



PATRONES DE DESGASTE Y OCLUSIÓN EN EL SISTEMA MASTICATORIO DE LOS EXTINTOS ARGYROLAGOIDEA (MARSUPIALIA, POLYDOLOPIMORPHIA, BONAPARTHERIIFORMES)

NATALIA ZIMICZ

División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Buenos Aires, Argentina - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). nzimicz@fcnym.unlp.edu.ar

Resumen. Los Argyrolagoidea (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia, Bonaparteriiformes) muestran un patrón de contactos cuspidales durante la oclusión dentaria completamente diferente a cualquier otro grupo de marsupiales sudamericanos. El patrón resultante de facetas de desgaste es también exclusivo para este grupo. Esto se debe, en parte, a la morfología altamente derivada de los argyrolagoideos respecto al patrón tribosfénico generalizado. La localización y el desarrollo relativo de las facetas de desgaste indican que los movimientos masticatorios estuvieron compuestos por componentes propalinales y ectentales que resultaron en un movimiento neto oblicuo. Esta dinámica masticatoria está correlacionada con la morfología molar de los argyrolagoideos, que incluye una reorganización cuspidal y la adición de estructuras neomórficas. Los patrones de desgaste molar, el tipo de movimientos oclusales y la adquisición de hipsodoncia apoyan fuertemente una hipótesis de dieta herbívora para este grupo. La existencia de hipsodoncia en los metaterios de América del Sur alrededor del Oligoceno temprano parece ser una respuesta notablemente rápida a los cambios ambientales. Las estimaciones de masa corporal son consistentes con aquellas de muchos herbívoros placentarios pequeños (*i.e.*, roedores).

Palabras clave. Facetas de desgaste. Oclusión dentaria. Masa corporal. Herbivoría. Marsupiales sudamericanos. Cambio climático.

Abstract. WEAR PATTERN AND OCCLUSION IN THE MASTICATORY SYSTEM OF EXTINCT ARGYROLAGOIDEA (MARSUPIALIA, POLYDOLOPIMORPHIA, BONAPARTHERIIFORMES). The Argyrolagoidea (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia, Bonaparteriiformes) display a pattern of cusp contact that is quite different from any other group of South American metatherians during dental occlusion. The resulting pattern of wear facets is also exclusive for this group. In part, this is due to the highly derived molar morphology of argyrolagoids as compared to the generalized tribosphenic pattern. The location and relative development of wear facets indicate that chewing movements were composed of propalinal and ectental components, resulting in an oblique motion. This type of masticatory dynamics correlates with the argyrolagoid molar pattern, including a reorganization of cusps and the addition of neomorphic structures. This pattern of molar wear, the occlusal movements, and the acquisition of hypsodonty strongly support the hypothesis of an herbivorous diet for this group. The occurrence of hypsodonty in South American metatherians already by the early Oligocene appears to be a remarkably rapid response to environmental changes. Body mass estimates are consistent with those of many small herbivores (*i.e.*, rodents).

Key words. Wear facets. Dental occlusion. Body size. Herbivory. South American marsupials. Climatic change.

Los extintos Argyrolagoidea constituyen una superfamilia de marsupiales Polydolopimorphia (Ameghino, 1897) cuyo biocrón se extiende desde el Eoceno temprano hasta el Plioceno temprano. Los argyrolagoideos más antiguos provienen de la Formación Divisadero Largo (Mendoza) que recientemente ha sido asignada al Eoceno medio (subedad Vaquense) o al Eoceno medio/tardío (Cerdeño *et al.*, 2008; López, 2010). De la localidad de Gran Barranca, en la provincia del Chubut, se han exhumado especímenes de los niveles correspondientes a la Edad Mamífero Tinguiririquense y de capas inmediatamente posteriores a la transición Eoceno-Oligoceno (Goin *et al.*, 2010). Los registros posteriores incluyen la localidad de Salla (Bolivia), de edad Deseadense

(Wolff, 1984); el Valle Inferior del Río Chubut (provincia del Chubut), donde se exponen sedimentos de edad Colhuehuapense (Carlini *et al.*, 2007; Pascual y Carlini, 1987); la localidad de Quebrada Honda (Bolivia), donde afloran sedimentos de edad Laventense (Villarreal y Marshall, 1988; Sánchez-Villagra *et al.*, 2000); distintas localidades de la Formación Cerro Azul (provincia de la Pampa), asignada a la Edad Mamífero Huayqueriense (Abello *et al.* 2002; Goin *et al.* 2000); la localidad de Andalhualá (provincia de Catamarca), presumiblemente de edad Huayqueriense; y diversas localidades de la provincia de Buenos Aires con sedimentos asignables a las edades Montehermosense, Chapadmalalense y Marplatense (Simpson, 1970a y literatura citada).

La posición sistemática de los Argyrolagoidea ha sido ampliamente discutida debido al carácter notablemente derivado de algunos de sus miembros, particularmente de los géneros terminales. La morfología muy especializada de algunas especies (*e.g.*, *Argyrolagus scagliai* Simpson, 1970a), representadas por esqueletos casi completos, recuerda a la de los roedores de la Familia Heteromyidae, particularmente a la de las “ratas canguro” (Dipodomyinae). En consecuencia, varios autores han postulado que este es un caso de convergencia evolutiva entre marsupiales y placentarios (Simpson, 1970a; Pascual *et al.*, 1986; Pascual y Carlini, 1987; Mares, 1993). Este grado de extrema especialización ha llevado también a cuestionar las afinidades metaterias de los argirolagoideos. De hecho, algunos autores han sugerido su pertenencia a los Eutheria (McKenna, 1980; Reig, 1981; Reig *et al.*, 1987; Kirsch *et al.*, 1991). Otros (*e.g.*, Clemens *et al.*, 1989) han sugerido que los mismos representan un tercer clado de mamíferos terios. La opinión predominante en la actualidad es que, tal como lo postuló originalmente Ameghino (1897), los argirolagoideos son marsupiales especializados (Simpson, 1970a; Pascual *et al.*, 1986; Pascual y Carlini, 1987; Straccia, 1999; Goin *et al.*, 2000, 2010; Abello *et al.*, 2002).

Se ha generado mucha discusión también en relación con las afinidades de este grupo en el contexto de los Metatheria. Siguiendo a Simpson (1970a), Sánchez-Villagra (2001), en un análisis filogenético de los Marsupialia, obtuvo como grupo monofilético a los Caenolestidae más los Argirolagidae y los denominó Paucituberculata. Los estudios posteriores de Goin y Candela (2004) y Goin *et al.* (2009a) argumentaron en contra de la monofilia de Caenolestidae y Argyrolagidae y a favor de la inclusión de los Argirolagidae en los Polydolopimorphia. La pertenencia de los argirolagoideos a los Polydolopimorphia se ha visto fortalecida tanto por revisiones taxonómicas recientes de varios de los agrupamientos mayores de marsupiales paleógenos (Abello, 2007) como por el descubrimiento de nuevas especies de argirolagoideos generalizados (Goin y Candela, 2004; Tejedor *et al.*, 2009; Goin *et al.*, 2010). Al respecto, el reciente hallazgo de nuevas especies procedentes de la Gran Barranca del Lago Colhué Huapí (provincia del Chubut, Argentina), en niveles referibles al Oligoceno temprano, ha sido de crucial importancia en la comprensión de las afinidades filogenéticas de este grupo de marsupiales (Goin *et al.*, 2010). La presencia de cúspides neomórficas, la reorganización topográfica de las cúspides y la reorientación de la postprotocrístida son algunos de los caracteres argirolagoideos más significativos (Goin *et al.*, 2009a, 2010). A esta serie de caracteres se adicionan,

en estos taxones basales, la posesión de cúspides estilares B y D apareadas al paracono y al metacono, respectivamente, y subiguales en tamaño, la presencia de un metacónulo agrandado y a la misma altura que el protocono, la reducción de los talónidos y la orientación de la crístida oblicua paralela al eje dentario. Todos estos caracteres argumentan a favor de su pertenencia al Orden Polydolopimorphia (Goin y Candela, 2004; Goin *et al.*, 2009a). Estos elementos han servido de base para sustentar la inclusión de la Superfamilia Argyrolagoidea dentro del Orden Polydolopimorphia, Suborden Bonapartheriiformes (Goin *et al.*, 2010), que es la hipótesis de relación más robusta aceptada en la actualidad y es la seguida en este trabajo. El concepto de Argyrolagoidea utilizado es el que incluye a las familias Argirolagidae, Groeberidae, Patagonidae y a los taxones más generalizados: *Praedens* Goin, Abello y Chornogubsky, 2010, *Klohnia* Flynn y Wyss, 1999, y *Epiklohnia* Goin, Abello y Chornogubsky, 2010.

Las convergencias postuladas entre argirolagidos y roedores resultan de importancia en las inferencias sobre el rol ecológico de este grupo de marsupiales, al tiempo que sugieren características paleoambientales determinadas. Los principales caracteres convergentes con los Dipodomyinae son los siguientes: (1) incisivos procumbentes con el esmalte restringido a la cara labial; (2) molares euhypsodontes y bilobulados; (3) cráneo con el hocico estrecho y con la cavidad nasal extendida anteriormente; (4) órbitas abiertas posteriormente; (5) reducción de la región temporal; (6) foramen magnum en posición ventral; (7) bulas timpánicas de gran tamaño; (8) presencia de forámenes incisivos e infraorbitarios bien desarrollados; (9) presencia de un gran proceso yugal; y (10) varias adaptaciones del postcráneo indicativas de una vida en ambientes abiertos, con postura bípeda, capacidad de manipulación del alimento y locomoción ricochetel (Simpson, 1970a; Szalay, 1994; Straccia, 1999). Esta serie de caracteres convergentes ha llevado a diversos autores a considerar que los hábitos ecológicos, en particular los de *Argyrolagus* Ameghino, 1904, habrían sido muy similares a aquellos de las “ratas canguro” vivientes. Sobre esta base, se ha postulado para *Argyrolagus* una dieta a base de semillas (Simpson, 1970a; Pascual *et al.*, 1986; Mares, 1993). Sin embargo, muchas “ratas canguro” son hábiles consumidores de hojas de dicotiledóneas (*i.e.*, son herbívoras ramoneadoras) y hasta incluso de gramíneas de manera estacional (herbívoras pastadoras). En *Dipodomys californicus*, se ha observado una preferencia por las partes verdes de las plantas, durante la primavera, en detrimento de las semillas (Nowak, 1999). En función de esto, es posible sostener que los argirolagoi-

deos pueden haber explotado otros recursos (como hojas de arbustos e incluso de gramíneas) además de semillas, sobre todo debido al carácter hipsodonte de sus molares. A pesar de que la hipsodontia es considerada un prerrequisito para el consumo de gramíneas (Janis, 2008), en este grupo de marsupiales, al igual que en otros grupos de mamíferos sudamericanos (Scarano, 2009), su expansión a nivel faunístico es previa a la expansión de las gramíneas (Madden *et al.*, 2010) y concomitante con una fuerte actividad volcánica (Bellossi, 2010), la cual habría incrementado el polvo ambiental y, consecuentemente, el grado de abrasión de las partículas de alimento cubiertas de polvo piroclástico.

