y consideraciones estratigráficas sobre la Formación La Amarga (Cretácico Inferior) en la Prov. de Neuquén. *Ameghiniana*, **8**: 105-125.
- Naish, D., Martill, D.M., y Frey, E., 2004. Ecology, systematics and biogeographical relationships of dinosaurs, including a new theropod from the Santana Formation (?Albian, Early Cretaceous) of Brazil. *Historical Biology*, **2004** : 1-14.
- Nessov, L.A., 1985. New mammals from the Cretaceous of Kyzylkum. *Vestnik Leningradskogo Universiteta* **35**: 228-243.
- Nessov, L.A., Sigogneau-Russell D., and Russell, D.E., 1994. A survey of Cretaceous tribosphenic mammals from middle Asia (Uzbekistan, Kazakhstan and Tajikistan), of their geological setting, age and faunal environment. *Palaeovertebrata* **23**: 51-92.
- Novas, F.E., 1986. Un probable terópodo (Saurischia) de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior), San Juan, Argentina. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Estratigrafía*, **2**:1-6.
- Novas, F.E., 1989. Los dinosaurios carnívoros de la Argentina. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata.
- Novas, F.E., 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology*, **35**:51-62.
- Novas, F.E., 1997. Anatomy of *Patagonykus puertai* (Theropoda, Avialae, Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journ. Vert. Paleont.*, **17** : 137-166.
- Novas, F.E. y Puerta, P., 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* **387**: 390-392.
- Novas, F.E., 1998. *Megaraptor namunhuaiquii*, a large clawed, Late Cretaceous Theropod from Patagonia. *Journ. Verteb. Paleont.*, **18**: 4-9.
- Novas, F.E., Cambiaso, A. y Ambrosio, A., 2004. A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* **41**: 75-82.
- Novas, F.E., Salgado, L. Calvo, J. y Agnolín, F., 2005. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Rev. Mus. Argent. C. Naturales*, **7** : 37-41.
- Ochev, V. G. y Shiskin, M. A., 1989. On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods. *Acta Paleontologica Polonica*, **34** (2): 149-173.
- Oliveira, VT., Soares, BM. y Schultz CL., 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa* **2382**:1-71.
- Oliveira, VT., Schultz CL., Soares, BM. and Rodrigues CN., 2011. A new carnivorous cynodont (Synapsida, Therapsida) from the Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation): *Candelariodon Barberenai* gen. et sp.nov. *Zootaxa* **3027**: 19-28.
- Osborn, JW. 1886. A new mammal from the American Triassic. *Science*, **8**:540.

