

## ADICIONES AL CONOCIMIENTO DE *ASTRAPOTHERICULUS* (MAMMALIA, ASTRAPOTHERIA): ANATOMÍA CRÁNEO-DENTARIA, DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN

ALEJANDRO G. KRAMARZ

Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina. CONICET. [agkramarz@macn.gov.ar](mailto:agkramarz@macn.gov.ar)

**RESUMEN** – *Astrapothericulus* Ameghino es el taxón que tipifica las “capas Astrapothericulenses” (Mioceno temprano, Patagonia central). Aunque hasta ahora pobremente conocido, se lo distinguía de otros astrapoterios oligo-miocénicos por su tamaño comparativamente pequeño y por presentar rasgos mandibulares y dentarios menos especializados. Se redesccribe y compara aquí la dentadura en base a nuevos y abundantes materiales y se describe el primer resto craneano referible indudablemente a la especie genotípica *Astrapothericulus iheringi*. Los molariformes se caracterizan por ser de corona más baja que en *Astrapotherium magnum* (Santacrucense) y con cíngulos basales mucho más gruesos y prominentes, y fléxido labial del p4 ausente o muy superficial, como en *Parastrapotherium* (Deseadense-Colhuehuapense). Los caninos pueden ser pequeños y radiculados a grandes defensas de base abierta, que aquí se interpreta como variaciones dimórficas. El cráneo y la mandíbula presentan rasgos aparentemente primitivos respecto de *Astrapotherium* y *Parastrapotherium* (e.g. nasales menos retraídos, órbitas más grandes, mandíbula con diastema más corto, sínfisis más estrecha y cóncava). Sin embargo, análisis filogenéticos recientes concluyen que éstas serían reversiones autapomórficas. *Astrapothericulus* se habría diferenciado a partir de un ancestro de talla mucho mayor estructuralmente próximo a *Astrapotherium*, y los caracteres mencionados, posiblemente paedomórficos, estarían asociados a la posterior reducción del tamaño corporal como resultado de procesos heterocrónicos. De las especies descriptas, aquí solamente se interpretan como válidas *Astrapothericulus iheringi* (=*Astrapothericulus hebetatum*) y *Astrapothericulus emarginatus* Ameghino (=*Astrapothericulus peninsulatus*). El género se registra también en capas de edad Colhuehuapense y en los niveles superiores de la Formación Pinturas con fauna típicamente Santacrucense, por lo que su distribución excede cronológicamente las capas portadoras de “fauna Astrapothericulense”.

**Palabras clave:** *Astrapothericulus*, Astrapotheriidae, sistemática, Mioceno temprano, Santa Cruz, Formación Pinturas.

**ABSTRACT** – ADDITIONS TO THE KNOWLEDGE OF *ASTRAPOTHERICULUS* (MAMMALIA, ASTRAPOTHERIA): CRANIODENTAL ANATOMY, DIVERSITY AND DISTRIBUTION. *Astrapothericulus* Ameghino is the taxon which typifies the Astrapothericulan beds (Early Miocene, central Patagonia). Although so far it is poorly known, it was distinguished from other Oligo-Miocene astrapotheres by its comparatively smaller size and by having less specialized mandibular and dental features. The dentition is herein redescribed and compared based on new and abundant materials, and the first cranial remain positively referred to the genotypic species *Astrapothericulus iheringi* is described. The cheek teeth are lower crowned than in *Astrapotherium magnum* (Santacrucian), the basal cingula are broader and more prominent, and the p4 hypoflexid is absent or very superficial, as in *Parastrapotherium* (Deseadan-Colhuehuapian). The canines can be small and rooted or large rootless tusks, which is herein interpreted as dimorphic variations. The skull and jaw exhibit supposedly primitive characters in relation to *Astrapotherium* and *Parastrapotherium* (e.g. less retracted nasals, larger anterior orbits, mandible with shorter, narrower and more concave symphysis). However, recent phylogenetic analyses concluded that these are autapomorphic reversions. *Astrapothericulus* would have differentiated from an ancestor with much larger size, structurally close to *Astrapotherium*, and the mentioned characters, presumably paedomorphic, would be associated to a secondary reduction of body size as a result of a heterochronic processes. Of the described species, only *Astrapothericulus iheringi* (=*Astrapothericulus hebetatum*) and *Astrapothericulus emarginatus* Ameghino (=*Astrapothericulus peninsulatus*) are herein interpreted as valid. The genus also occurs in levels of Colhuehuapian age and in the upper levels of the Pinturas Formation bearing typical Santacrucian fauna, and consequently its distribution exceeds chronologically “Astrapothericulan fauna” bearing beds.

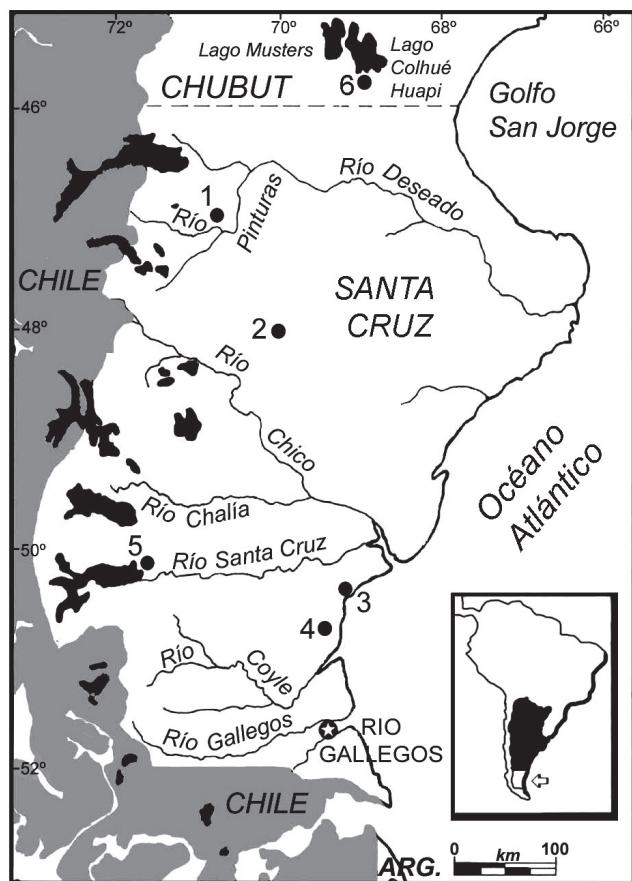
**Key words:** *Astrapothericulus*, Astrapotheriidae, systematics, Early Miocene, Santa Cruz, Pinturas Formation.

## INTRODUCCIÓN

Los Astrapotheriidae (*sensu* Cifelli, 1993) constituyen el grupo más especializado dentro del Orden Astrapotheria, e incluyen los más grandes y grotescos animales entre las faunas terrestres nativas del Terciario sudamericano. Entre los Astrapotheriidae, *Astrapothericulus* se destaca por su tamaño significativamente menor y por presentar rasgos osteológicos y dentarios comparativamente menos especializados que otros astrapoterios oligocénicos y miocénicos (Scott, 1928). Si bien el género fue erigido formalmente por Ameghino en 1902, la especie tipo y mejor conocida, *Astrapothericulus iheringi*, fue originalmente descripta por Ameghino en 1899 como una especie de pequeña talla del género *Astrapotherium* Burmeister. Esta descripción se basó en unos pocos restos mandibulares y maxilares con dientes y varios dientes aislados colectados en los depósitos continentales del Mioceno Temprano expuestos en el valle del río Pinturas, provincia de Santa Cruz (Argentina; Figura 1), actualmente identificados como Formación Pinturas (Bown *et al.*, 1988). Ameghino (1900-1902) denominó a estos depósitos “Couches à *Astrapothericulus*” por ser éste el taxón más abundante y fácilmente identificable, y concluyó que eran portadores de una asociación faunística intermedia en edad entre sus “Couches à *Colpodon*” (Edad Mamífero Colhuehuapense, Mioceno temprano), y sus “Couches à *Notohippus*” y su “Formación Santacrucense” (Edad Mamífero Santacrucense, Mioceno Temprano terminal). Recientes dataciones radimétricas indican una edad de aproximadamente 16.5-17.5 Ma para los depósitos portadores de “fauna Astrapothericulense” de la Formación Pinturas (Fleagle *et al.*, 1995), confirmando la antigüedad relativa propuesta por Ameghino. Posteriormente, Ameghino reportó la presencia de otras especies del género *Astrapothericulus* en sus “Couches à *Colpodon*” (Ameghino, 1902) y en sus “Couches à *Notohippus*” (Ameghino, 1904a). Sin embargo, hasta ahora no se había revaluado el significado biocronológico de este género.