Si bien han transcurrido ya varias décadas desde la descripción original del excelente material tipo de *A. scagliai* (Simpson, 1970a) y se han postulado diversas hipótesis sobre la ecología trófica de este grupo, hasta el momento no se había llevado a cabo un análisis detallado de los patrones de desgaste y movimientos masticatorios de *Argyrolagus*, como tampoco de los *Argyrolagoidea* en general. En parte, esto obedece a la escasez de materiales de *argyrolagoideos* hasta ahora disponibles, así como también al avanzado estado de desgaste dentario de muchos de sus especímenes (lo que dificulta un análisis detallado de su morfología). El hallazgo de nuevos materiales provenientes de la localidad de Gran Barranca (Goin *et al.*, 2010) permite ahora llevar a cabo estos estudios.

El estudio de las facetas de desgaste permite inferir aspectos funcionales de la masticación, como la dirección de los movimientos masticatorios que, a su vez, están estrechamente relacionados con la dieta. Cada fase del ciclo masticatorio tiene asociada una serie de facetas de desgaste sobre el esmalte dentario (Butler, 1952; Kay, 1977; Hiiemae y Crompton, 1985; Hiiemae, 2000). El análisis de estas facetas permite inferir el tipo de alimento procesado por el sistema masticatorio. La proporción de cada faceta y la modalidad de desgaste están relacionadas con las propiedades físicas de estos alimentos. Por ejemplo, las baterías molares que procesan principalmente tejido animal poseen un elevado porcentaje de facetas de corte (generadas durante la Fase 1 de la masticación; Hiiemae, 2000). Por su parte, aquellas que procesan semillas y frutos poseen un alto porcentaje de facetas de trituración (generadas durante la Fase 2). Las propiedades físicas de los alimentos condicionan el tipo de desgaste y, por lo tanto, la morfología de los molares (Lucas y Peters, 2000). La morfología dentaria, sobre todo molar, constituye una respuesta adaptativa a las propiedades mecánicas de los alimentos procesados (Sanson, 1996). Las facetas de desgaste

son la evidencia de la interacción diente-alimento y de cómo son procesadas las partículas de este último. De este modo, los patrones de desgaste son informativos no sólo acerca de qué alimentos fueron consumidos, sino también de qué manera. Es decir, informan sobre la dinámica de la masticación.

Hasta el momento, no se conocen estimaciones de tamaño corporal para los *argyrolagoideos*. Este parámetro, muy importante desde el punto de vista ecológico, puede calcularse sobre el material dentario comúnmente preservado. Muchos factores clave en la historia de vida de un mamífero están regulados por la masa corporal (Eisemberg, 1990). El tamaño corporal depende, entre otras cosas, de los gradientes de temperaturas (*e.g.*, Regla de Bergman) y condiciona las distribuciones latitudinales de las especies, así como también numerosos parámetros relacionados con la tasa metabólica, la cual, a su vez, está correlacionada con la masa corporal en un 96% (McNab, 2008). Damuth y MacFadden (1990) sugirieron que la masa corporal, por sí sola, es la variable predictiva más eficaz sobre las adaptaciones de las especies y los linajes en general.

Como ya se mencionó, los análisis de desgaste molar, movimientos masticatorios y tamaño corporal no han sido, hasta el momento, realizados en los marsupiales *argyrolagoideos*. El presente trabajo constituye una primera aproximación a este tipo de estudios. Los objetivos del mismo son tres: (1) describir los patrones de desgaste oclusal; (2) inferir los posibles movimientos masticatorios; y (3) estimar la masa corporal de taxones seleccionados de distintos *argyrolagoideos*. Estos tres objetivos permitirán realizar estimaciones sobre los hábitos tróficos y otros aspectos básicos de la paleobiología de este extraordinario grupo de marsupiales sudamericanos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Abreviaturas

EOB, *Eocene Oligocene Boundary*; **Mx**, molares superiores; **mx**, molares inferiores; **Oi1**, Primer englazamiento antártico; **P3**, tercer premolar superior; **p3**, tercer premolar inferior; **StA**, cúspide estilar A; **StB**, cúspide estilar B; **StC**, cúspide estilar C; **StD**, cúspide estilar D; **StE**, cúspide estilar E; **TMB**, tasa metabólica basal;

Acrónimos

GUHNLPam, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa; **MDP**, Museo de Mar del Plata; **MLP**, Museo de La Plata; **MPEF-PV**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, colección Paleontología Vertebrados (Trelew, Chubut).

Material de estudio

Para cada género se utilizaron aquellas especies que están representadas por especímenes en buen estado de preservación y, en lo posible, con un grado moderado de desgaste. Los materiales analizados fueron los siguientes: *Praedens aberrans* Goin, Abello y Chornogubsky 2010: MPEF-PV 4243, molar superior izquierdo; MPEF-PV 4381, molar inferior derecho; MPEF-PV 4209, molar inferior derecho; *Klohnia major* Goin *et al.*, 2010: MPEF-PV 4279, dentario izquierdo con raíces del p3 y m1–3 completos; MPEF-PV 4288, m2 derecho; MPEF-PV 4173, fragmento de maxilar derecho con M1–2; MPEF-PV 4202, M1 derecho; MPEF-PV 4217, fragmento de dentario izquierdo con m1–3; MPEF-PV 4283, fragmento de dentario derecho con m2–3; *Epiklohnia verticalis* Goin *et al.*, 2010: MPEF-PV 3837, m1 derecho sin hipocónido; MPEF-PV 3839, molar superior izquierdo; *Argyrolagus scagliai*: MLP 91-III-1-85, cráneo y mandíbulas con la serie dentaria completa; MDP 741, rama mandibular izquierda con p3–m4; MDP 973, fragmento maxilar izquierdo con P3–M4; MDP 1413-M, fragmento maxilar izquierdo con P3–M4; MDP 785, cráneo y mandíbulas con series dentarias completas; *Microtragulus reigi* Simpson, 1970a: MDP 714-S, fragmento mandibular izquierdo con m2–4; MLP 86-VI-20-17, fragmento maxilar izquierdo con P3–M2; GHUNLPam 9617, fragmento maxilar izquierdo con P3–M3. Para el análisis de facetas de oclusión se utilizaron los M2/m1–m2 de acuerdo a la disponibilidad de los materiales. No se han incluido en el análisis de desgaste y oclusión, pero sí en el de tamaño corporal, las especies *Groeberia miniprioi* (Patterson, 1952), *G. pattersoni* (Simpson, 1970b), *Patagonia peregrina* (Pascual y Carlini, 1987), *Anargyrolagus primus* Carlini, Pascual y Goin, 2007, *Proargyrolagus bolivianus* Wolff, 1984 y *Hondalagus altiplanensis* Villarroel y Marshall, 1988. Esto obedece a que, en dos casos, no pudo analizarse el material original de estas especies (*P. bolivianus*, *H. altiplanensis*); en los restantes, por estar los dientes en avanzado grado de desgaste. Para la estimación de la masa corporal de estos taxones, se emplearon mediciones ya publicadas de las piezas molares: Wolff (1984; *Proargyrolagus bolivianus*), Sánchez-Villagra *et al.* (2000; *Hondalagus altiplanensis*) y Carlini *et al.* (2007; *Anargyrolagus primus*).

Homologías cuspidales

Las hipótesis de homologías cuspidales para los Argyrolagoidea seguidas en este trabajo están basadas en Goin *et al.* (2010) y Goin y colaboradores (datos personales). Estos autores sugieren que tanto *Praedens* como *Klohnia* pueden

representar argyrolagoideos generalizados y notan la existencia de una cúspide neomórfica en el trigónido de sus molares inferiores; la misma se ubica labial y posteriormente al protocónido, por delante del hipocónido. En el caso de *Praedens aberrans*, es visible el contacto de la postprotocrístida no con la postmetacrístida del metacónido, sino con esta neocúspide que los autores denominaron ectostílido. Esta neocúspide está presente en *Klohnia major* y *Epiklohnia verticalis* con mayores dimensiones que en *P. aberrans* y el contacto entre la misma y el protocónido es menos evidente, pero existe. Esta interpretación de las cúspides en los argyrolagoideos generalizados es extensiva a los taxones más especializados de la Familia Argyrolagidae. Sobre esta base, Goin y colaboradores (datos personales) plantean que las cúspides que conforman el molar de los Argyrolagidae son las siguientes: en el lóbulo anterolabial se ubica el ectostílido (neocúspide); en el lóbulo anterolingual se dispone el protocónido; en el lóbulo posterolabial, el hipocónido; y en el lóbulo posterolingual, el entocónido. Con respecto a los molares superiores, Goin *et al.* (2010) utilizaron la terminología de Hershkovitz (1971) para denominar como plataforma epiconular a la estructura ubicada en el extremo anterolabial del molar argyrolagoideo generalizado, por debajo de la StA. El uso de esta terminología no implica, sin embargo, homología alguna con las estructuras homónimas del molar euterio. Siguiendo el mismo criterio y la misma terminología, aquí se identifica una nueva estructura en los molares superiores de *Klohnia* y *Epiklohnia*, que se denomina estilocónulo y es la estructura neomórfica antagonista del ectostílido (véase más abajo). En la Figura 1 se representa la evolución del patrón molar argyrolagoideo de acuerdo con Goin *et al.* (2010) y Goin y colaboradores (datos personales) y se incluye la evidencia aportada por este trabajo.