- Osborn, H.F., 1888. On the structure and classification of the Mesozoic Mammalia. *Journal of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* **9**: 186-265.
- Osborn, H.F. and Mook, C.C., 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias* and other sauropods of Cope. *Memories of the American Museum of Natural History, N.S.*, **3**:251-387.
- Osborn JW, Crompton AW. 1971. The evolution of mammalian from reptilian dentitions. *Breviora* **399**, 1-18.
- Owen R. 1861. *Palaeontology, or a Systematic Summary of Extinct Animals and Their Geological Relations*, second edition. Edinburgh: Adam and Black, xvi + 463 Pp.
- Padian, K. y Wild, R., 1992. Studies on Liassic pterosaurs, I. the holotype and referred specimens of the Liassic pterosaur *Dorygnathus bauthensis* (Theodori) in the Petrtefaktensammlung Bauz, northern Bavaria. *Palaeontographica A.* **225**: 59-77.
- Parrington, F. R., 1971. On the Upper Triassic mammals. *Phil. Trans. R. Soc.* **B261**: 231-272.
- Pascual R., Goin FJ., Krause DW., Ortiz-Jaureguizar E., Carlini AA., 1999. The first gnathic remains of Sudamerica: implications for gondwanathere relationships, *J. Vertebr Paleontol* **12**: 373-382.
- Pascual R., Goin FJ., Gonzalez P., Ardolino A, Puerto PF., 2000. A highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: Evolutionary implications for Gondwanan mammals. *Geodiversitas* **22**: 395-414.
- Pascual, R. & Ortiz-Jaureguizar, E., 2007. The Gondwanan and South American episodes: two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. *Journal of Mammalian Evolution*, **14** (2): 75-137.
- Phillips, J., 1871. *Geology of the Oxford and the Valley of Thames*. Clarendon Press, Oxford, pp. 1-523.
- Powell, J.E., 1979. Sobre una asociación de dinosaurios y otras evidencias de vertebrados del Cretácico Superior de la región de La Candelaria, Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana*, **16**:191-204.
- Powell, J.E., 1980. Sobre la presencia de una armadura dérmica en algunos dinosaurios titanosáuridos. *Acta Geológica Lilloana*, **15**:41-47.
- Powell, J.E., 1986. Revisión de los Titanosauridae de América del Sur. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina. Pp. 1-340 y atlas.
- Powell, J.E., 1987. Hallazgo de un dinosaurio hadrosaurio (Ornithischia-Ornithopoda) en la Formación Allen (Cretácico Superior) de Salitral Moreno, Provincia de Río Negro, Argentina. *Actas X Congreso Geológico Argentino*, **3**:149-152.
- Prasad, G.V. R., and Manhas, B. K. 2002. Triconodont mammals from the Jurassic Kota Formation of India. *Geodiversitas* **24**: 445-464.
- Presley, R., 1981. Alisphenoid equivalents in placentals marsupials, monotremes and fossils. *Nature* **294**: 668-670.
- Price, L.I.L., 1951. Um ovo de dinosaurio na Formacao Baurú do Cretáceo de Estado de Minas Gerais. *Notas Departamento Produção Mineral, DGM*, **53**:1-15.
- Price, L.I.L., 1953. A presença de Pterosauria no Cretáceo Superior do Estado da Paraíba. *Notas Prelim., Estudos. Div. Geol. Miner., Brasil*, **71** : 1-10.
- Price, L.I.L., 1960. Dentes de Theropoda num testemunho de sonda no Estado do Amazonas. *Anais Academia Brasileira de Ciências*, **32**:79-84.
- Price, L.I.L., 1971. A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe. *An. Acad. Brasil. Ciénc.* **43**: 451-461.
- Prothero, D.R., 1981. New Jurassic mammals from Como Bluff, Wyoming and the interrelationships of the non-tribosphenic Theria. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **167** (5):281-325.
- Quiroga, J. C. 1979. Sobre un molde endocraneano del cinodonte *Probainognathus jenseni* Romer, 1970 (Reptilia, Therapsida) de la Formación Ischichuca (Trasico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* **17**: 181-190.

- Rauhut, O., 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* **48**: 87-110.
- Rauhut, O.W.M., Martin, T., and Ortiz-Jaureguizar, E. O., 2002. The first Jurassic mammal from South America. *Nature* **416**: 165-168.
- Rauhut, O., Remes, K., Fechner, R., Cladera, G. y Puerta, P., 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature* **435** : 670-672.
- Reichel, M. 2006. Um novo e peculiar cinodonte Traversodontídeo para o Triássico Médio do Rio Grande do Sul e suas implicacoes para a Paleocologia de Cynodontia. UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS. 154 pp.
- Reichel, M., Schultz, C.L., & Soares, M. 2009. A New Traversodontid Cynodont (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* **52**(1):229-250
- Reig, O. A., 1958. Primeros datos descriptivos sobre nuevos arcosaurios del Triásico de Ischigualasto (San Juan, Argentina) *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **13**, (4).
- Reig, O.A., 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los "Estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana*, **3**: 3-20.
- Reyes F. and Salfity J.A., 1973. Consideraciones sobre la estratigrafía del Cretácico (Subgrupo Pirgua) del Noroeste Argentino. V. Cong. Geol. Argent., vol. **3**.
- Rich, T.H, Vickers-Rich, P., Giménez, O., ...etc., 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *Gondwana Dinosaur Symposium; National Science Museum Monographs* **15**: 61-84.
- Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Constantine, A. y otros, 1997. A tribosphenic mammal from the Mesozoic of Australia. *Science*, vol. **278**: 1438-42.
- Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Constantine, A., Flannery F.T. y otros, 1999. Early Cretaceous Mammals from Flat Rocks, Victoria, Australia. *Records Queen Victoria Museum*, vol. **106**.
- Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Flannery, T.F. y otros, 2009. An Australian multituberculate and its palaeobiogeographic implications. *Acta Palaeontol. Pol.* **54**(1): 1-6.
- Rich, T. H., Flannery, T. F., Trusler, P., Constantine, A., Kool, L., van Klaveren, N., and Vickers-Rich, P. 2001. An advanced ausktribosphenid from the Early Cretaceous of Australia. *The Records of the Queen Victoria Museum* **110**: 1-9.
- Rieppel, O. 1994. The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. En: N.C. Frazer and H.D. Sues (eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods*, Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, pp. 23-37.
- Rogers, R.R., C.C. Swisher III, P.C. Sereno, A.M. Monetta, C.A. Forster, and R.N. Martinez. 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and the 40 Ar/ 39 Ar dating of dinosaur origins. *SCIENCE* **260**: 794-797.
- Romer AS. 1943. Recent mounts of fóssil reptiles in the Museum of Comparative Zoology. *Bull. Museum Comp. Zoology*. **42**:331-338.
- Romer AS. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggi*. *Breviora*, Mus. Comp. Zoology. **264**:1-25.
- Romer, A.S. 1969. The Brazilian Triassic cynodont reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora* **332**, 1-16.
- Romer AS. 1970. The Chañares Triassic Reptile Fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora* **344**, 1-18.
- Romer, A.S., 1971. *The Chañares Triassic Reptile Fauna*. X. Two new but incompletely known long limbed Pseudosuchians. *Breviora*, **378**:1-10.