En la presente contribución se re-describe la dentadura del género *Astrapothericulus* en base a materiales originalmente descriptos por Ameghino y muy abundantes ejemplares colectados más recientemente en la Formación Pinturas. Se la compara con la de los otros astrapoterios Oligo-Miocénicos conocidos de Patagonia y se revalúa el valor diagnóstico de sus caracteres dentarios. También se describe el primer resto craneano conocido de este género y se discute el significado filogenético de sus caracteres dentarios y craneo-mandibulares a la luz de recientes análisis filogenéticos (Kramarz & Bond, 2009). Finalmente, se revisa la validez de las especies descriptas, su distribución y su valor como indicador biocronológico.

**Abreviaturas.** FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, USA; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires; MPEF, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina; YPM PU, Yale Peabody Museum, Princeton University Collection, New Haven, USA.



**Figura 1.** Mapa mostrando la ubicación de las principales localidades Astrapothericulenses, Colhuehuapenses, Notohippidenses y Santacrucenses (modificado de Bown & Larriestra, 1990): 1, Valle del río Pinturas; 2, La Cañada; 3, Monte León; 4, Monte Observación; 5, Karaiken; 6, Barranca Sur del Lago Colhué Huapi.

**Figure 1.** Map showing location of the main Astrapothericulian, Colhuehuapian, Notohippidan, and Santacrucian localities (mod. from Bown & Larriestra, 1990).

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden ASTRAPOTHERIA Lydekker, 1894  
 Familia ASTRAPOTHERIIDAE Ameghino, 1887  
*Astrapothericulus* Ameghino, 1902

**Especie tipo.** *Astrapotherium iheringi* Ameghino, 1899  
**Distribución geográfica y estratigráfica.** Formación Cerro Bandera (Edad Mamífero Colhuehuapense, Mioceno temprano), provincia del Neuquén; Formación Pinturas (*Etage Astrapothericuléen* y *Etage Notohippidéen*, Edad Mamífero Santacrucense, Mioceno temprano terminal), provincia de Santa Cruz, Argentina.

**Diagnosis expandida.** Astrapotheriidae aproximadamente 30% más pequeño que *Astrapotherium magnum*. Fórmula dentaria igual a la de *Astrapotherium*. Incisivos proporcionalmente más angostos y largos. Caninos inferiores implantados más verticalmente que en *Astrapotherium*. Molariformes de corona comparativamente más baja y con cíngulos basales mucho más gruesos y prominentes. Molares

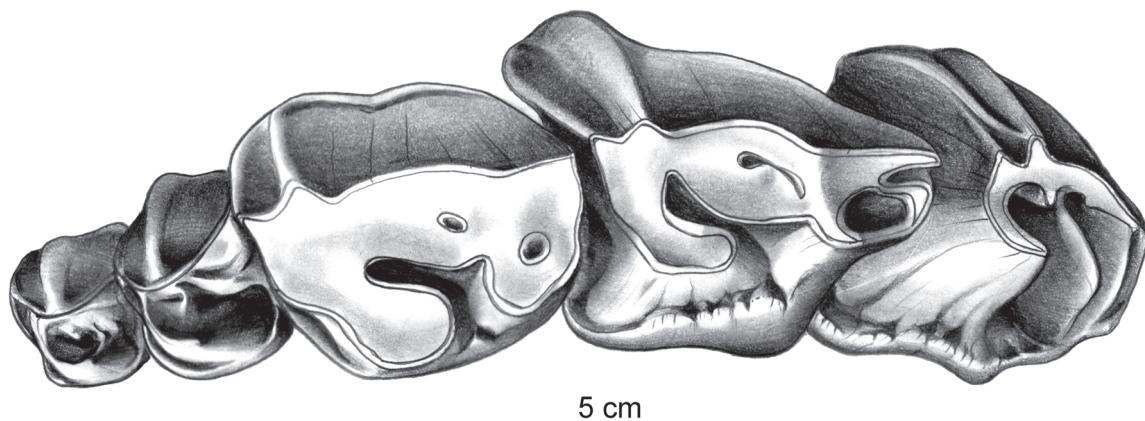


Figura 2. *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MPEF PV 1280, P3-M3 izquierdos en vista oclusal.

Figure 2. *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MPEF PV 1280, left P3-M3 in occlusal view.

inferiores con flérido labial muy penetrante como en *Astrapotherium*, “pillar” más bunoide como en *Parastratherium*. Flérido labial del p4 ausente o muy superficial, como en *Parastratherium*. Síntesis mandibular más corta, angosta y cóncava que en *Astrapotherium* y *Parastratherium*. Rama horizontal comparativamente más angosta y alta, sin el abultamiento ventrolateral formado por la base del canino presente en *Astrapotherium* y *Parastratherium*. Rama ascendente proporcionalmente más baja. Nasales mucho más largos y con un extenso contacto con los maxilares, en oposición a *Astrapotherium*.

### Descripción

**Dentadura.** La formula dentaria coincide con la de *Astrapotherium*, es decir I0/3, C1/1, P2/1, M3/3.

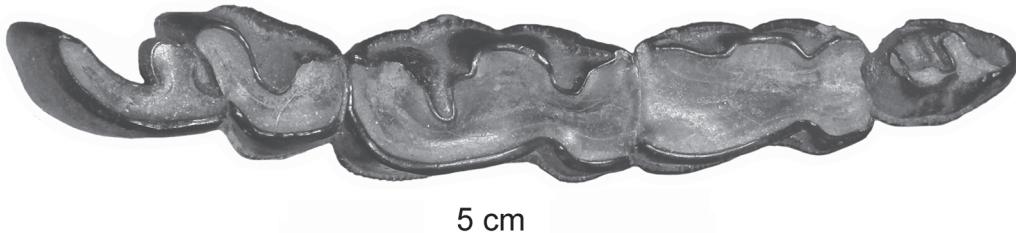
Todos los molariformes son braquiodontes, de corona un poco más baja que los de *Astrapotherium*, pero más alta que los de *Parastratherium*; debido a la marcada hipsodoncia unilateral en los molares superiores, estas diferencias son más conspicuas en las caras labiales que en las lingüales. Todos los cíngulos basales son notablemente más gruesos y elevados que en otros astrapoterídos y de superficie generalmente rugosa (Figura 2). Este carácter también está presente en los premolares deciduos.

El P3 es proporcionalmente más pequeño que en *Astrapotherium*, aunque este rasgo está más acentuado en el MACN A 52-419 (Ameghino, 1904b:fig.5; 1906:fig.149; Loomis, 1914:fig.102, designado aquí lectotipo de *Astrapothericulus iheringi*) que en otros ejemplares comparados. Además, la altura del P3 es significativamente menor que la del P4, por lo que usualmente presenta un desgaste menos intenso. Ambos premolares superiores (Figura 2) tienen la misma estructura simple que los de *Astrapotherium*: una cúspide lingual (protocono) y una gran pared labial (ectolofo) que presenta un pliegue externo vertical bien definido; ambos elementos están unidos anteriormente por el protocono y separadas centralmente por un valle medio que se abre posterolingualmente. En algunos ejemplares la base del protocono está unida a la porción posterior del

ectolofo por una delicada cresta, probablemente un vestigio de la postprotocrista, más baja que las otras crestas, por lo que el valle central queda cerrado posterolingualmente en estados muy avanzados de desgaste. Al igual que en *Astrapotherium*, el P3 es de contorno más subcircular que el P4, y el protocono es más bajo y comparativamente más delicado, y en algunos ejemplares está reducido. Sin embargo, en *Astrapothericulus* la cúspide lingual es más cónica, el pliegue labial es ligeramente más prominente y los estilos anterior y posterior son algo más conspicuos que en *Astrapotherium*. Además, el cíngulo labial describe en la base del pliegue bucal una trayectoria en forma de U o V con la concavidad hacia la base del diente, mientras que en *Astrapotherium* el cíngulo es aproximadamente recto o con la concavidad hacia el ápice del diente; esta diferencia suele ser más acentuada en el P3 que en el P4. Ambos premolares tienen una gran raíz posterolingual y una más pequeña anterolabial, aunque en algunos ejemplares las raíces aparecen fusionadas anteriormente, como también ocurre en *Parastratherium*. Scott (1928) señaló que en *Astrapotherium* los premolares presentan tres raíces divergentes, sin embargo en todos los ejemplares observados referibles a ese género la condición es la misma que la observada en *Astrapothericulus*.