Patrones de desgaste

Se llevó a cabo una descripción de los patrones de desgaste oclusal en especies representativas de casi todos los géneros de Argyrolagoidea. Para ello, se utilizó la nomenclatura de facetas de Butler (1952) y de Kay (1977); esta última se menciona entre paréntesis siguiendo la sugerencia de Rensberger (1978) de utilizar conjuntamente ambas nomenclaturas (Tab. 1). Debido a las transformaciones evidentes en los molares de los argyrolagoideos con respecto al patrón tribosfénico generalizado, varios aspectos del esquema de desgaste entre ambos difieren notablemente; en consecuencia, en la Tabla 1 se describe cada uno de los contactos cuspidales involucrados en la formación de cada faceta en un molar

tribosfénico generalizado y su correspondencia en el molar argirolagoideo generalizado. En el texto se identifican con asterisco aquellas facetas que en el molar argirolagoideo se disponen en cúspides distintas a las del patrón tribosfénico ge-

neralizado (Tab. 1). Se analizaron los contactos apicales entre molares superiores e inferiores y se identificaron las cúspides que intervienen en cada uno de ellos. Adicionalmente, se identificaron las áreas de desgaste correspondientes a las fases

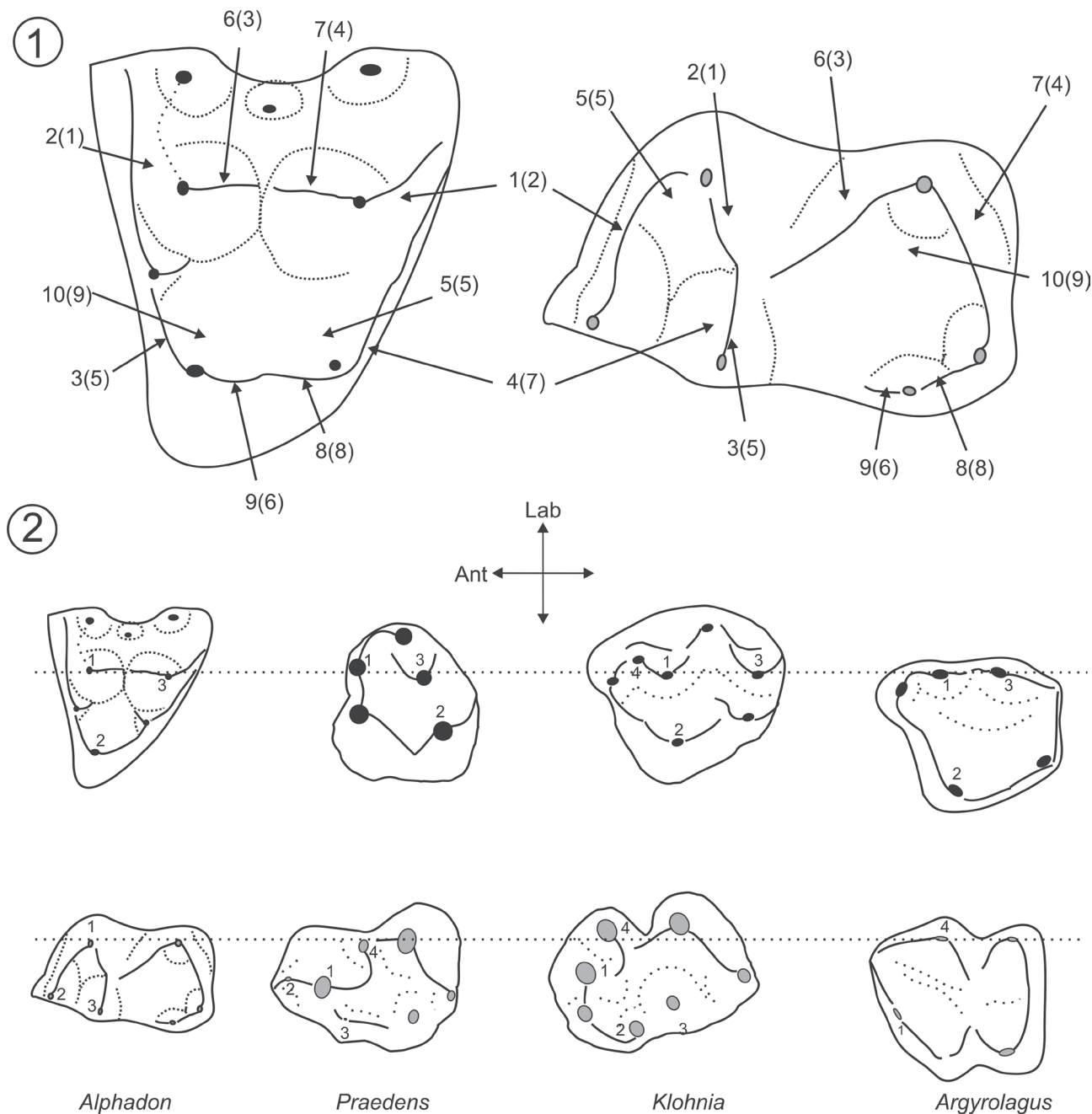


Figura 1. 1, Dibujo esquemático del molar tribosfénico generalizado con la localización de las facetas de desgaste. A la izquierda un molar superior y a la derecha su antagonista inferior/ schematic drawing of the generalized tribosphenic molar with the location of the wear facets. On the left an upper molar and their lower counterpart at right; 2, Diagrama de los distintos estadios en la evolución del patrón molar argirolagoideo (superior e inferior) en comparación con el molar de un metaterio generalizado (**Alphadon** Simpson, 1929)/ diagram showing different stages in the evolution of argirolagooid molar pattern (upper and lower) compared with a generalized methatherian (**Alphadon** Simpson, 1929). 1, paracono y protocónido/ paracone and protoconid; 2, protocono y paracónido/ protocone and paraconid; 3, Metacono y metacónido/ metacone and metaconid; 4, Estilocónulo y ectostilido/ styloconule and ectostylid. Nótese la migración del protocónido desde su posición ancestral labial (**Alphadon**) hasta su posición lingual (**Argirolagus**) / note the migration of protoconid from it ancestral labial location (**Alphadon**) to a lingual location (**Argirolagus**).

I y II del ciclo masticatorio (Hiimae, 2000). En función de los patrones de desgaste oclusal, se reconstruyeron para cada especie los esquemas inferidos de movimientos oclusales (Butler, 1980, 1985) que pueden ser: ortal, en el cual la mandíbula se desplaza en sentido vertical con respecto al maxilar; propalinal, en el cual la mandíbula se mueve en sentido anterior; y ectental, en el cual la mandíbula se desplaza lateralmente con respecto al eje sagital. Estos movimientos fueron corroborados mediante la medición bajo lupa binocular de las estrías direccionales sobre el esmalte de las crestas (Greaves, 1973; Olivares *et al.* 2004), para lo cual se midió el ángulo entre las estrías y el eje sagital del cráneo. En los casos en que sólo se contó con elementos dentarios, el eje sagital se extrapoló mediante la superposición de dichos elementos sobre el material bien preservado de *A. scagliai*. Este procedimiento se basa en la presunción de que la morfología palatal y la disposición de los elementos dentarios sobre el maxilar en todos los argirolagoideos sigue un patrón similar al de *A. scagliai*, especie de la cual se dispone de paladares completos. En esta especie, los molares están parcialmente imbricados en vista oclusal y los M2–3 marcan el máximo de curvatura de la serie molar. Esta presunción se corrobora parcialmente en un examen visual de los especímenes de *Klohnia major*, varios de los cuales han preservado fragmentos maxilares.

Masa corporal

Las estimaciones de masa corporal fueron utilizadas para establecer las restricciones fisiológicas impuestas por el tamaño a las potenciales dietas inferidas a partir de los análisis morfológicos. Para llevar a cabo las estimaciones, se utilizó la

base de datos de marsupiales de Gordon (2003) para calcular las ecuaciones que relacionan las medidas molares (longitudes máximas y áreas) con el peso de la especie. Se calcularon las regresiones por mínimos cuadrados (Sokal y Rohlf, 1995) para ambas series molares (superior e inferior). Todas las ecuaciones son de la forma $\ln Y = a + b \ln X$, donde Y es la masa corporal en gramos, X la medida molar (largo o área), a es la ordenada al origen y b la pendiente de la recta. Los valores de a y b se expresan en la Tabla 2 para cada una de las estimaciones. Adicionalmente, se calcularon los parámetros estadísticos asociados a cada regresión para medir la bondad del ajuste (Tab. 2). Se calculó también un factor de corrección (*smea-ring estimate*; Smith, 1993) para minimizar el sesgo derivado de la transformación logarítmica de los datos originales. Este factor fue multiplicado por los resultados retransformados de la masa corporal. Debido a que el coeficiente de determinación (r^2) no mide con certeza la capacidad predictiva del modelo (Smith, 1993), se calcularon los errores porcentuales de predicción (% PE) y los errores estándar de la estimación (% SEE; Van Valkenburgh, 1990). Para elegir el modelo más eficaz a la hora de predecir la masa corporal, se listaron los mismos en orden creciente de % PE y de % SEE y se eligieron las ecuaciones con menores valores, en función de los elementos dentarios preservados. Las ecuaciones utilizadas, las estadísticas asociadas a las mismas y los valores obtenidos para la masa corporal se resumen en las Tablas 2 y 3.

RESULTADOS

Patrones de desgaste y esquemas de oclusión

A diferencia de los marsupiales generalizados, en los

TABLA 1 - Facetas de desgaste en una dentición tribosfénica generalizada y su correspondencia con el patrón argirolagoideo generalizado/ wear facets in generalized tribosphenic dentition and their correspondence with the generalized argirolagoid pattern.

Facetas	TRIBOSFÉNICO GENERALIZADO		ARGYROLAGOIDEA GENERALIZADO	
	Molares superiores	Molares inferiores	Molares superiores	Molares inferiores
1 (2)	Metacono distal	Protocónido mesial	Metacono distal + StA distal	Ectostílido mesial + protocónido mesial
2 (1)	Paracono mesial	Protocónido distal	Paracono mesial	Ectostílido distal
3 (5)	Protocono mesial	Metacónido distal	Protocono mesial	Paracónido distal + metacónido mesial
4 (7)	Hypocono distal	Metacónido mesial	Metacónulo distal	Ectostílido mesial + hipoconúlido mesial
5 (10)	Hypocono bucal	Protocónido lingual	Protocono bucal mesial	Ectostílido lingual
6 (3)	Paracono distal	Hipocónido mesial	Paracono distal	Hipocónido mesial
7 (4)	Metacono mesial	Hipocónido distal	Metacono mesial	Hipocónido distal
8 (8)	Hypocono mesial	Entocónido distal	Metacónulo mesial	Hipocónido distal
9 (6)	Protocono distal	Entocónido mesial	Protocono distal	Entocónido mesial
10 (9)	Protocono bucal	Hipocónido lingual	Protocono bucal distal	Hipocónido lingual

cuales el movimiento masticatorio es predominantemente ortal (Hiemae y Crompton, 1985), en los argirolagoideos los componentes propalinal y ectental son muy importantes; esto se ve reflejado en la disposición de las superficies de desgaste. Pueden apreciarse varias diferencias entre las especies más generalizadas (e.g., *Klohnia major*) y aquellas más especializadas (e.g., *Argyrolagus scagliai*). En estas últimas, el patrón de cúspides está muy modificado y el patrón de desgaste se simplifica por la coalescencia de algunas facetas. El esquema básico de facetas de desgaste de un argirolagoideo generalizado se resume en la Tabla 1. A continuación, se describen los patrones de desgaste y los movimientos masticatorios inferidos de especies representativas de los argirolagoideos generalizados (*Praedens*, *Klohnia* y *Epiklohnia*) y especializados (*Argyrolagus* y *Microtragulus*).