- Romer, A.S., 1972. *The Chañares Triassic Reptile Fauna*. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus*. *Breviora*, **394**:1-7.
- Rougier GW, Wible RJ, Hopson JA. 1992. Reconstruction of cranial vessels in the Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: implications for the evolution of the mammals cranial vascular system. *Jour. of Vert. Paleont.* **12**(2):188-216
- Rougier GW., 1993. *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte (Mammalia, Theria) un primitivo mamífero del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina. Unpublished Doctoral Dissertation, University of Buenos Aires. 720 p.
- Rougier, G.W., Wible, J. R., and Hopson, J. A. 1992. Reconstruction of the cranial vessels in the Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: implications for the evolution of the mammalian cranial system. *Journal of Vertebrate Paleontology* **12**: 188–216.
- Rougier, G.W.; Qiang, J.; Novacek, M.J. (2003). A New Symmetrodont Mammal with Fur Impressions from the Mesozoic of China. *Acta Geologica Sinica* **77** (1): 7–14.
- Rougier GW, Wible RJ, Hopson JA. 1996. Basicranial anatomy of *Priacodon fuitaensis* (Triconodontidae, Mammalia) from the Late Jurassic of Colorado, and a reappraisal of mammaliaform interrelationships. *American Museum Novitates* 3183:1-38.
- Rougier GW., Novacek M.J., Pol, D. y otros, 2002. The South American mammalian Mesozoic record: a biogeographic reevaluation. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**: 136A.
- Rougier GW., Novacek MJ. y otros, 2002. La fauna mamaliana de la formación La Colonia (Cretácico Superior), Chubut: afinidades y diversidad. *Ameghiniana* **39**: 16R.
- Rougier GW., Páez Arnango, N., 2007. *Peligrotherium tropicalis*: craniomandibular morphology of the South American dryolestoids. SVP meeting Austin Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* **27**: (3), 136A.
- Rougier GW., Garrindo A. Gaetano L. y otros, 2007. First Jurassic Triconodont from South America. *American Museum Novitates*. Number **3580**.
- Rougier GW., Martinelli AG., Forasiepi A.M. and Novacek M.J., 2007. New Jurassic Mammals from Patagonia, Argentina: A Reappraisal of Australosphenidan Morphology and Interrelationships. *American Museum Novitates*. Number **3566**.
- Rougier GW., Paez N., and Gaetano L., 2008. The South American mammalian Mesozoic record: a biogeographic reevaluation. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**: 136A
- Rougier GW., Chornogubsky L. y otros, 2009. Mammals from the Allen Formation, Late Cretaceous, Argentina. *Cretaceous Research* **30**: 223-238.
- Rougier GW., Forasiepi A.M., Hill R.V. and Novacek M, 2009. New mammalian remains from the Late Cretaceous La Colonia Formation, Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontol. Pol.* **54** (2): 195-212.
- Rougier GW., Apesteguía S. and Gaetano L.C., 2011. Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America. *Nature* vol. **479** (con informacion suplementaria).
- Rougier GW., Wible JR., Beck R.M. y Apesteguía S., 2012. The Miocene mammal *Necrolestes* demonstrates the survival of Mesozoic nontherian lineage into the late Cenozoic of South America. **Falta editorial**.
- Rowe T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **8**:241-264.
- Rowe T. 1993. Phylogenetic, sistematics and the early history of mammals. In: Szalay F, Novacek MJ, Mckena M. *Mammal Phylogeny*. **1**: 129-145.
- Russell, D.E., Rivas, O.O., Battail, B. y Russell, D.A., 1992. Découverte de vertébrés fossiles dans la Formation de La Quinta, Jurassique du Venezuela Occidental. *Compte Rendus Académie des Sciences*, **314**, S II, pp. 1247-1252.
- Rubert, R.R. & Schultz, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências* **31**, 71-88.