Los molares superiores (Figura 2) también coinciden en estructura general con los de *Astrapotherium*, y sólo se diferencian porque el parastilo es algo más prominente y se torna más grueso hacia la base del diente. La infexión anterior del protocono está bien desarrollada como en *Astrapotherium*, pero debido a que el cíngulo anterior y lingual es mucho más elevado, queda determinada una pequeña foseta anterolingual no observada en *Astrapotherium*. En el M3 la cresta media es algo más corta que en *Astrapotherium* y su extremo posterior permanece libre hasta casi la base del diente. Otras diferencias menores son producto de los distintos grados de hipsodoncia.

Al igual que en *Astrapotherium*, el p4 es pequeño, con dos raíces divergentes; el trigónido presenta un paralófido bien desarrollado, por lo que la corona es bicrescente (Figura 3).



**Figura 3.** *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MACN A 52-605 (sintipo), p4-m3 derechos en vista oclusal.  
**Figure 3.** *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MACN A 52-605 (syntype), right p4-m3 in occlusal view.

En algunos individuos se observa una diminuta cúspula adosada a la la base de la pared posterior del metacónido, a manera de “pillar” de los molares, rasgo que también es variable en *Astrapotherium*. La diferencia más conspicua es que la pared labial es casi plana o presenta una muy ligera depresión vertical entre el trigónido del talónido, rasgo también observado en los premolares inferiores de *Parastrapotherium*. Por el contrario, en *Astrapotherium* la pared labial del p4 presenta un surco vertical más marcado y penetrante, por lo que el diente es más molariforme.

Los molares inferiores (Figura 3) son de aspecto menos columnar que en *Astrapotherium*, los valles linguaes son un poco más amplios, la base de la cara lingual del metacónido y la pared labial del protocónido y del hipolófido son más convexas. Además, el pillar es más bunoide y se mantiene independiente hasta estados de desgaste más avanzados (Scott, 1928). Estos caracteres estarían relacionados también a las diferencias en el grado de hipsodoncia entre ambos géneros. Al igual que en *Astrapotherium*, el cíngulo lingual no se interrumpe en la base del metacónido, en oposición a lo observado en *Parastrapotherium*. El cíngulo labial está bien desarrollado a lo largo de toda la base de todos los molares, mientras que en *Astrapotherium* el cíngulo labial está reducido, o incluso ausente, en la base del talónido, particularmente en m2 y m3 (Scott, 1928).

Ninguno de los ejemplares disponibles presenta los incisivos en posición, pero se dispone de una gran cantidad de incisivos aislados. Todos son comparativamente más esbeltos y angostos que los de *Astrapotherium*, incluyendo los probables i3. Este rasgo podría estar asociado a la condición más estrecha de la sínfisis en *Astrapothericulus*. Todos los incisivos presentan cíngulos un poco más prominentes que en *Astrapotherium*, aunque comparativamente menos que en los molariformes. En base a un único incisivo aislado, Scott (1928) interpretó que en *Astrapothericulus* los incisivos son menos bilobulados que en *Astrapotherium*, pero esta diferencia no se aprecia en los numerosos ejemplares aquí examinados.

Los caninos superiores originalmente asignados a *Astrapothericulus iheringi* por Ameghino (1899) son diminutos (Figura 4A) en comparación con los de otros Astrapotheriidae, de base cerrada, y con esmalte sólo cubriendo la caras laterales en la parte más apical. La parte más distal preservada es de sección subtriangular, con su

ángulo más agudo formando el margen posterior del diente y con un ligero surco longitudinal en la cara anterior, como en *Astrapotherium* y *Parastrapotherium*. Hacia la base, la sección gradualmente se reduce y se torna sub-circular. Estos caninos corresponden a individuos adultos y evidentemente en estados más juveniles habrían tenido esmalte cubriendo la mayor parte de la corona. Los caninos inferiores (Figura 4B) también son proporcionalmente muy pequeños, de base cerrada y con esmalte sólo en la porción más distal cubriendo la porción más anterior de las caras laterales; estos caninos también corresponden a individuos adultos. Los únicos restos mandibulares disponibles con la región sínfisiaria preservada (MACN A 52-605, MACN Pv 14455, YPM PU 15855, ver Scott, 1928:lám.35, fig.1) carecen de caninos, pero sus correspondientes alvéolos revelan que éstos eran de tamaño equivalente a los descriptos por Ameghino y estaban implantados más verticalmente que en *Astrapotherium*. Sin embargo, Ameghino (1899) también identificó en su muestra procedente de las “Capas con *Astrapothericulus*” caninos mucho más grandes y los asignó a *Astrapotherium hebetatum*, luego transferida a *Astrapothericulus* (Ameghino, 1900-1902). Colecciones más recientes efectuadas en las capas “Astrapothericulenses” de la Formación Pinturas han provisto numerosos caninos; algunos similares a los de la serie tipo de *Astrapothericulus iheringi* y *Astrapothericulus hebetatum*, otros aún mayores, representando un gradiente de variación de aproximadamente 75% (ver Figura 5). Algunos de los caninos de mayor talla (e.gr. MACN PV SC3616, MPEF PV1280, Figura 5) están asociados a molariformes que son asignables claramente a *Astrapothericulus*, tanto por tamaño como por morfología. Estos caninos son proporcionalmente (en relación al tamaño de los molariformes) tan grandes como los de algunos ejemplares de *Astrapotherium*. De estos caninos, los superiores son de base abierta aún en estados adultos, con sección subtriangular en toda la extensión preservada, el surco en la cara anterior es más pronunciado y el esmalte se extiende hasta cerca de la base del diente, como en *Astrapotherium*. Los inferiores difieren de los de *Astrapotherium* por presentar la cara labial algo más convexa. En estados adultos presentan la base cerrada. Scott (1928, 1937) señaló que en *Astrapotherium* los caninos inferiores son de base abierta, incluso en individuos seniles, y por lo tanto serían distintos de los de *Astrapothericulus*. Sin embargo, varios ejemplares referibles indudablemente a



**Figura 4.** *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MACN A 52-410 (sintipos), canino superior (A) e inferior (B) en vista labial.

**Figure 4.** *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MACN A 52-410 (syntypes), upper (A) and lower (B) canines in labial view.

*Astrapotherium* procedentes de la Formación Santa Cruz (e.gr. MACN A 1865, MACN Pv 14512) presentan caninos inferiores radiculados, como en *Astrapothericulus*.

Scott (1937) y Johnson & Madden (1997) interpretaron las variaciones en tamaño y morfología de los caninos de *Parastrapotherium* y *Granastrapotherium* como producto de dimorfismo sexual, aún para diferencias de mayor magnitud (aproximadamente un 95% para *G. snorki*). Las variaciones de los caninos de *Astrapothericulus* probablemente también pueden obedecer a diferencias dimórficas más que taxonómicas, aunque queda claro que el tamaño y desarrollo de los caninos no puede ser considerado diagnóstico de este género.