Praedens aberrans. La compleja morfología molar de *P. aberrans* hace difícil la interpretación del ciclo masticatorio; sin embargo, la identificación de algunas facetas de desgaste ha permitido elaborar un patrón de contactos oclusales (Fig. 2) que se podrá someter a prueba con el hallazgo de nuevos

especímenes mejor preservados, sobre todo de los molares superiores.

La primera etapa del ciclo masticatorio está caracterizada por los contactos apicales entre las principales cúspides de los molares superiores e inferiores. En el caso de *P. aberrans*, estos contactos están determinados por los siguientes pares de estructuras: (a) paracono/ectostílido, (b) StB ladera mesial/hipocónido, (c) StA/protocónido, (d) base del protocono/metacónido y (e) ápice del protocono/entocónido (Fig. 2). Este patrón difiere notablemente de los contactos apicales en un molar tribosfénico generalizado, fundamentalmente debido a la reorganización topográfica de las principales estructuras como resultado del surgimiento de cúspides neomórficas en los molares inferiores y por la existencia de un proceso de “conversión y captura” de crestas *sensu* Hershkovitz (1971) (ver Goin *et al.*, 2010).

En *P. aberrans*, las facetas de desgaste que evidencian la etapa rítmica de la masticación, sean estas de corte (Fase 1) o de molienda (Fase 2), pueden ser reconocidas sólo parcialmente. Aquellas generadas por el desplazamiento del hi-

TABLA 2 - Parámetros alométricos de las ecuaciones construidas con los estadísticos y factores de corrección asociados/ allometric parameters of equations constructed with their statistical parameters and their correction factors. a, ordenada al origen/ intercept; b, pendiente/ slope; Min, valores mínimos de la variable independiente/ minimum values of the independent variable; Máx, valores máximos de la variable independiente / maximum values of the independent variable; LCI, límite de confianza inferior/ lower confidence limit; LCS, límite de confianza superior/ upper confidence limit; R2, coeficiente de determinación/ determination coefficient; %PE, error de predicción porcentual/ porcentual predictive error; %SEE, error porcentual estándar del estimador/ porcentual standard error of the estimate; SE, factor de corrección/ smearing estimate

Molar	a	b	Min	Max	95,0% LCI	95,0% LCS	R2	%PE	%SEE	SE
M2L	1,89	3,14	0,75	4,86	1,712	2,704	0,95	7,03	38,04	1,16
m3L	1,76	3,17	0,2	4,38	1,115	2,153	0,95	12,82	39,14	1,11
M2A	2,52	1,65	0,29	2,43	0,81	1,335	0,95	20,96	37,44	1,76
M1L	1,85	3,31	0,73	4,7	1,571	2,539	0,96	35,57	34,92	1,09
m2A	1,47	1,67	0,13	2,47	0,737	1,292	0,96	36,79	42,57	1,15
M1A	1,61	1,72	0,22	2,45	0,773	1,304	0,96	37,44	37,64	1,55
m2I	1,65	3,32	0,14	4,24	1,092	2,104	0,95	39,72	37,34	1,20
m1A	2,98	1,59	0,31	2,31	0,8	1,303	0,94	39,96	32,60	1,12
M3A	1,60	1,61	-0,3	1,49	0,312	0,801	0,84	45,01	44,92	1,13
M3L	2,10	3,01	0,66	4,79	1,69	2,717	0,93	56,81	36,82	1,11
m3A	2,54	1,60	0,22	2,43	0,744	1,298	0,93	58,38	43,10	1,12
m1L	2,01	3,28	-0,3	4,09	0,839	1,892	0,96	60,16	31,78	1,10
M4L	3,30	3,34	-0,06	3,44	1,09	2,029	0,87	69,95	54,17	1,15
M4A	2,43	1,74	0,17	2,2	0,701	1,212	0,95	74,55	52,01	1,20
m4L	2,10	2,98	-0,01	4,33	0,932	2,028	0,00	105,15	45,06	1,13
m4A	2,93	1,50	2,48	9,1	4,3	6	0,00	165,54	47,93	1,19

Todos los valores están en unidades de logaritmo natural/ all values are in natural logarithm units

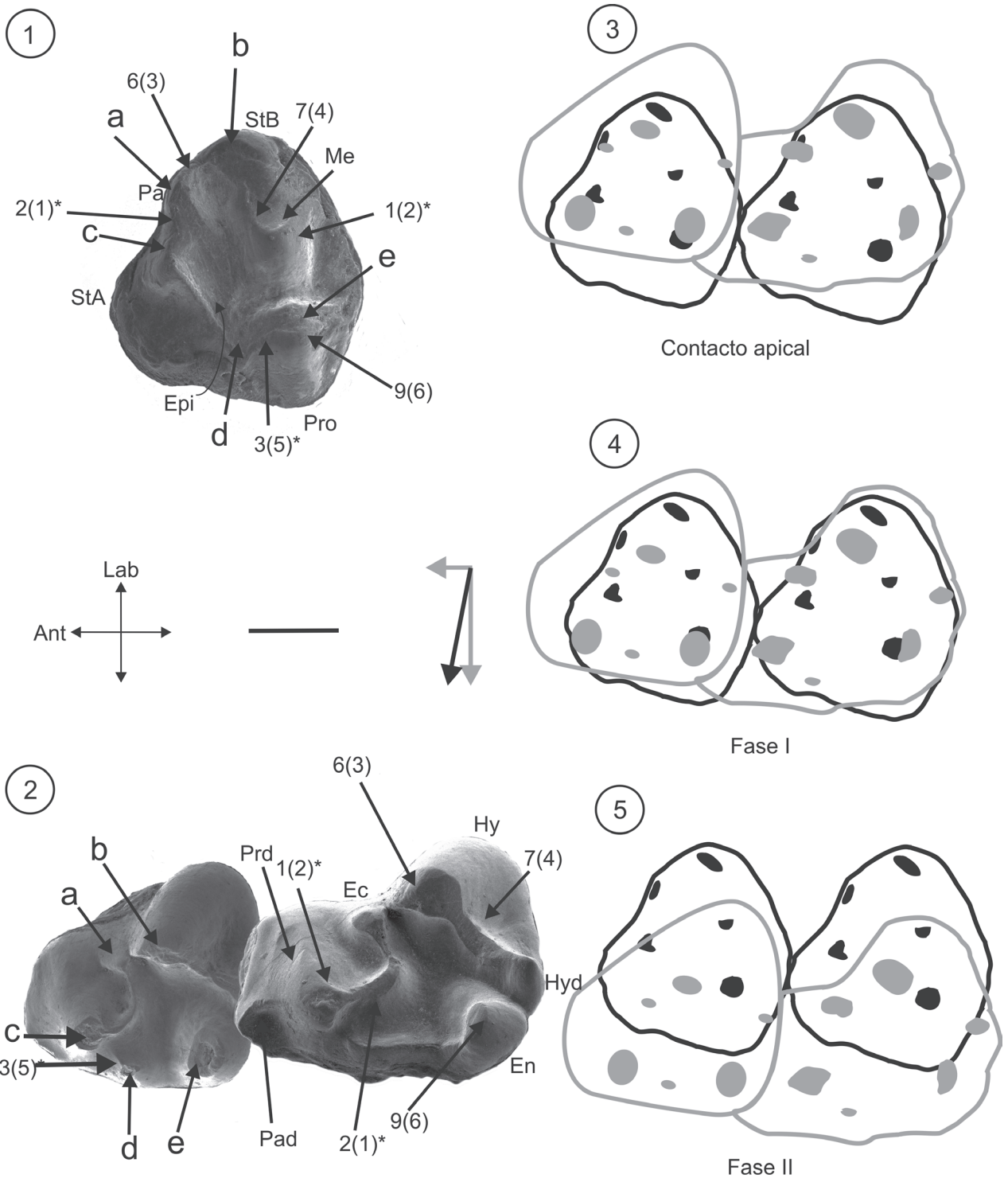


Figura 2. *Praedens aberrans*: 1, Molar superior derecho (MPEF-PV 4243), vista oclusal consignando cúspides, contactos oclusales y facetas de desgaste/ occlusal view of upper right molar showing cusps, occlusal contacts, and wear facets; 2, Molares inferiores derechos, presumiblemente m1-2 (MPEF-PV 4381 y MPEF-PV 4209), vista oclusal/ occlusal view of lower right molars probably m1-2; 3-5, Esquemas de oclusión mostrando los estadios masticatorios/ occlusal drawings with masticatory stages. Las flechas indican el vector resultante del movimiento oclusal/ arrows indicate the masticatory vector. Líneas negras, molares superiores; líneas grises, molares inferiores/ black lines, upper molars; grey lines, lower molars. **a, b, c, d y e**, contactos cuspidales/ cuspidal contacts; **En.**, entocónido/ entoconid; **Ec.**, ectostilido/ ectostylid; **Epi.**, plataforma epicónula/ epiconular shelf; **Es.**, estilócónulo/ styloconule; **Hy.**, hipocónido/ hypoconid; **Hyd.**, hipoconúlido/ hypoconulid; **Me.**, metacono/ metacone; **Med.**, metacónido/ metaconid; **Melo.**, metacónulo/ metaconule; **Pa.**, paracono/ paracone; **Pad.**, paracónido/ paraconid; **Prd.**, protocónido/ protoconid; **Pro.**, protocono/ protocone. Ver Tabla 1 para nomenclatura de facetas/ see Table 1 for facet nomenclature. Escala/ scale: 0,2 mm.

pocónido en el molar superior (facetas 6 (3) y 7 (4)) son reconocibles sobre las caras posterior del paracono y anterior del metacono, respectivamente. Las mismas ocupan una posición más labial en relación con el patrón tribosfénico generalizado. Las facetas generadas por las crestas del protocónido son reconocibles y se ubican en los molares inferiores en las caras anterolabial (1 (2)*) y posterior del protocónido (2 (1)*), respectivamente. Las mismas se correlacionan en los molares superiores con las superficies de desgaste identificadas en las caras anterior del paracono y posterior del metacono, respectivamente (Fig. 2). De las facetas linguales de corte, se reconocen la 9 (6), en las caras anterior del entocónido y posterior del protocono, y la 3 (5)* sobre las caras mesial del protocono y distal del metacónido reducido. Finalmente, la actividad compresiva se evidencia en el desgaste hallado sobre la cara interna de la plataforma epiconular (Fig. 2) y en la superficie de desgaste lagunar sobre la cara interna anterior del protocono que se interpreta como la faceta 10 (9). Ambas fueron generadas por el desplazamiento del hipocónido sobre esta región de la superficie oclusal superior. El patrón de facetas oclusales de *Praedens* indica un movimiento masticatorio caracterizado por la combinación de movimientos ortales y ectentales, sin hallarse evidencia de componentes anteroposteriores. No se pudieron identificar estrías direccionales en este taxón.