- Sá Teixeira, A. M., 1995. A família Traversodontidae (Therapsida, Cynodontia) no sul do Brasil e sua caracterização taxonômica no Gondwana. Tesis Doctoral. Universidade federal do Rio Grande dosul curso de pós-graduação em geociências 1-110.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F., 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazau* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **28**:333-346.
- Salgado, L. y Calvo, J., 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazau* Salgado y Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana*, **29**: 337-346.
- Salgado, L., S. Carvalho, I., y Garrido, A., 2006. *Zapalasauros bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*, pp. 1-13.
- Santa Luca, A.P., 1980. The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* from the Stormberg of South Africa. *Annals South African Museum*, **79**:159-211.
- Scillato-Yané, G.R., and Pascual, R. 1984. Un peculiar Paratheria, Edentala (Mammalia) del Paleoceno de Patagonia. Primeras Jornadas Argentinas de Paleontología Vertebrados, Resúmenes: 15. La plata.
- Schmidt-Effing, R., 1979. Alter und Genese des Nicoya-complexes, eine ozeanischen Paläokruste im Südlichen Zentralamerika. *Geolog. Rundsch.*, **68**, 457-494.
- Schultz, C.L., C.M. Scherer and M.C. Barberena, 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle - Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociencias*, **30** (3): 495-498.
- Schultz, C.L., 2001. A tetrapod-based Late Permian/Triassic biostratigraphy for Southern Brazil. XVII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Boletim de Resumos, **1**: 160, Rio Branco, AC, Sociedade Brasileira de Paleontología.
- Scotese, C. R., 1987. Atlas of Mesozoic plate tectonic reconstructions. *Global Geology Section, Bellaire Research Center, Shell Development Co. Houston*. Pp. 1-22.
- Seeley, H. G., 1894. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Pt. 9. Section 1. On the Therosuchia. *Phil. Trans. R. Soc., (B)* **185**: 987-1018.
- Sereno, P., Forster, C.A., Rogers, R.R., and Monetta, A.M., 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. *Nature*, **361**:64-66.
- Sereno, P. y Novas, F.E., 1994. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13** : 451-476.
- Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* **284**, 2137-2147.
- Sepúlveda, E., 1983. Descripción Geológica de la Hoja 38 I, Gran Bajo del Gualicho, provincia de Río Negro. Servicio Geológico Nacional, Boletín 194: 1-62.
- Shubin N. H., Crompton A. W., Sues H. D., and Olsen P. E., 1991. *Science* Vol. **251**: 1603-1605.
- Sidor CA, Smith RM. 2004. A new galesaurid (Therapsida-Cynodontia) from the Lower Triassic of South África. *Paleontology*. **47**:535-556.
- Sidor CA, Hancox PJ. 2006. *Elliotherium kersteni*, a new tritheledontid from the Lower Elliot Formation (Upper Triassic) of South África. *Journal of Paleontology*. **80**(2):333-342.
- Sigogneau-Russell, D., Frank, R. M., and Hemmerlé, J. 1986. A new family of mammals from the lower part of the French Rhaetic. In K. Padian (ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*, 99–108. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sigogneau-Russell, D., 1983. Nouveau taxons de mamifères rhétiens. *Acta. Palaeontol. Pol.* **28**: 233-249.
- Sigogneau-Russell, D., Monbaron, M., and De Kaenel, E., 1990. Nouvelles Données sur le gisement á mamifères Mésozoïques du Haut-Atlas Marocain. *Geobios*. **23**: 461-483.
- Sigogneau-Russel, D., 1991. Early Cretaceous Moroccan Theria (Mammalia)- considerations on therian dental evolution. In Z. Kielan-Jaworowska, N. Heintz, and H.A. Nakrem (eds.), Fifth Symposium on

- Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, 61-62. Paleontological Museum, University of Oslo, Oslo.
- Sigogneau-Russel, D., 2003. Diversity of triconodont Mammals from the early cretaceous of North Africa-Affinities of the Amphilestids. *Palaeovertebrate*, Montpellier. **32** (1): 27-55.
- Simpson GG., 1925. Mesozoic Mammalia. III. Preliminary comparison of Jurassic mammals except multituberculates. *American Journal of Science* **10**: 559-569.
- Simpson GG., 1927. Mesozoic Mammalia. VI. Genera of Morison pantothers. *American Journal of Science* **13**: 409-416.
- Simpson GG. 1947. *Haramiya*, new name, replacing *Microcleptes* Simpson, 1928. *Journ. of Paleontology* **21**:497.
- Sloan, R.E., and Van Valen, L., 1965. Cretaceous mammals from Montana. *Science* **148**: 220-227.
- Soares, M.B., 2004. Novos materiais de Riograndia guaibensis (Cynodontia, Trithelodontia) do Triassico Superior do Río Grande do Sul, Brasil: análise osteológica e implicacoes filogenéticas. Ph.D. Thesis, Geociências, Universidade Federal do Río Grande do Sul. Pp. 1-347.
- Sues, H.D. 1986. The skull and dentition of two tritylodontid Synapsids from the Lower Jurassic of western North America. *Bull. Mus. Comparative Zoology* **151**, 217-268.
- Sues, H.D. 2001. On *Microconodon*, a Late Triassic cynodont from the Newark Supergroup of eastern North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.* **156**, 37-48.
- Sues H-D, Jenkins F. 2005. The Postcranial Skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and the Phylogenetic Significance of Postcranial Features in Tritylodontid Cynodonts. Pre-Print attention of Dr. Sues. Pp. 114-142.
- Sun, A.-L. 1984. Skull morphology of the tritylodont genus *Bienotheroides* of Sichuan. *Scientia Sinica, Series B* **27**: 270-284.
- Tapia, A., 1918. Una mandíbula de dinosaurio procedente de Patagonia. *Physis*, **4**:369-370.
- Taquet, P. and Welles, S.P., 1977. Redescription du crane de dinosaure theropode de Dives (Normandie). *Annales de Paleontologie*, **63**:191-206.
- Teixeira, A. M. S. (1982). Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triassico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS* **24**:1-31.
- Van Valen, L., 1969. What was the largest dinosaur? *Copeia*, **3**:624-626.
- Volkheimer, W., Caccavari M. y otros, 1977. Datos palinológicos de la Formación Ortiz (Grupo La Amarga), Cretácico inferior de la Cuenca Neuquina (República Argentina). *Ameghiniana* **XIV** (1-4): 59-74
- Young, C. C., 1947. Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proceedings of the Zoological Society of Lodon* **117**: 537-597.
- Walker, C.A., 1981. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. *Nature* **292**: 51-53.
- Watson, D. M., 1913. Further Notes on the Skull, Brain and Organs of Special Sense of *Diademodon*. *Ann. and Mag. Nat hist., Serie 8, Vol. XII*.
- Welles, S.P., 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda). *Osteology and comparisons. Palaeontographica Abt.A*, **185** :85-180.
- Wellnhofer, P., 1991. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. Salamander Books, London, pp. 1-192.
- Wible, J. R., 1991. Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology* **11**: 1-28.
- Wible J.R, Hopson J. 1993. Basicranial evidence for early mammal phylogeny. In FS. Szalay, MJ. Novacek, and MC. McKenna (eds) *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early therians, and Marsupials*, 45-62. Springer-Verlag, NY.
- Wible, J. R., Rougier, G.W., Novacek, M. J., McKenna, M. C., and Dashzeveg, D. 1995. A mammalian petrosal from the Early Cretaceous of Mongolia: implications for the evolution of the ear region and mammalian relationships. *American Museum Novitates* **3149**: 1-19.

- Wible J.R. and Hopson, J. A., 1995. Homologies of the prootic canal in mammals and non-mammalian cynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15**: 331-336.
- Wild, R. 1978. Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. *Bolletino Società Paleontologica Italiana* **17**, 176-256.
- Wild, R., 1983. A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the upper Triassic (Norian) of Friuli, Italy. *Gortania-Atti del Museo Friulano di Storia Naturale*, **5**: 45-62.
- Woodward, A.S., 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society, London*, **1**:169:184.
- Zambelli, R., 1973. *Eudimorphodon rauzii* gen. nov. sp. nov., un pterosaurio Triassico. *Rend. Sci. Ist. Lombardo*, B107: 27-32.