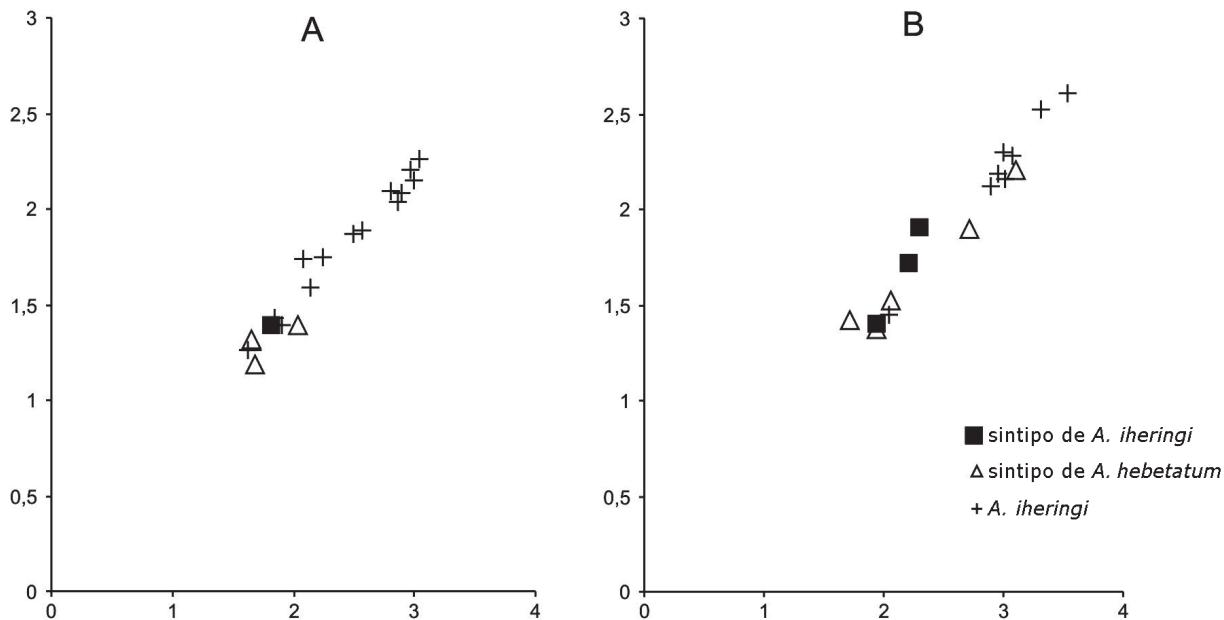
Al igual que en *Astrapotherium* y *Parastrapotherium*, la dentición decidua superior consta de tres premolares gradualmente más grandes y de aspecto más molariforme de adelante hacia atrás (Ameghino, 1904b:fig.5; 1906:fig.149). El DP2 presenta la región parastilar muy desarrollada que forma una conspicua y característica proyección anterolabial, y un pliegue labial del metacono más marcado que en los siguientes premolares y molares. En algunos ejemplares el DP4 presenta

una cúspula accesoria en el valle central, entre el protocono y la crista (e.gr. MACN A 52-417, Ameghino, 1904b:fig.5; 1906:fig.149). Hacia la base, esta cúspula se torna más lofoide, por lo que con mayor desgaste forma un corta cresta transversal, aislando el valle central del hipoflexo. La presencia de esta cúspula también es variable en los DP3 y DP4 de *Astrapotherium* y *Parastrapotherium*. No se dispone de material dentario inferior juvenil suficientemente completo para establecer la fórmula láctea.

### Cráneo

Johnson & Madden (1997) evaluaron caracteres craneanos de *Astrapothericulus* en base a un cráneo parcialmente restaurado (FMNH 13429) proveniente de niveles colhuehuapenses de la Formación Sarmiento en la Barranca sur del Lago Colhue Huapi. Sin embargo, los molariformes de este ejemplar difieren de los ejemplares tipo de *Astrapothericulus iheringi* y de otros referidos procedentes de la Formación Pinturas por presentar cíngulos basales más pequeños y mucho menos prominentes. Kramarz & Bond (en prensa) concluyeron que este ejemplar es assignable *Parastrapotherium ruderarium* Ameghino, 1902, y transfirieron tentativamente esta especie al género *Astrapotherium*. El único material craneano disponible positivamente referible a *Astrapothericulus* proviene de la sección inferior de la Formación Pinturas en “Estancia El Carmen” (*Carmen Lower*, según Bown y Larriestra, 1990). Es una porción anterior de cráneo parcialmente deformado con el paladar casi completo, ambos nasales y parte anterior de la órbita y del frontal derechos (MPEF PV1280, Figura 6). El ejemplar posee además ambos caninos y todos los molariformes. Los M3 están desgastados sólo en su parte apical y los premolares son los definitivos, indicando que se trataba de un individuo adulto. Los caninos son grandes, con la base abierta y con esmalte cubriendo las paredes laterales hasta la base del diente, lo que sugiere que se trataría de un ejemplar de sexo distinto a los de la serie tipo de *Astrapothericulus iheringi* (posiblemente macho), según lo discutido más arriba.

En vista dorsal (Figura 6A), el rasgo más destacable es el mayor desarrollo de los nasales en comparación con *Astrapotherium*. Los nasales son largos y estrechos, aunque se ensanchan ligeramente hacia delante. Su margen anterior es libre y se ubica muy por delante del nivel de los P3 y, al menos la parte posterior preservada se extiende hasta el nivel del M1. Son ligeramente convexos en sentido transversal y casi completamente planos en sentido anteroposterior en toda la extensión preservada. Todo el tercio anterior articula lateralmente con los maxilares. En *Astrapotherium* los nasales son mucho más cortos, no contactan con los maxilares y la porción anterior es libre y curvada hacia arriba (Scott, 1928). De los frontales, sólo se ha preservado la porción más anterior del lado derecho; se sitúa en el mismo plano de los frontales y en vista lateral (Figura 6C) no presenta forma de domo como en *Astrapotherium*. La abertura nasal es más baja y ancha que en *Astrapotherium*. Los maxilares forman completamente los márgenes laterales de la abertura nasal,



**Figura 5.** Diámetro transverso ploteado contra el diámetro anteroposterior (en cm) de los caninos superiores (A) e inferiores (B) de los syntipos de *Astrapothericulus iheringi* Ameghino (MACN 52-408, A 52-410, 52-414), *Astrapothericulus hebetatum* Ameghino (MACN A 52-405, 52-418) y de otros ejemplares de la Formación Pinturas referidos aquí a *Astrapothericulus iheringi* (MACN PV SC3616, 4260, 4268, 4269, 4279, 4284, 4291, 4292, 4312, 4321, 4322, 4353, MPEF PV 1280).

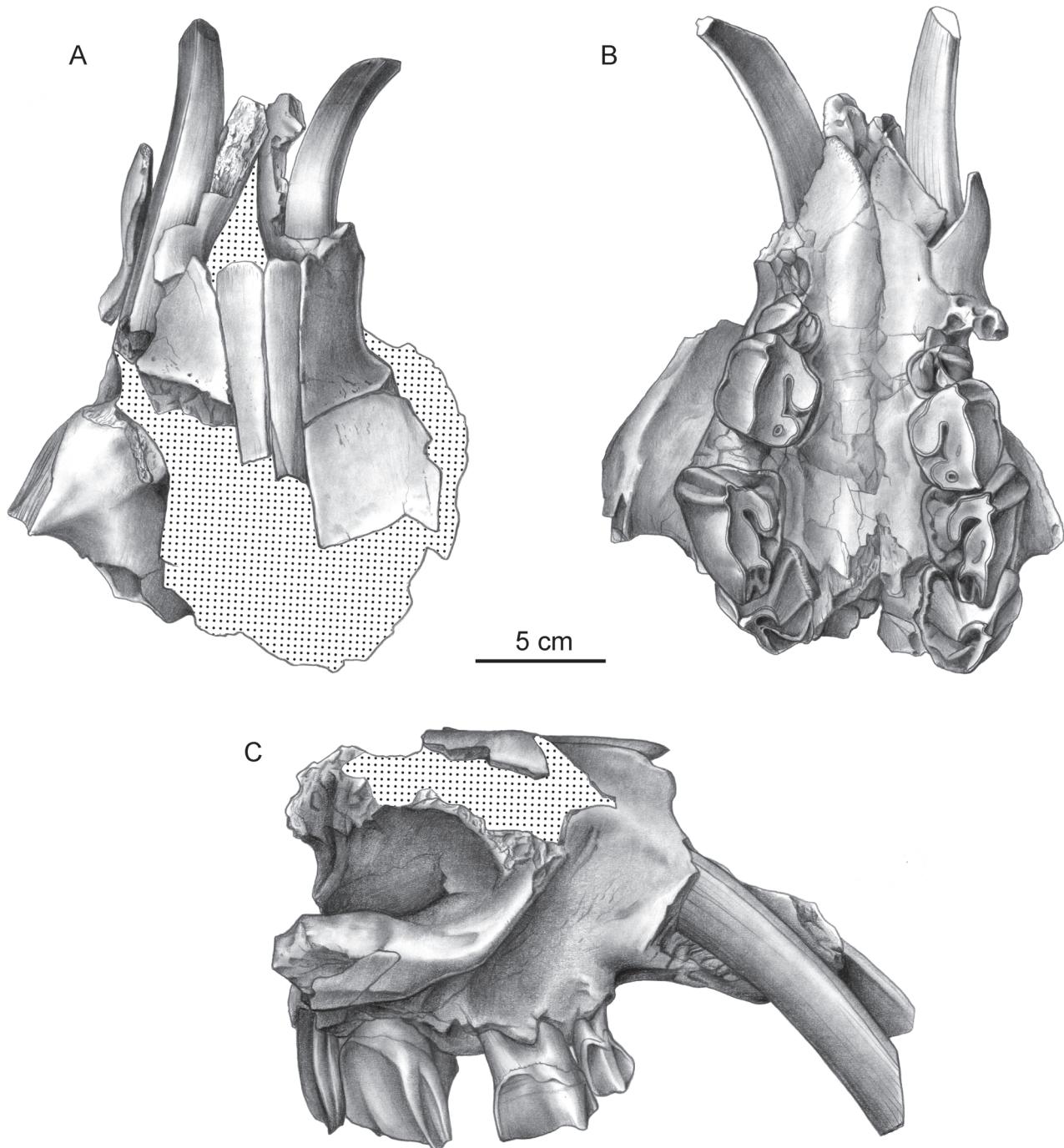
**Figure 5.** Transverse diameter plotted against anteroposterior diameter (in cm) of the upper (A) and lower (B) canines of the syntypes of *Astrapothericulus iheringi* Ameghino (MACN 52-408, A 52-410, 52-414), *Astrapothericulus hebetatum* Ameghino (MACN A 52-405, 52-418), and other specimens herein referred to *Astrapothericulus iheringi* (MACN PV SC3616, 4260, 4268, 4269, 4279, 4284, 4291, 4292, 4312, 4321, 4322, 4353, MPEF PV 1280).