Klohnia. El análisis de las facetas de desgaste permite inferir un movimiento masticatorio caracterizado por tres componentes: ortal, ectental y propalinal. En la fase inicial del ciclo masticatorio, la mandíbula se desplaza hacia arriba para generar el contacto apical de las cúspides de los molares inferiores con aquellas de los superiores. Durante esta etapa, denominada de “punción y rotura” (*puncture-crushing*), se evidencian las siguientes interacciones apicales. El ectostílido o cúspide neomórfica inferior ocluye sobre una estructura localizada en el extremo labial de la preparacrista. Este contacto está evidenciado por un área de desgaste lagunar en el extremo de la mencionada cresta. Esta estructura parece ser un pequeño cónulo y aquí se lo denomina estilocónulo, siguiendo la terminología de Hershkovitz (1971). El contacto oclusal entre el ectostílido y el estilocónulo se denomina contacto “a” (Fig. 3, contacto “a”). El segundo contacto apical ocurre entre el hipocónido y la cúspide StC en el margen labial (Fig. 3, contacto “b”). En el margen lingual, los contactos apicales están dados por el protocónido con la plataforma epiconular (“c”), el protocono y el metacónido (“d”) y entre el entocónido y el metacónulo (“e”) (Fig. 3). Estos contactos oclusales quedan evidenciados por superficies de

desgaste de forma lagunar, típicas de los contactos apicales. El ciclo masticatorio continúa con un movimiento de la mandíbula en sentido anterior y lateral, en una combinación de movimientos propalinales y ectentales. Esta parte del ciclo corresponde a la Fase 1 de la etapa rítmica y se evidencia en las facetas de corte bucales y linguales localizadas a lo largo de las mayores crestas de los molares (Fig. 3). Al desplazarse, el hipocónido origina las facetas bucales 6 (3) y 7 (4) sobre la postparacrista y la premetacrista, respectivamente. El ectostílido y el protocónido dan origen conjuntamente a las facetas 1 (2)* y 2 (1)*, ubicadas sobre las crestas posteriores de la StA y la postmetacrista (faceta 1 (2)) y sobre la preparacrista (faceta 2 (1)). Las facetas linguales son originadas por los contactos del paracónido con la preprotocrista (faceta 3 (5)*) y por el entocónido con la postprotocrista (faceta 9 (6)). El ciclo culmina con la Fase 2, en la cual ocurre la mayor actividad de molienda y en la que tiene lugar la oclusión céntrica. Esta fase está caracterizada por contactos entre las cúspides labiales de los molares inferiores y las linguales de los molares superiores. El ectostílido contacta durante la oclusión céntrica con la base del protocono en su porción anterior (faceta 5 (10)*) y luego se aloja en el espacio interdental existente entre el metacónulo del molar anterior y el protocono del molar posterior. El hipocónido contacta con la cuenca del protocono en su sector distal y con la base del metacónulo en el sector mesial, originando la faceta 10 (9). Las facetas 8 (8)* y 4 (7)* son originadas por los contactos entre la ladera posterior del entocónido y la cresta anterior del metacónulo y entre el hipoconúlido y la cresta posterior del metacónulo, respectivamente (Fig. 3). Las estrías direccionales medidas sobre el esmalte de *Klohnia* muestran un ángulo de 43,4° respecto al eje anteroposterior.

Epiklohnia. Los movimientos masticatorios resultan similares a los observados en *Klohnia*. A pesar de que el molar inferior se encuentra fragmentado y sólo se ha preservado la porción anterior, algunos contactos cuspidales son evidentes. Los contactos “a”, “c”, “d” y “e” son reconocibles y apoyan una hipótesis de oclusión de las cúspides labiales, entre el estilocónulo y el ectostílido, por un lado, y la StC y el hipocónido, por el otro (este último, preservado sólo en su porción más basal y anterior). En relación al estilocónulo, este se observa en el extremo labial de la preparacrista como una pequeña elevación y se halla separado del paracono por la base (Fig. 4). Con respecto a las cúspides linguales, se puede inferir un contacto apical entre el protocono y el entocónido (“d”), por un lado, y entre el metacónulo y el metacónido (“e”), por el otro. En los molares superiores se preservaron

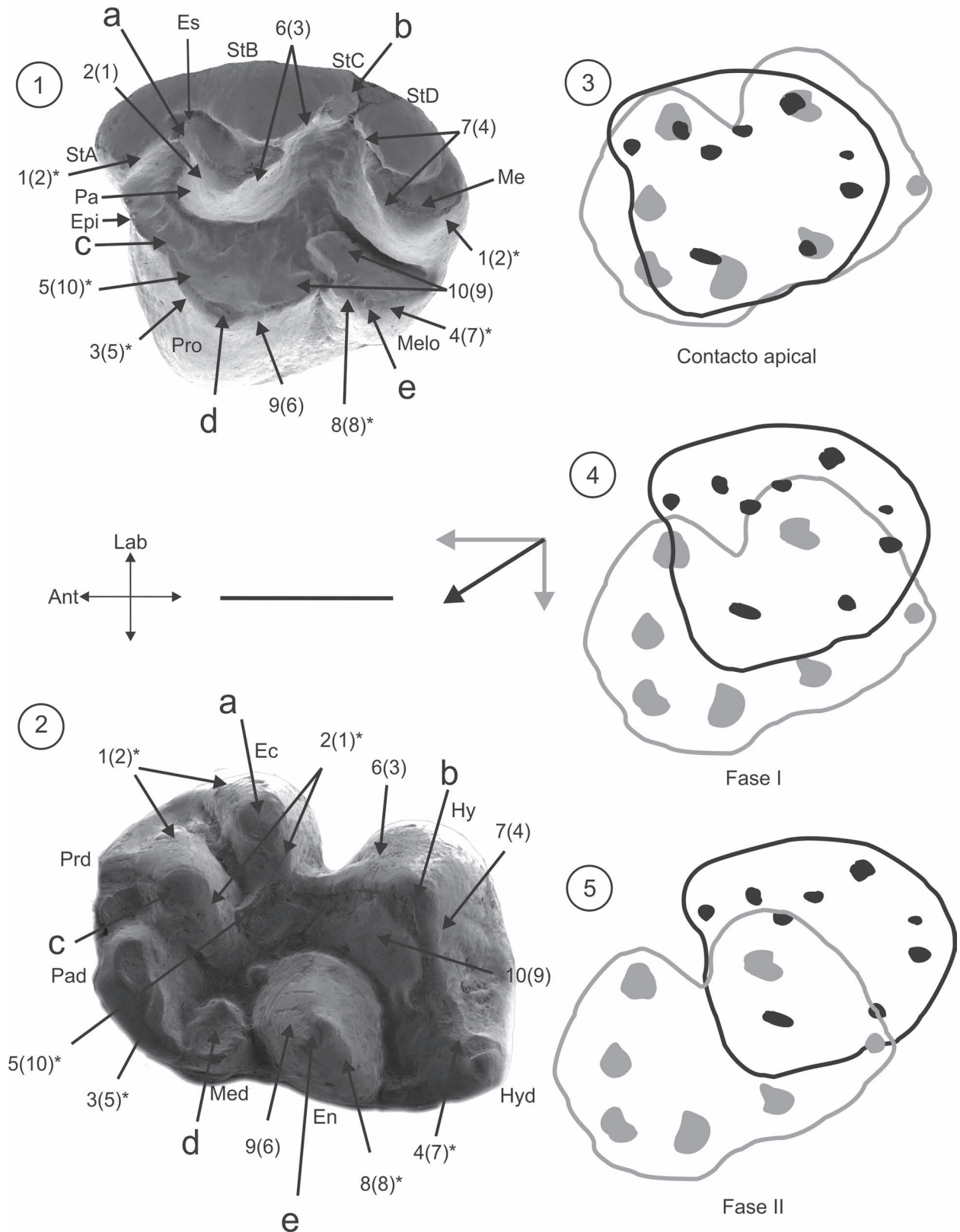


Figura 3. *Klohnia major*: 1, Vista oclusal de un M1 derecho (MPEF-PV 4202)/ *occlusal view of a right M1*; 2, Vista oclusal de un m2 derecho (MPEF-PV 4288)/ *occlusal view of a right m2*; 3–5, Esquemas de oclusión mostrando las distintas fases masticatorias/ *occlusal drawing with masticatory stages*. Ver Figura 2 para las referencias/ *see Figure 2 for references*. Escala/ *scale*: 1 mm.

todas las facetas de oclusión, pero sólo se pudieron corroborar con el molar inferior las facetas de corte 1 (2)*, 2 (1)* y 9 (6), así como también la faceta de molienda 5 (10)*. De todas maneras, la disposición y la forma de estas facetas permiten inferir una serie de movimientos masticatorios con fuertes componentes propalinales y ectentales (Fig. 4). Los resultados de la medición de estrías en *Epiklohnia* arrojan un ángulo de 52,3° respecto al eje anteroposterior.

Argyrolagus. El patrón de desgaste se simplifica en las especies de este género por la coalescencia de algunas facetas. Este hecho se debe a la lateralización de las cúspides y crestas labiales que generan una superficie de corte labial virtualmente continua. Los contactos cuspidales se mantienen dentro del patrón básico argirolagoideo (Fig. 5), con leves modificaciones. A diferencia de los argirolagoideos basales, el ectostílido ocluye en el extremo anterolabial del molar superior, mientras que en los primeros lo hace sobre la pequeña cúspula (estilocónulo) localizada en el extremo labial de la preparacrista. En *Argyrolagus*, el hipocónido ocluye en la centrocrista debido a la ausencia o gran reducción de las cúspides estilares. Pueden apreciarse todas las facetas de corte del patrón básico

de los argirolagoideos (Tab. 1). Por su parte, las facetas de molienda alcanzan un desarrollo extremo conformando una gran área continua por coalescencia de las facetas 5 (10)* y 10 (9). Cabe destacar que el protocónido, en el molar inferior, se encuentra situado en el margen lingual, ocupando la posición topográfica del metacónido de un diente tribosfénico generalizado. Esta configuración genera una faceta de desgaste en las caras interna y posterior del protocónido, que contacta con la ladera mesial del protocono en el diente superior (3 (5)*). Esta faceta es dejada por la ladera interna del protocónido al contactar anteriormente al protocono. Este patrón de desgaste sugiere un fuerte componente anterior en la masticación de *Argyrolagus*. Las estrías direccionales muestran un ángulo de 52,33° respecto al eje anteroposterior.