AGRADECIMIENTOS

Gran parte de los fósiles descritos en este libro fueron descubiertos y estudiados por el autor y asistentes gracias al apoyo y estímulo de:

- **Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)**, en la persona de Bernardo Houssay.
- **National Geographic Society**, en la persona de Melwin Payne.
- **American Museum of Natural History**, en la persona de Malcolm Mackenna.
- **Fundación Ligabue**, en la persona de Giancardo Ligabue.
- **Fundación de Historia Natural Félix de Azara**, en la persona de Adrián Giacchino.
- **Fundación Alexander von Humboldt**.
- **Fundación Gugenheim**.



La Fundación Azara, creada el 13 de noviembre del año 2000, es una institución no gubernamental y sin fines de lucro dedicada a las ciencias naturales y antropológicas. Tiene por misión contribuir al estudio y la conservación del patrimonio natural y cultural del país, y también desarrolla actividades en otros países como Paraguay, Bolivia, Chile, Brasil, Colombia, Cuba y España.

Desde el ámbito de la Fundación Azara un grupo de investigadores y naturalistas sigue aún hoy en el siglo XXI descubriendo especies -tanto fósiles como vivientes- nuevas para la ciencia, y en otros casos especies cuya existencia se desconocía para nuestro país.

Desde su creación la Fundación Azara contribuyó con más de cincuenta proyectos de investigación y conservación; participó como editora o auspiciante en más de doscientos libros sobre ciencia y naturaleza; produjo ciclos documentales; promovió la creación de reservas naturales y la implementación de otras; trabajó en el rescate y manejo de la vida silvestre; promovió la investigación y la divulgación de la ciencia en el marco de las universidades argentinas de gestión privada; asesoró en la confección de distintas normativas ambientales; organizó congresos, cursos y casi un centenar de conferencias.

En el año 2004 creó los Congresos Nacionales de Conservación de la Biodiversidad, que desde entonces se realizan cada dos años. Desde el año 2005 comaneja el Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Silvestre "Güirá Oga", vecino al Parque Nacional Iguazú, en la provincia de Misiones. En sus colecciones científicas -abiertas a la consulta de investigadores nacionales y extranjeros que lo deseen- se atesoran más de 50.000 piezas. Actualmente tiene actividad en varias provincias argentinas: Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Chaco, Catamarca, San Juan, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro, Neuquén y Santa Cruz. La importante producción científica de la institución es el reflejo del trabajo de más de setenta científicos y naturalistas de campo nucleados en ella, algunos de los cuales son referentes de su especialidad.

La Fundación recibió apoyo y distinciones de instituciones tales como: Field Museum de Chicago, National Geographic Society, Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España, Fundación Atapuerca, Museo de la Evolución de Burgos, The Rufford Foundation, entre muchas otras.

www.fundacionazara.org.ar
www.facebook.com/fundacionazara

PROTOMAMÍFEROS
Y MAMÍFEROS
MESOZOICOS
de América del Sur

En esta nueva edición se han incluido nuevos capítulos y se han ampliado la mayor parte de los existentes. Aquí postulamos, con mayores evidencias y más elaboradas interpretaciones, sobre la raíz Pangeica de los vertebrados continentales de Laurasia y Gondwana, que por procesos paleogeográficos impuestos por movimientos de placas continentales, evolucionaron separadamente durante largos períodos de tiempo geológico.

Entre los primeros se han desarrollado uno sobre la caja craneana de *Brasilitherium*, un "protomamífero" muy próximo al nivel mamaliano, reconociendo su cercanía de los mamíferos Morganucodonta en diversos caracteres endocraneanos.

Se postula la relación de los Brasilodonta con los Morganucodonta y eventualmente con Kueneotheridae, pero no con Haramiyidae y Multituberculata que tendrían orígenes distintos.

Se considera que los mamíferos cretácicos de Gondwana muestran cierta unidad en su historia filogenética, que sería muy distinta a la de los mamíferos cretácicos de Laurasia.

Se enfatiza que los mamíferos jurásicos y cretácicos de Gondwana demuestran que la historia global de los mamíferos conocida hasta la década de 1990, se ha modificado radicalmente. Y que su conocimiento se ampliará rápidamente por la intensidad de las exploraciones paleontológicas en Patagonia, Madagascar y otras regiones de Gondwana.