extendiéndose anteriormente tanto como los nasales, por lo que esta porción del rostro es comparativamente más tubiforme que en *Astrapotherium*. La abertura nasal se continúa anteriormente con un profundo canal delimitado por los estuches óseos de los caninos formados por los maxilares. No se han preservado los premaxilares, y dada la deformación *post mortem* sufrida en el lado izquierdo del cráneo, el estuche maxilar y el canino de ese lado están fuertemente rotados, contactando en la línea media con el maxilar derecho y ocupando el espacio donde se habrían alojado los premaxilares. Ventralmente (Figura 6B), los maxilares forman una profunda escotadura media anterior para recibir a los premaxilares. El vértice de esta escotadura se sitúa aproximadamente al nivel del margen posterior del alvéolo del canino; esta disposición parece haber sido la original y no producto de la deformación del cráneo. Por el contrario, en *Astrapotherium* la escotadura es mucho más larga, extendiéndose posteriormente al menos hasta el nivel de los P3. El diastema entre el canino y el P3 es menos cóncavo y proporcionalmente más corto que en *Astrapotherium*. El canino del lado derecho, en su posición natural, está implantado de forma menos extrovertida que en *Astrapotherium*, lo que sugiere que, a pesar de tener defensas bien desarrolladas, la sínfisis mandibular era comparativamente angosta y los caninos inferiores eran más verticales. Los molariformes están implantados formando una curva algo más cerrada que en *Astrapotherium*, de manera que convergen tanto anterior como posteriormente. El paladar

se encuentra comprimido y completamente cuarteadado, por lo que no es posible identificar los palatinos ni la posición de las coanas. Las órbitas son proporcionalmente más grandes y están ubicadas en posición un poco más anterior respecto a *Astrapotherium*. El proceso zigomático del maxilar está ubicado más adelante que en *Astrapotherium*, a la altura del M1-M2, y es un poco más ancho y ventralmente más plano.

#### Mandíbula

Todas las mandíbulas disponibles con la sínfisis preservada (MACN Pv 14455, YPM PU 15855, MACN A 52-605, Figura 7) presentan esta región mucho más angosta y cóncava y con los alvéolos de los caninos dispuestos más dorsalmente que en *Astrapotherium*. Como se discutiera anteriormente, estos individuos podrían corresponder a hembras. Anteriormente, la sínfisis es más alta que en *Astrapotherium*; la orientación de los alvéolos de los incisivos sugiere que éstos estaban implantados de manera menos procumbente. Posteriormente, la sínfisis se extiende hasta un poco por delante del borde anterior del alvéolo del p4, como en *Astrapotherium*, aunque en el MACN A 52-605 (más jóven que los otros ejemplares) la sínfisis es significativamente más corta. El diastema entre el canino y el p4 es de longitud equivalente al largo total m1-m2, aunque un poco más largo en individuos seniles, mientras que en *Astrapotherium* es comparativamente más largo, superando el largo total p4-m2. Por detrás del alvéolo del canino, el diastema es fuertemente convexo en sentido transversal, y

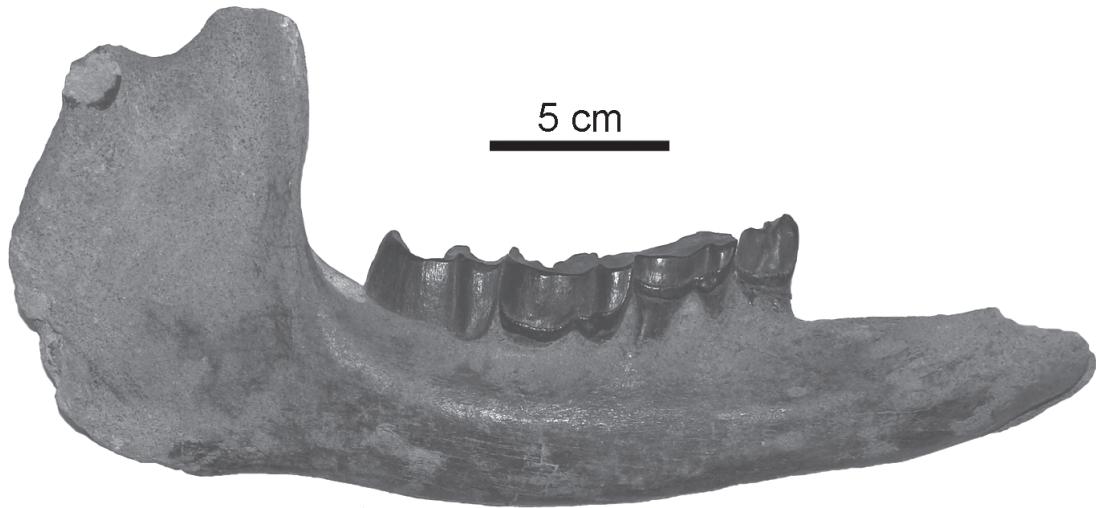


**Figura 6.** *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MPEF PV 1280, porción anterior de cráneo parcialmente deformado en vista dorsal (A), palatal (B) y lateral (C).

**Figure 6.** *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MPEF PV 1280, partially distorted anterior skull portion in dorsal (A), palatal (B) and lateral (C) views.

gradualmente forma hacia atrás una cresta longitudinal que finaliza delante del alvéolo del p4. En *Astrapotherium*, por el contrario, el diastema es mucho menos convexo y la cresta es proporcionalmente más corta. Lateralmente (Figura 7), presenta numerosos forámenes nutricios, cuyo número y disposición es variable, aún entre las ramas mandibulares de cada lado de un mismo individuo. Ventralmente la región del diastema es casi plana y carece de la gran tuberosidad donde

se aloja la base del canino presente en *Astrapotherium*. La rama horizontal es proporcionalmente un poco más alta y más angosta que en *Astrapotherium* (Scott, 1928), aunque en individuos seniles (MACN Pv 14455) las proporciones son más parecidas a ese género. Ventralmente es mucho más convexa en sentido anteroposterior que la de *Astrapotherium*, y presenta una suave inflexión a la altura del borde anterior de la rama ascendente, insinuando un esbozo de cresta



**Figura 7.** *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MACN A 52-605 (sintipo), rama mandibular derecha en vista lateral.  
**Figure 7.** *Astrapothericulus iheringi* Ameghino. MACN A 52-605 (syntype), right mandibular ramus in lateral view.

masetérica (Figura 7), aunque no tanto como en *Albertogaudrya* y *Astraponotus* (Eoceno). La rama ascendente es proporcionalmente más baja, y por lo tanto también la posición del cóndilo. El margen anterior de la rama ascendente se ubica más atrás que el borde posterior del m3, mientras que en *Astrapotherium* se encuentra ubicado algo más anterior, ocultando en vista lateral parte del talónido de ese diente. Otros caracteres de la mandíbula no difieren significativamente de los de *Astrapotherium*.