Microtragulus. *M. reigi* muestra un patrón extremadamente similar al de *Argyrolagus*, así como también los mismos movimientos masticatorios inferidos. Los contactos apicales se dan entre los mismos pares de cúspides que en *Argyrolagus*, con el ectostílido ocluyendo sobre el extremo anterolabial del diente superior y el hipocónido sobre la centrocrista, la cual está muy reducida en el M2. Se observan las mismas

TABLA 3 - Estimación de masas corporales a partir de medidas en molares superiores e inferiores. En gris están las mejores estimaciones/body mass estimations from upper and lower molar measurements. Gray cells contain the best estimations. L, largo máximo/maximum length; A, área/area. Las longitudes están en milímetros y las superficies en mm²/lengths are in mm and surfaces in mm².

Serie superior	M1L	M1A	M2L	M2A	M3L	M3A	M4L	M4A
Argyrolagus scagliai	37,85	47,52	60,94	46,57	42,47	32,20	78,59	48,48
Microtragulus reigi	42,36	33,03	45,39	28,53	40,08	34,73	48,46	10,45
Proargyrolagus bolivianus								
Hondalagus altiplanensis	42,12	24,98	35,09	21,18	22,51	19,88	24,33	7,92
Anargyrolagus primus	19,71	15,99	26,89	16,69	26,87	19,53	59,26	16,04
Klohnia major	174,33	123,91	140,71	90,66	293,68	203,06		
Epiklohnia verticalis			188,29	100,31				
Praedens aberrans								
Groeberia minoprioi	46,15	100,47	52,79	68,99	13,58	13,82	275,82	141,15
Groeberia pattersoni	40,01		44,34		11,75	11,96		
Serie inferior	<i>m1L</i>	<i>m1A</i>	<i>m2L</i>	<i>m2A</i>	<i>m3L</i>	<i>m3A</i>	<i>m4L</i>	<i>m4A</i>
Argyrolagus scagliai	34,87	153,64	41,04	130,70	35,36	123,96	21,43	
Microtragulus reigi	38,70	72,56	25,87	53,32	27,30	54,89	29,68	37,57
Proargyrolagus bolivianus			22,38	59,50	23,79	58,02		
Hondalagus altiplanensis	26,16	46,00	14,63	31,26	17,05	33,90	27,89	31,60
Anargyrolagus primus								
Klohnia major	195,87	258,64	147,38	241,26	128,00	223,59		
Epiklohnia verticalis	138,52	357,35						
Praedens aberrans			3,64	1,59				
Groeberia minoprioi	39,86	163,08	57,23	224,47	67,75	498,53	73,08	152,16
Groeberia pattersoni					41,56	147,12	31,01	
Patagonia peregrina	18,4	30,4	5,8	12,9	6			

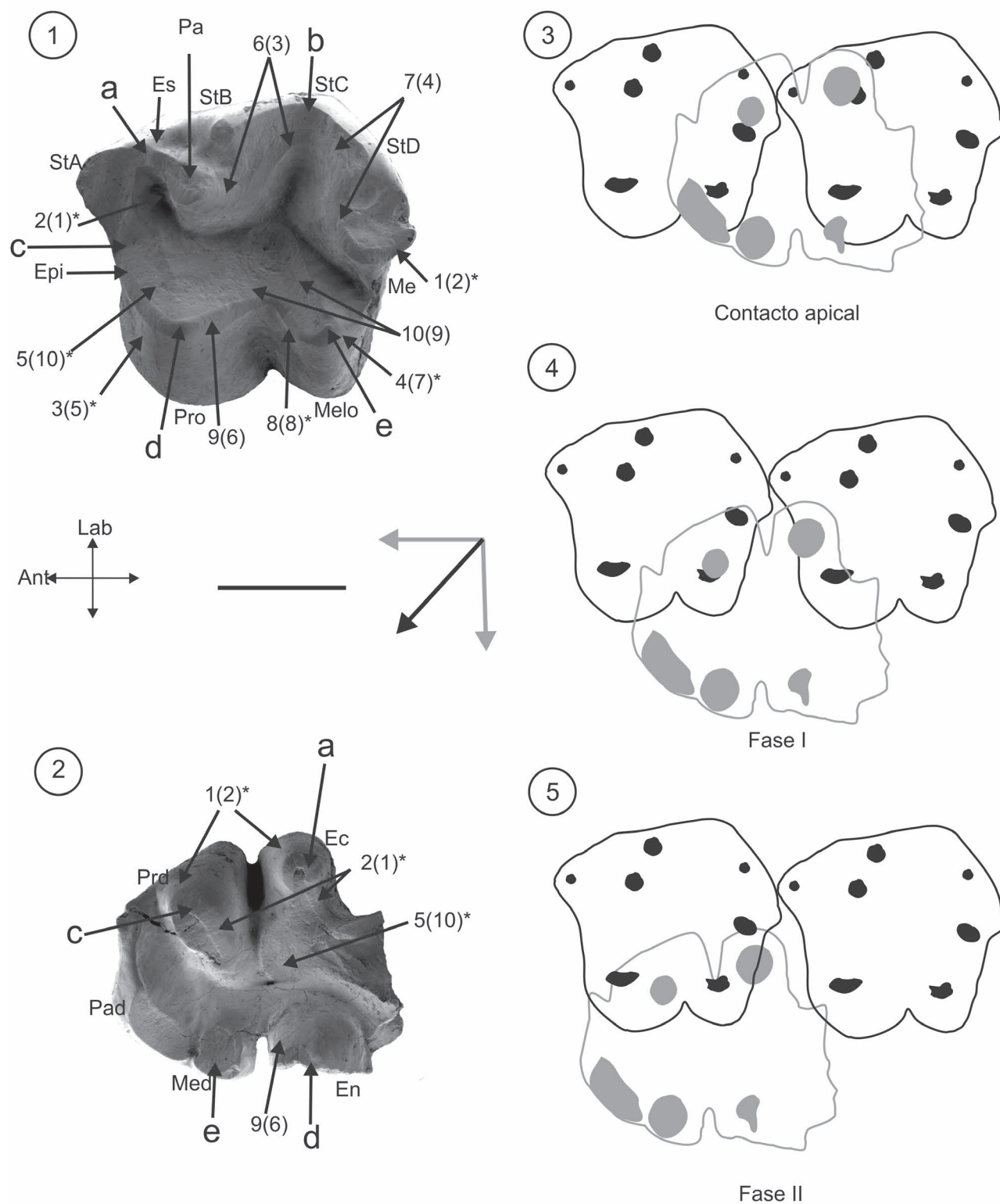


Figura 4. *Epiklohnia verticalis*: 1, Vista oclusal de un molar superior izquierdo (MPEF-PV 3839)/ *occlusal view of a left upper molar*; 2, Vista oclusal de un m1 derecho fragmentario (MPEF-PV 3837)/ *occlusal view of a fragmentary right m1*; 3–5, Esquemas de oclusión mostrando las distintas fases masticatorias/ *occlusal drawing with masticatory stages*. Ver Figura 2 para las referencias/ *see Figure 2 for references*. Escala/ *scale*: 1 mm.

facetas de corte y molienda que en *Argyrolagus* (Fig. 5). En *Microtragulus*, la faceta de corte 6 (3) está reducida debido a la disminución en tamaño del paracono en el M2. Las estrías direccionales están en un ángulo de 50,34° respecto al eje anteroposterior.

Tamaño corporal

El cálculo de tamaño para *Argyrolagus scagliai* resultó en una masa corporal promedio de 60,9 g correspondiente a la mejor estimación basada en el largo del M2 (Tabs. 2–3). Para *Microtragulus*, la masa estimada fue de 45,4 g, también a partir de la ecuación del largo del segundo molar superior. En el caso de *Proargyrolagus*, se debió elegir una estimación basada en la serie molar inferior, optándose por aquella resultante a partir del largo del m3 (la segunda mejor regresión; Tab. 2). La masa corporal estimada para *Proargyrolagus bolivianus* es de 23,7 g. Para las especies *Hondalagus altiplus* y *Anargyrolagus primus*, la masa estimada es de 35,09 y 26,89 g, respectivamente; ambos resultados derivan de la utilización del largo del M2 (Tab. 3). Los pesos estimados para *Klohnna major* y *Epiklohnna verticalis* son 140,71 g y 188,29 g, respectivamente (Tab. 3). Finalmente, para *Praedens aberrans* se obtuvo una estimación de 3,64 g basada en la ecuación del área del primer molar inferior. Para *Groeberia miniprioi* y *G. pattersoni* se obtuvieron masas corporales de 52,7 y 44,4 g, respectivamente. Los resultados para *Patagonia peregrina* arrojan un valor promedio de 6 g (Tab. 3).

La masa corporal promedio para la superfamilia es de 44,34 g, calculada como la mediana de las estimaciones elegidas para cada especie. Se prefiere utilizar la mediana y no la media aritmética como medida de ponderación, ya que la misma se halla menos influenciada por los valores extremos, de manera tal que la mediana representa mejor la tendencia central de la muestra. La Tabla 4 resume las estadísticas descriptivas para la distribución de masas corporales de la Superfamilia Argyrolagoidea.

TABLA 4 - Estadística descriptiva para la distribución de masas corporales/ descriptive statistics for body mass distribution

Estadístico	Valor
Mediana / median	44,34
Q1, primer cuartil / first quartile	25,34
Mínimo / minimum	3,64
Máximo / maximum	188,29
Q3, tercer cuartil / third quartile	56,86

DISCUSIÓN

Patrones de desgaste en los argyrolagoideos

La morfología de *Praedens aberrans* permite apreciar, sobre todo en el molar inferior, la condición inicial a partir de la cual deriva el patrón oclusal de los Argyrolagoidea. La faceta 1 (2)* se desarrolla en este género sobre la cara mesial del protocónido y la distal del metacono. Sin embargo, a causa de la lingualización del protocónido y el agrandamiento del ectostílido en las formas especializadas, esta faceta se extiende sobre la cara mesial del ectostílido y la distal del metacono. En *Klohnna* y *Epiklohnna* se evidencia la condición intermedia. La faceta 1 (2)* aparece dividida y se desarrolla en los molares inferiores sobre las caras mesiales del protocónido y del ectostílido y sobre las caras distales del metacono y la StA. Con respecto a la faceta 2 (1)*, ésta se desarrolla en *Praedens* sobre las caras distales del protocónido y el incipiente ectostílido (en los molares inferiores) y sobre la cara mesial del paracono (en los superiores). En los taxones más modernos, esta faceta se extiende sobre la cara distal del ectostílido (más desarrollado) y la cara mesial del paracono. En *Klohnna* y *Epiklohnna* se observa, acentuada, la condición de *Praedens*. La faceta 2 (1)* está dividida y ocupa toda la cara distal del protocónido y del ectostílido en los molares inferiores y la cara mesial del paracono en los superiores. Este patrón obedece a la progresiva “captura” de la postprotocrista por parte del ectostílido, que alcanza su condición extrema en *Argyrolagus* y *Microtragulus*, en los cuales la conexión entre el protocónido y el ectostílido ha desaparecido completamente (datos personales de Goin y colaboradores). La faceta 3 (5)* de los argyrolagoideos aparece en *Praedens* ocupando la misma posición que en un molar tribosfénico generalizado. La misma se ubica sobre la cara anterior del protocono y la posterior del metacónido. Sin embargo, en los restantes géneros, la posición original del metacónido es ocupada progresivamente por el protocónido, el que se desplaza desde su ubicación normal (labial) hasta volverse completamente lingual en los taxones más modernos. En los molares de *Klohnna* y *Epiklohnna*, la faceta 3 (5)* se halla sobre la cara distal del paracónido y en los de *Argyrolagus* y *Microtragulus* se ubica sobre la cara distal del protocónido. La faceta 4 (7)* aparece en *Klohnna* y *Epiklohnna* sobre la cara distal del hipocónido y la distal del metacónulo. Esta faceta desaparece en los géneros subsiguientes a consecuencia de la incorporación del metacónulo a la cuenca del triángulo. El mismo fenómeno ocurre con la faceta 8 (8)*, desarrollada sobre el entocónido distal y el metacónulo mesial de *Klohnna* y *Epiklohnna*. La faceta 5 (10)* se observa en todos los géneros excepto en *Praedens*.

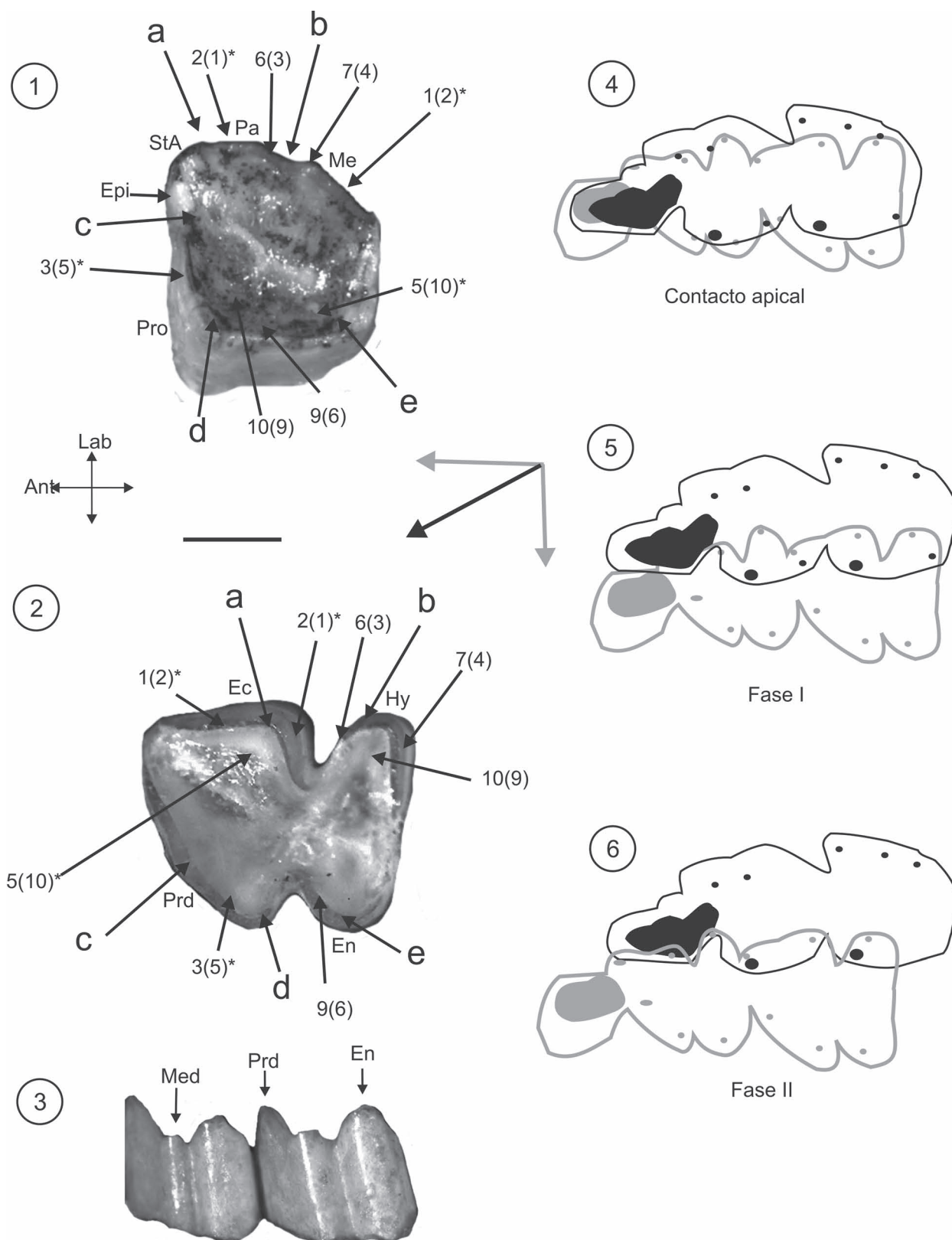


Figura 5. *Argpyrolagus scaglii*: 1, Vista oclusal de un M2 izquierdo (MDP 785)/ occlusal view of a left M2; 2, Vista oclusal de un m2 izquierdo (MDP 741)/ occlusal view of a left m2; 3, Vista lingual del mismo espécimen, pero mostrando los m1-2/ lingual view of the same specimen showing the m1-2; 4-6, Esquemas de oclusión mostrando las distintas fases masticatorias/ occlusal drawing with masticatory stages. Ver Figura 2 para las referencias/ see Figure 2 for references. Escala/ scale: 1 mm.

Esta faceta se halla en *Klohnia* y *Epiklohnia* ocupando la cara lingual del ectostílido y la labial del protocono en su porción más anterior (adyacente a la plataforma epiconular). En los géneros terminales, esta faceta se desplaza hacia la porción distal de la cuenca del trigono. Esta migración se debe, presumiblemente, a que en estos géneros la oclusión se da entre dos molares superiores y uno inferior, de tal modo que el desplazamiento de la faceta 5 (10)* es en realidad en sentido mesial hacia el molar próximo anterior. Las facetas 6 (3), 7 (4) y 10 (9), desarrolladas sobre el hipocónido, son homólogas a las del molar tribosfénico generalizado y ocupan las mismas posiciones topográficas. Lo mismo ocurre con la faceta 9 (6) sobre la cara anterior del entocónido y la posterior del protocono.

Con respecto a los contactos cuspidales que caracterizan la fase inicial de la oclusión, los argirolagoideos, excepto *Praedens aberrans*, comparten en líneas generales el mismo patrón (Fig. 2). El contacto cuspidal "a" involucra al estilocónulo en los dientes superiores y al ectostílido en los inferiores; el contacto cuspidal "b" involucra a la StC o, en su ausencia, al punto medio de la centrocrista en los molares superiores y al ápice del hipocónido en los inferiores; el contacto cuspidal "c" ocurre entre la plataforma epiconular y el protocónido; el contacto cuspidal "d" se forma entre el protocono y el metacónido; y el contacto "e" involucra al metacónulo y al entocónido (excepto en *Epiklohnia*; véase más abajo). El hecho de que *P. aberrans* difiera en el esquema de contactos cuspidales respecto del resto de los argirolagoideos se debe principalmente a que la disposición del protocónido es medial en esta especie (Fig. 1), debido a que el ectostílido es incipiente y no ha desplazado aún al protocónido hacia el margen lingual, condición que caracteriza al resto de los *Argyrolagoidea*. Como se mencionó más arriba, los contactos cuspidales linguales ("d" y "e") diferencian a *Epiklohnia* de los restantes argirolagoideos. En esta especie, el protocono ocluye con el entocónido, mientras que el metacónulo ocluye con el metacónido. Esta condición pareciera ser el resultado de la profundización de los surcos linguales y labiales y del agrandamiento del metacónulo. Como consecuencia de tales transformaciones, el lóbulo anterior del molar inferior se halla desplazado hacia delante con respecto a la condición observada en *Klohnia*. Tal adelantamiento culmina con el contacto entre el metacónulo del molar superior y el entocónido no de su par antagonista, sino del siguiente. En otros términos, cada molar inferior de *Epiklohnia* ocluye con dos molares superiores. Este modo de oclusión se observa también en las especies de *Argyrolagidae*, en las cuales los

lóbulos en los molares inferiores son muy notorios (Fig. 5). Sin embargo, los contactos apicales en *Argyrolagus* y *Microtragulus* son los mismos observados en *Klohnia*. El protocono contacta con el metacónido, que se halla reducido al extremo distal del lóbulo anterior, y el metacónulo lo hace con el entocónido del lóbulo posterior (Fig. 5). Esta serie de contactos cuspidales implica, en términos evolutivos, la desaparición del paracónido y una lingualización del protocónido que pasa a ocupar una posición mediolingual en el lóbulo anterior, quedando el metacónido reducido al extremo distal del lóbulo posterior. Esta condición se observa en una vista lingual de los molares inferiores de *Argyrolagus scagliai* (Fig. 5). En síntesis, el patrón de contactos apicales descrito en este trabajo sustenta una hipótesis de homología cuspidal para los *Argyrolagidae* en la que las principales cúspides del lóbulo anterior en los molares inferiores son el ectostílido (labial) y el protocónido (lingual), mientras que el lóbulo posterior tiene al hipocónido (labial) y al entocónido (lingual).

Una de las características más notables del sistema de masticación argirolagoideo es la tendencia a la coalescencia de facetas, tanto de corte como de molienda. En los taxones más derivados (*i.e.*, las especies de *Argyrolagus* y *Microtragulus*), este carácter se acentúa de tal modo que se observa una superficie amplia y continua en la cara interna de las cúspides del protocono y el metacónulo en los molares superiores y del protocónido y el hipocónido en los inferiores. Las facetas de corte forman una cresta lateral continua como resultado de la fusión de las crestas del paracono y el metacono en los molares superiores y del ectostílido y el entocónido en los inferiores. Este patrón de desgaste es el resultado de una morfología altamente derivada, cuya característica más sobresaliente es la adquisición de estructuras neomórficas (Goin *et al.*, 2010), tanto en los molares superiores (estilocónulo) como en los inferiores (ectostílido). Estas nuevas estructuras tienen un efecto notable en la reorganización cuspidal y posibilitan nuevos movimientos oclusales con respecto al movimiento ortal predominante en un mamífero generalizado.