*Astrapothericulus iheringi* (Ameghino, 1899)

*Astrapotherium iheringi* Ameghino, 1899:5

*Astrapotherium hebetatum* Ameghino, 1899:5

**Lectotipo.** MACN A 52-419, fragmento de maxilar izquierdo con P3-M3.

**Tipo del sinónimo.** MACN A 52-405, sintipo de *Astrapotherium hebetatum*, un fragmento mandibular con p4-m1 y numerosos dientes aislados, correspondientes a más de un individuo.

**Diagnosis.** Molares superiores sin estructuras accesorias en el valle central.

**Comentarios.** *Astrapothericulus iheringi* está basada en numerosos ejemplares colectados por Carlos Ameghino en las “capas con *Astrapothericulus*” durante su noveno viaje a Patagonia en 1897. Estos ejemplares, que conforman el sintipo original, son el MACN A 52-410 (dos caninos superiores, uno inferior, un molar y un premolar inferior, un molar superior y fragmento de otro, posiblemente asociados), MACN A 52-411, m1 y m2 asociados, MACN A 52-417 (fragmento de maxilar derecho con DP2-DP4 y otro con DP4), MACN A 52-419 (fragmento de maxilar izquierdo con P3-M3), MACN A 52-422 (fragmento maxilar con dos premolares deciduos), MACN A 52-605 (ambas ramas mandibulares articuladas con todo los molariformes) y varios lotes de dientes aislados (MACN A 52-408, 409, 412, 413, 414 y 421). Las medidas indicadas por Ameghino en 1899 para la longitud

total p4-m3 corresponden a las del MACN A 52-605 y para el canino superior a alguno de los caninos del lote MACN A 52-410. Dado que los rasgos diagnósticos específicos corresponden a la dentadura superior, se designa aquí lectotipo de *Astrapothericulus iheringi* al fragmento de maxilar con P3-M3 MACN A 52-419, figurado por Ameghino (1904b:fig.5; 1906:fig149) y reproducido por Loomis (1914:fig.102).

Según Ameghino (1899), *Astrapotherium hebetatum* también tiene cíngulos basales muy prominentes, como *Astrapothericulus iheringi*, pero es de tamaño mucho mayor (diámetro anteroposterior del m1 = 42 mm), especialmente los caninos, y presenta caracteres de *Parastrapotherium* (aunque no indicó cuáles). En 1900-1902 Ameghino transfirió esta especie a *Astrapothericulus* y la incluyó en la lista de su “fauna Astrapotericulense”. En la Colección Ameghino del MACN, el lote indicado como tipo de *Astrapothericulus hebetatum* (MACN A 52-405) incluye un fragmento mandibular con p4 (en erupción) - m1 y numerosos dientes aislados, correspondientes a más de un individuo. El m1 es mucho más chico que 42 mm, pero esta medida coincide aproximadamente con la de un diente aislado, muy probablemente un m2, y por lo tanto apenas difiere del tamaño de los molares de *Astrapothericulus iheringi* (Tabla 1). Ninguno de los restantes molariformes e incisivos de ese lote difiere significativamente de los asignados a *Astrapothericulus iheringi*. De los caninos, sólo uno (inferior) es más grande (ver Figura 5), pero aún menor que otros caninos positivamente asociados a molares asignables a *Astrapothericulus iheringi*. Considerando la ausencia de diferencias morfológicas significativas en los molariformes, y que la distribución del tamaño de los caninos no presenta discontinuidades que justifiquen una diferenciación taxonómica (Figura 5), se interpreta aquí *Astrapothericulus hebetatum* como sinónimo junior de *Astrapothericulus iheringi*. Esta interpretación está apoyada además por el

hecho de que ambas variedades de caninos ocurren conjuntamente en las mismas localidades y en los mismos niveles estratigráficos de la Formación Pinturas, y que también en otros astrapoterios se han identificado importantes diferencias intraespecíficas en el tamaño de los caninos interpretadas como dimorfismo sexual (Scott, 1937; Johnson & Madden, 1997).

*Astrapothericulus emarginatus* Ameghino, 1904

*Astrapothericulus emarginatus* Ameghino, 1904a:230

*Astrapothericulus peninsulatus* Ameghino, 1904a:231

**Holotipo.** MACN A 52-423, un molar superior aislado (Figura 8).

**Tipo del sinónimo.** MACN A 52-416, holotipo de *Astrapothericulus peninsulatus*, un molar superior aislado (figurado en Ameghino, 1904b:fig.326).

**Diagnóstico.** Molares superiores con una cúspula accesoria en el valle central.

**Comentarios.** De acuerdo con Ameghino (1904b), el M2? aislado sobre el que está basada *Astrapothericulus emarginatus* se caracteriza por presentar “un tubérculo suplementario interlobular interno” en el valle central. Como se mencionó anteriormente, un elemento accesorio en esta posición también está presente en algunos premolares

**Tabla 1.** Estadísticos de las medidas dentarias de *Astrapothericulus iheringi* (Ameghino). **Abreviaturas:** **DAP**, diámetro anteroposterior; **DT**, diámetro transverso; **max**, valor máximo medido; **min**, valor mínimo medido; **desv**, desviación standard; **n**, número de ejemplares.

**Table 1.** Statistics of dental measurements for *Astrapothericulus iheringi* (Ameghino). **Abbreviations:** **DAP**, anteroposterior diameter; **DT** transverse diameter; **max**, maximum measured value; **min**, minimum measured value; **desv**, standard deviation; **n**, number of specimens.

		<b>promedio</b>	<b>max</b>	<b>min</b>	<b>desv</b>	<b>n</b>
<b>P3</b>	DAP	1,54	1,73	1,40	0,11	6
	DT	1,67	1,88	1,47	0,15	6
<b>P4</b>	DAP	2,02	2,15	1,91	0,08	8
	DT	2,47	2,56	2,31	0,08	8
<b>M1</b>	DAP	3,85	3,93	3,71	0,10	4
	DT	3,82	3,97	3,64	0,14	4
<b>M2</b>	DAP	4,78	5,13	4,40	0,29	6
	DT	4,32	4,53	4,03	0,23	6
<b>M3</b>	DAP	4,33	4,98	3,70	0,55	4
	DT	4,10	4,48	3,92	0,26	4
<b>p4</b>	DAP	1,68	1,95	1,73	0,08	9
	DT	1,37	1,51	1,24	0,10	9
<b>m1</b>	DAP	3,33	3,61	2,97	0,33	3
	DT	1,90	2,01	1,83	0,10	3
<b>m2</b>	DAP	4,05	4,49	3,66	0,33	8
	DT	2,14	2,52	1,83	0,23	8
<b>m3</b>	DAP	4,63	5,33	3,98	0,47	7
	DT	2,17	2,69	1,83	0,29	6



**Figura 8.** *Astrapothericulus emarginatus* Ameghino. MACN A 52-423 (holotipo), M2? aislado en vista oclusal.

**Figure 8.** *Astrapothericulus emarginatus* Ameghino. MACN A 52-423 (holotype), isolated M2? in occlusal view.

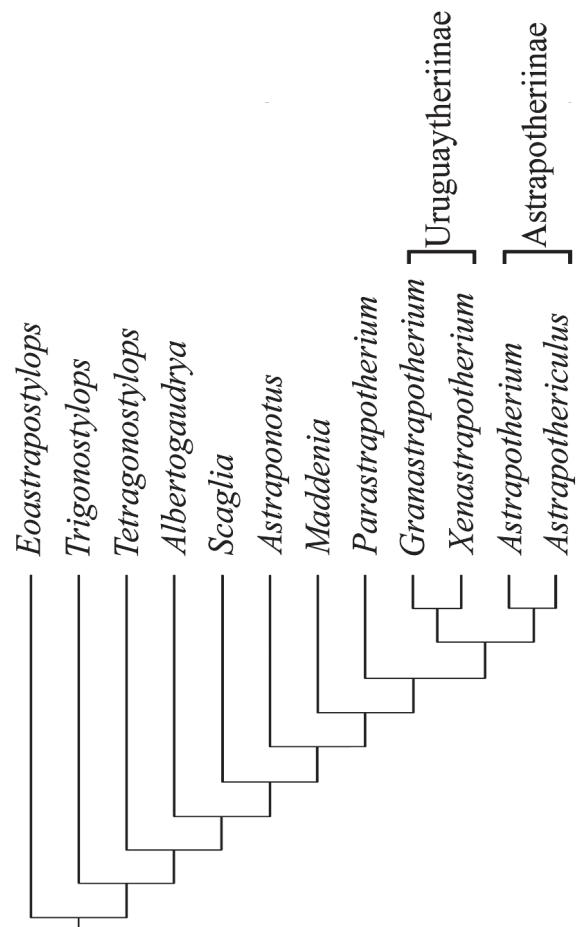
superiores deciduos de *Astrapothericulus*, como así también de *Astrapotherium* y de *Parastratherium* (Scott, 1937). Asimismo, está presente en el molariforme superior sobre el que está basada *Astrapothericulus minusculus* (Ameghino, 1904b:fig.327), de edad Colhuehuapense, que también corresponde a un premolar deciduo, indistinguible del de *Astrapotherium?* ruderarium (Kramarz & Bond, en prensa). Sin embargo, casi ninguno de los muy numerosos molares superiores disponibles de *Astrapothericulus*, como tampoco de *Astrapotherium* o *Parastratherium*, presenta un elemento accesorio en esta posición, incluso aquellos molares asociados a premolares deciduos que efectivamente exhiben esa condición. Esto sugiere que la presencia de una estructura accesoria separando el valle central del valle lingual es un rasgo característico de los premolares de leche. Los únicos molariformes superiores interpretados como molares que presentan un elemento accesorio en el valle central son los respectivos tipos de *Astrapothericulus emarginatus* y *Astrapothericulus peninsulatus* y un molar muy gastado de *Parastratherium* (MACN A 52-505) figurado por Ameghino (1904b:fig.328) como *Parastratherium trouessarti* (aunque Ameghino no indicó este carácter en su descripción de esa especie). Los tres casos mencionados corresponden a dientes aislados, pero sus tamaños exceden largamente al de los DP4 de sus correspondientes géneros; los tipos de *Astrapothericulus emarginatus* y *Astrapothericulus peninsulatus* son aún más grandes que el DP4 de *Astrapotherium magnum*, por lo que se interpreta aquí que son dientes permanentes, siguiendo la postura de Ameghino. Sin embargo, no es posible establecer si la presencia de esta cúspula accesoria es una mera variación individual o si está asociada a la posición del diente en la hilera dentaria. En

virtud de ello, se acepta aquí provisoriamente la validez de *Astrapothericulus emarginatus*, siendo éste el único rasgo que lo diferencia de *Astrapothericulus iheringi*, hasta que se disponga de mejores evidencias. Alternativamente, si estos dientes fueran deciduos, corresponderían a una especie con idéntica morfología a *Astrapothericulus iheringi* pero de tamaño mucho mayor, y por lo tanto también diferenciable de otras especies conocidas.

Como se mencionara anteriormente, el molar tipo de *Astrapothericulus peninsulatus* (aquí considerada sinónimo de *Astrapothericulus emarginatus*) también presenta una cúspula accesoria en el valle medio, pero a diferencia del de *Astrapothericulus emarginatus* es mucho más alta y se encuentra adosada a la pared labial de la crista “formando un contrafuerte de ésta en forma de península...” (Ameghino, 1904a). Esta diferencia no obedece a los distintos estados de desgaste (Ameghino, 1904b), pero bien puede ser interpretada como una variación intraespecífica esperable en estructuras coronarias de carácter accesorio. El tipo de *Astrapothericulus peninsulatus* presenta además la fosa media (ya desgastada en el tipo de *Astrapothericulus emarginatus*) atravezada diagonalmente por una pequeña cresta, que también está presente en algunos molares de *Astrapothericulus iheringi* y de otros Astrapotheriidae. Esta cresta está sugestivamente alineada con la cúspula accesoria del valle central, con el protocono y con el metacono, sugiriendo que estas estructuras accesorias podrían corresponder a elementos vestigiales de la postprotocrista.

## RELACIONES

Ciertamente, *Astrapothericulus* es significativamente más pequeño y exhibe síntesis mandibular más corta, estrecha y cóncava que en *Astrapotherium* y *Parastrapotherium*, diastema más corto, rama horizontal más alta y angosta, ventralmente más convexa y con esbozo de cresta masetérica, recordando a las formas más basales como *Trigonostylops* y *Albertogaudrya* (Eoceno). Desde el punto de vista craneano, *Astrapothericulus* también se asemeja a los astrapoterios eocénicos (i.e. *Scaglia*, *Trigonostylops*) por presentar nasales y maxilares menos reducidos, premaxilares más cortos y órbitas más grandes que en *Astrapotherium* y *Parastrapotherium*. En base a los caracteres mandibulares y a la presencia de caninos más pequeños y radiculados, Scott (1928) sugirió que *Astrapothericulus* podría ser estructuralmente el ancestro de *Astrapotherium*, aunque más tarde (1937) interpretó que *Astrapothericulus* representaría un linaje distinto de los de *Astrapotherium* y *Parastrapotherium*, probablemente derivado de *Astraponotus* (Eoceno). Cifelli (1993) concluyó que *Astrapothericulus* conforma un grupo monofilético con *Astrapotherium* y *Parastrapotherium*, aunque sin definir las relaciones entre estos géneros. Este autor no consideró a los géneros incluidos en la subfamilia Uruguaytheriinae (i.e. *Uruguaytherium*, *Xenastrapotherium*, *Granastrapotherium*), aunque ciertamente *Astrapothericulus* no presenta ninguna de las sinapomorfías indicadas por Johnson & Madden (1997)



**Figura 9.** Árbol de consenso de máxima parsimonia ( $L = 87$ ,  $CI = 71$ ,  $RI = 76$ ) mostrando las relaciones filogenéticas entre *Astrapothericulus* y los restantes géneros del Orden Astrapotheria (de Kramarz & Bond, 2009).

**Figure 9.** Most parsimonious strict consensus tree ( $L = 87$ ,  $CI = 71$ ,  $RI = 76$ ) showing phylogenetic relationships among *Astrapothericulus* and the remaining genera of the Order Astrapotheria (from Kramarz & Bond, 2009).

para los Uruguaytheriinae. Johnson & Madden (1997) concluyeron que *Astrapothericulus* es el grupo hermano de los restantes astrapoterios oligocénicos y miocénicos (incluyendo a los Uruguaytheriinae), aunque esta agrupación se encuentra débilmente sustentada. Más recientemente, Kramarz & Bond (2009) analizaron 49 caracteres dentarios y craneo-mandibulares en 12 géneros de astrapoterios (incluyendo los materiales de *Astrapothericulus* aquí descriptos), concluyendo que este género y *Astrapotherium* conforman un clado terminal (los Astrapotheriinae) distinto del de los Uruguaytheriinae y de *Parastrapotherium* (ver Figura 9). Esta agrupación está sustentada exclusivamente por caracteres dentarios: *Astrapothericulus* presenta menor número de premolares inferiores y molariformes de corona más alta que en *Parastrapotherium*, *Maddenia* (un taxón proveniente de niveles oligocénicos recientemente descripto por Kramarz & Bond, 2009) y los astrapoterios eocénicos, y comparte con *Astrapotherium* la presencia de cíngulo lingual continuo e hipoflérido en forma de profundo surco vertical

entre el trigónido y el talónido en los molares inferiores, a diferencia de los Uruguaytheriinae.

Bajo este contexto filogenético, los rasgos craneanos y mandibulares previamente interpretados como primitivos resultan ser reversiones autapomórficas de *Astrapothericulus*. Llamativamente, al menos algunos de estos caracteres mandibulares (e.g. sínfisis mandibular más corta, estrecha y cóncava) están insinuados en estados juveniles de *Parastrapotherium* y *Astrapotherium*. Aunque aún muy poco se conoce sobre el desarrollo ontogenético en los Astrapotheria, es probable que también algunos de los caracteres craneanos se verifiquen en juveniles de otros astrapoterios, como el mayor tamaño de las órbitas y la menor reducción de nasales y premaxilares. El género *Astrapothericulus* se habría originado a partir de un ancestro de talla mucho mayor estructuralmente próximo a *Astrapotherium*, y la presencia de caracteres posiblemente paedomórficos (*sensu* Alberch *et al.*, 1979) podrían estar directamente asociada a la posterior reducción del tamaño corporal como resultado de procesos heterocrónicos. Estos fenómenos estarían aún más acentuado en las hembras, las que incluso exhibirían caninos radiculados y comparativamente diminutos. Esta propuesta, aquí planteada sólo a nivel conjetal, sólo podrá ser confirmada a medida que se conozcan series ontogenéticas más completas de *Astrapothericulus* y de otros Astrapotheriidae relacionados.

## DISTRIBUCIÓN

De acuerdo con Ameghino (1900-1902, 1906) *Astrapothericulus* es el género que caracteriza los depósitos continentales expuestos en la región extrandina en el noroeste de la provincia de Santa Cruz (“capas Astrapothericulenses”), a los que Bown *et al.* (1988) denominaron Formación Pinturas. Según la interpretación de Ameghino, estas capas son portadoras de una asociación faunística distinta y más modernas que la de sus “Capas con Colpodon” en la Barranca sur de lago Colhué Huapi, provincia de Chubut (Edad Mamífero Colhuehuapense; Figura 1), pero más antiguas que la de las localidades costeras de la Formación Santa Cruz Formation (Figura 1), que tipifican la Edad Mamífero Santacrucese (Simpson, 1940), y que la de las exposiciones de la Formación Santa Cruz en Karaiken (sudoeste de la provincia de Santa Cruz; Figura 1) portadoras de fauna “Notohippidense”. Posteriormente, Ameghino (1904a) describió *Astrapothericulus peninsulae* como proveniente de las “Capas con Notohippus” en Karaiken, Sin embargo, más tarde Ameghino (1906:228) indicó claramente que *Astrapothericulus* está ausente en las “capas con Notohippus”. Estudios bioestratigráficos basados en marsupiales paleoténtidos (Bown & Fleagle, 1993) roedores histicognatos (Kramarz & Bellosi, 2005) y Litopterna (Kramarz & Bond, 2005) indican que sólo las secuencias inferior y media de la Formación Pinturas son portadoras de una asociación de mamíferos distinta y más antigua que las conocidas para la Edad Mamífero Santacrucese, mientras que la secuencia superior contiene en su mayoría taxones

típicamente santacruceses, y sería correlacionable con los niveles más bajos de la Formación Santa Cruz en sus típicas localidades costeras y con los depósitos expuestos en Karaiken portadores de la fauna “Notohippidense”. Estas correlaciones están además apoyadas por dataciones  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  obtenidas del tope de la secuencia media de la Formación Pinturas y de la base de la Formación Santa Cruz en Monte León y Monte Observación (Fleagle *et al.*, 1995). Ciertamente, *Astrapothericulus* es abundante en las secuencias inferior y media de la Formación Pinturas, pero restos positivamente asignables a *Astrapothericulus* (MACN SC 4347, 4348 y 4350) también se registran en depósitos expuestos en La Cañada (Bown & Fleagle, 1993; Figura 1), asignados a la secuencia superior de dicha unidad (Kramarz & Bellosi, 2005). Es decir que, si bien no es posible aún confirmar la presencia de *Astrapothericulus* en las “Capas con Notohippus”, el género se registra no sólo en niveles portadores de fauna típicamente “Astrapothericulense” sino también en otros con fauna santacrucese.

Los respectivos tipos de *Astrapothericulus minusculus* y *Astrapothericulus laevisculus* provienen de capas colhuehuapenses en la Barranca sur del Lago Colhue Huapi. Éstos corresponden a dientes deciduos de un Astrapotheriidae más afín a *Astrapotherium magnum* que a *Astrapothericulus iheringi* (Kramarz & Bond, en prensa), y ningún ejemplar disponible de esos niveles puede ser positivamente referido al género *Astrapothericulus*. Sin embargo, este género está bien representado en la Formación Cerro Bandera (provincia del Neuquén), asignada a la Edad Mamífero Colhuehuapense, aunque por restos indeterminables a nivel específico (Kramarz *et al.*, 2005). Por lo tanto, la distribución de *Astrapothericulus* excede cronológica y estratigráficamente a las de las “capas Astrapothericulenses” y su biocrón se extiende desde la Edad Mamífero Colhuehuapense hasta la Edad Mamífero Santacrucese. Ello no invalida al “Astrapothericulense” como unidad faunística, pero evidencia que es necesario seleccionar otro elemento faunístico que la caracterice.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a E. Ruigómez (MPEF), P. Makovicky (FMNH) y W. Joyce (YPM) por permitir el estudio del material bajo su cuidado. A los revisores D. Croft y M. Bond por sus valiosas observaciones y sugerencias. Las ilustraciones fueron confeccionadas por el artista J. González. Este trabajo fue parcialmente financiado con aportes de BID 1728/0C-AR PICT 32344 (V. Barreda, MACN) y del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Res. No. 1227/05).

## REFERENCIAS

- Alberch, P.; Gould, S.J.; Oster, G.F. & Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Palaeobiology*, 5(3):296-317.  
 Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el museo

- de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata*, 1:1-26.
- Ameghino, F. 1899. *Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento (Adiciones y correcciones)*. La Plata, Imprenta La Libertad, 13 p.
- Ameghino, F. 1900-1902. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 50:109-131, 145-165, 209-229; 51:20-39, 65-91, 52:198-197, 244-250; 54:161-180, 220-240, 283-342.
- Ameghino, F. 1902. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Colpodon. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 17:71-138.
- Ameghino, F. 1904a. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 58:35-41, 56-71, 182-192, 225-291.
- Ameghino, F. 1904b. Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 3(3):1-541.
- Ameghino, F. 1906. Les Formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 8(3):1-568.
- Bown, T.M. & Fleagle, J.G. 1993. Systematics, Bioestratigraphy and Dental Evolution of the Palaeothentidae, Later Oligocene to Early- Middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) Caenolestoid Marsupials of South America. *Journal of Paleontology*, 67(supl. 2):1-76.
- Bown, T.M. & Larriestra, C.N. 1990. Sedimentary paleoenvironments of fossil platyrhine localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz province, Argentina. *Journal of Human Evolution*, 19(1-2):87-119.
- Bown, T.M.; Larriestra, C.N. & Powers, D.W. 1988. Análisis paleoambiental de la Formación Pinturas (Mioceno Inferior), Provincia de Santa Cruz. In: REUNIÓN ARGENTINA DE SEDIMENTOLOGÍA, 2, 1988. *Actas*, Buenos Aires, FCEyN (UBA), p. 31-35.
- Cifelli, R.L. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. In: F.S. Szalay; M.J. Novacek & M.C. McKenna (eds.) *Mammal Phylogeny*, Springer-Verlag, p. 195-216.
- Fleagle, J.G.; Bown, T.M.; Swisher, C. & Buckley, G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz formations. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 6, 1994. *Actas*, Trelew, Museo Egidio Feruglio, p. 129-135.
- Johnson, S.C. & Madden, R.H. 1997. Uruguaytheriine Astrapotheres of Tropical South America. In: R.F. Kay; R.H. Madden; R.L. Cifelli & J.J. Flynn (eds.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*, Smithsonian Institution Press, p. 355-381.
- Kramarz, A.G. & Bellosi, E.S. 2005. Hystricognath rodents from the Pinturas Formation, early - middle Miocene of Patagonia, biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 18:199-212.
- Kramarz, A.G. & Bond, M. 2005. Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano – Medio de Patagonia. *Ameghiniana*, 42(3):611-325.
- Kramarz, A. & Bond, M. 2009. A new Oligocene astrapothere (Mammalia, Meridiungulata) from Patagonia and a new appraisal of astrapothere phylogeny. *Journal of Systematic Paleontology*, 7(1):117-128.
- Kramarz, A. & Bond, M. (en prensa). Colhuehuapian Astrapotheriids (Mammalia) from Gran Barranca Sur del Lago Colhue Huapi. In: R. Madden; A. Carlini; M.G. Vucetich & R. Kay (eds.) *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic*, Cambridge University Press.
- Kramarz, A.; Garrido, A.; Forasiepi, A.; Bond, M., & Tambussi, C. 2005. Estratigrafía y vertebrados (Mammalia-Aves) de la Formación Cerro Bandera, Mioceno Temprano de la provincia del Neuquén, Argentina. *Revista Geológica de Chile*, 32(2):273-291.
- Loomis, F.B. 1914. *The Deseado Formation of Patagonia*. Amherst, Rumford Press, 232 p.
- Lydekker, R. 1894. Contribution to the knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. 3. A study of extinct Argentine ungulates. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina*, 2:1-91.
- Scott, W.B. 1928. Astrapotheria. In: W.B. Scott (ed.) *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899, Volume VI, Paleontology. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part IV*, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), p. 301-351.
- Scott, W.B. 1937. "The Astrapotheria". *Proceedings of the American Philosophical Society*, 77(3):300-393.
- Simpson, G.G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophy Society*, 83(5):649-709.

Received in January, 2009; accepted April, 2009.