Movimientos masticatorios

La posibilidad de llevar a cabo movimientos propalinales y ectentales tiene una consecuencia directa sobre el tipo de alimentos que potencialmente pueden ser procesados por el sistema masticatorio. Aunque ningún argirolagoideo alcanza a desarrollar movimientos netamente anteroposteriores, la combinación de componentes propalinales y ectentales genera un vector oblicuo en el movimiento masticatorio, como sucede en muchos roedores (Butler, 1980, 1985; Olivares *et*

al., 2004). Esta oblicuidad es corroborada por las estrías direccionales medidas en los distintos géneros, las cuales en ningún caso muestran ángulos inferiores a 30°, comunes en mamíferos de masticación netamente propalinal (Wilkins, 1988; Olivares *et al.*, 2004). Resulta particularmente interesante la gran similitud existente entre los patrones de facetas oclusales en los molares superiores de los argirolagoideos basales y los roedores generalizados del género *Sciuravus* (Sciuravidae; Butler, 1980). En estos roedores, los molares inferiores se habrían desplazado transversalmente en la fase bucal y el movimiento habría continuado en dirección anterior y oblicua en la fase lingual (Butler, 1985). Esta dinámica masticatoria con movimientos en dos fases parece ser compartida con muchos primates, algunos condilartros y, entre los roedores vivos, con los Sciuridae y los Aplodontidae (Sciuromorpha) (Butler, 1980, 1985). Un hecho notable es que, en estos mamíferos, no hay plataforma estilar desarrollada y, por lo tanto, las cúspides bucales inferiores se alinean con las bucales superiores durante el inicio de la masticación. En los argirolagoideos basales (*Klobnia* y *Epiklobnia*), los contactos cuspidales se dan de manera similar entre los márgenes bucales de los dientes inferiores y superiores (contactos “a” y “b” en las Figs. 2–3). Esto sugiere que la tendencia a la lateralización de las cúspides bucales y la reducción de las cúspides estilares en los argirolagoideos está relacionada con la incorporación de un vector oblicuo en el movimiento masticatorio. Butler (1985) planteó un esquema gradual para la evolución del patrón molar en los roedores. Según este esquema, los argirolagoideos representarían el grado “A” (más generalizado), en el cual los molares presentan amplias bases con las cúspides marginales y en los que ocurren movimientos oclusales oblicuos en dos fases. Esta similitud en los patrones de desgaste de roedores y argirolagoideos constituye una característica más que se suma a la ya extensa lista de caracteres convergentes entre ambos grupos de mamíferos. Entre los roedores actuales con un patrón molar generalizado, se encuentran los de la familia Sciuridae (Butler, 1980). Una de las adaptaciones más importantes de los roedores al consumo de gramíneas es la adquisición de molares hipsodontes (Butler, 1985). Aunque los argirolagoideos más antiguos son de corona baja (*Groeberia*), los géneros *Klobnia* y *Epiklobnia*, de morfologías generalizadas para el orden, exhiben molares hipsodontes. Esto marca una diferencia importante con los roedores, ya que estos últimos adquieren hipsodoncia recién en el estadio evolutivo “C”, mientras que los argirolagoideos lo hacen en el estadio “A”. Aunque la hipsodoncia es un prerequisite para el consumo de alimentos abrasivos (Janis,

1988, 2008), en el caso de los argirolagoideos, al igual que en otros grupos de mamíferos sudamericanos (Scarano, 2009; Madden *et al.*, 2010), el desarrollo de la hipsodoncia ocurre concomitantemente con un lapso de gran actividad volcánica (Bellosi, 2010). El polvo piroclástico en suspensión y depositado sobre los alimentos es uno de los factores exógenos asociados con el desarrollo de hipsodoncia (Williams y Kay, 2001) y cuyos efectos sobre el esmalte dentario han sido corroborados por algunos estudios recientes (Sanson *et al.*, 2007). Adicionalmente, los hábitos ricochetes (Straccia, 1999) y el pequeño tamaño de los argirolagoideos habrían restringido su circulación a los estratos bajos de la vegetación arbustiva, donde el contenido de polvo ambiental es muy superior al presente en los estratos más altos (Williams y Kay, 2001). En este contexto, es más probable que los argirolagoideos hayan explotado, al igual que los esciúridos de las regiones templadas (Grzimek *et al.*, 2003), el recurso de brotes, semillas y frutos leñosos, disponible en los ambientes más abiertos de la Patagonia central que existieron hacia el límite Eoceno/Oligoceno (Barreda y Palazzesi, 2007).

Tamaño corporal y dieta

Los argirolagoideos más antiguos, de la Formación Divisadero Largo (Eoceno medio; López, 2010), son *Groeberia miniprioi* y *G. pattersoni*. Las masas corporales estimadas son 52,79 g y 44,74 g, respectivamente (Tab. 3). Las especies de la edad Tinguiririquense (Oligoceno temprano) conforman un rango de tamaños que se extiende desde 3,64 g (*Praedens aberrans*) hasta 150 g (*Klobnia major*). En el siguiente intervalo de tiempo, representado por la fauna de La Cantera, el único argirolagoideo registrado alcanzó los 190 g (*Epiklobnia verticalis*). Los registros posteriores muestran especies de menor tamaño, que nunca superan los 60 g en ninguna de las estimaciones (Tab. 3). Durante la Edad Mamífero Deseadense (Oligoceno tardío), el único argirolagoideo registrado es *Proargyrolagus bolivianus*, con 24 g aproximadamente; durante el Colhuehuapense (Mioceno temprano) se registra *Anargyrolagus primus* con 27 g en promedio y *Patagonia peregrina* con 6 g; para la Edad Mamífero Laventense (Mioceno medio), *Hondalagus altiplanensis* se aproxima a los 35 g en promedio; finalmente, los géneros *Microtragulus* y *Argyrolagus* exhiben masas corporales que en promedio se aproximan a 46 g y 61 g, respectivamente. El biocrón del género *Microtragulus* se extiende desde la Edad Mamífero Huayqueriense (Mioceno tardío) hasta la Marplatense (Plioceno tardío). El género *Argyrolagus* se extiende desde la Edad Mamífero Montehermosense (Mioceno tardío–Plioceno temprano) hasta la Cha-

padmalalense (Plioceno temprano). Aunque ambos géneros están representados por tres especies cada uno, en este trabajo se incluyeron sólo las más representativas de cada género (*M. reigi* y *A. scagliai*). Sin embargo, las restantes especies tienen dimensiones molares semejantes a aquellas de *M. reigi* y *A. scagliai* (ver Simpson, 1970a), por lo que se asume que deben haber sido también de tamaño similar.

Los tamaños extremadamente pequeños de *Praedens aberrans* (3,64 g) y *Patagonia peregrina* (6 g) resultan llamativos. Esto puede deberse a causas metodológicas o biológicas. En primer lugar, las pequeñas dimensiones lineales de sus molares (*Praedens*, Lm2 = 0,66 mm; *Patagonia*, Lm1 = 1,35 mm) se hallan fuera del rango de confiabilidad, allí donde las bandas de regresión y predicción se ensanchan con la consecuente disminución en la potencia estadística (Sokal y Rohlf, 1995). En segundo lugar, las mencionadas dimensiones de sus molares deben corresponder efectivamente con animales de tamaño muy pequeño, similar al de las musarañas de la Familia Soricidae. Por ejemplo, *Sorex cinereus*, cuyo peso se halla entre 3 y 5 g, tiene una longitud total del cráneo de 12 mm (Eisenberg, 1981). Aunque es muy probable que el error estadístico genere una subestimación de la masa de ambas especies, es probable también que no hayan superado los 10–15 g de masa corporal.

Algunas tendencias generales se observan en las masas corporales de las especies de la Superfamilia Argyrolagoidea. Teniendo en cuenta que la mediana de las estimaciones de masa corporal es de 44,34 g y que el 75% de las especies se hallan por debajo de los 56,86 g (Tab. 4), es interesante notar que *Klohnia* y *Epiklohnia* se desvían notablemente del promedio grupal. Esta desviación positiva, hacia tamaños muy superiores a la mediana grupal, tiene lugar durante el intervalo de tiempo correspondiente a la transición Eoceno–Oligoceno. Este incremento en la masa corporal de los argyrolagoideos probablemente responde a la evolución de las temperaturas globales durante el Cenozoico (Zachos *et al.*, 2001). Las especies de mayor tamaño se registran de manera concomitante con el evento de enfriamiento global (Oi1) acaecido hacia el EOB. Este fenómeno de incremento de la masa corporal como consecuencia de la disminución de las temperaturas es conocido como Regla de Bergman y los argyrolagoideos, al igual que otros metaterios durante el EOB (Goin *et al.*, 2010), lo evidencian claramente. Las temperaturas posteriores a este lapso muestran un incremento hacia el Oligoceno tardío–Mioceno temprano, para luego comenzar a disminuir progresivamente hacia el Mioceno medio. Si se observa la curva de temperaturas globales cenozoicas (Zachos *et*

al., 2001), se aprecia que las estimaciones para el Oligoceno temprano y aquellas para el Plioceno temprano son relativamente similares, incluso algo más frías en el Plioceno. En tal sentido, cabría esperar que los taxones terminales *Microtragulus* y *Argyrolagus*, siguiendo la Regla de Bergman, hubieran alcanzado tamaños superiores o iguales, al menos, a los de sus predecesores del EOB, tal como sucede en otros grupos de marsupiales neógenos como los didelfimorfios del género *Thylophorops* Ameghino, 1904 (Goin *et al.*, 2009b). Sin embargo, tal incremento de talla no ocurre y sólo se registran argyrolagoideos de tamaños similares a la mediana grupal. A diferencia de los argyrolagoideos, los didelfimorfios explotaban muy probablemente un nicho trófico más amplio, presumiblemente omnívoro con un énfasis en las presas de vertebrados (Goin *et al.*, 2009b).

La temperatura ambiental tiene un efecto directo sobre el metabolismo de un mamífero y más aun en el caso de los marsupiales que presentan un costo termorregulatorio muy elevado (McNab, 2005). Las respuestas adaptativas a una caída brusca de las temperaturas ambientales pueden darse mediante el incremento de tamaño corporal para reducir la relación superficie/volumen y, por este medio, la transferencia de calor al medio (Randall *et al.*, 1997). Esto trae como consecuencia un incremento en las demandas calóricas, que necesariamente se refleja en la dieta y se traduce en un cambio de las preferencias tróficas del mamífero. Otra vía de adaptación al frío, manteniendo las preferencias dietarias, puede darse mediante la reducción del metabolismo basal, para bajar el costo de la termorregulación, y/o la utilización de estrategias evasivas como el torpor diario o la hibernación, estas últimas ampliamente documentadas en marsupiales de pequeño tamaño (Bozinovic *et al.*, 2005; Geiser, 2007).

Teniendo en cuenta su morfología molar y sus movimientos masticatorios más probables, los argyrolagoideos representan la radiación herbívora de los marsupiales en América del Sur (entendiendo la herbivoría como el consumo de materia de origen vegetal; Hume, 1999). Algunos autores han sugerido que el diseño oclusal de los argyrolagoideos les habría permitido procesar no solamente semillas, sino también hierbas (Sánchez-Villagra *et al.*, 2000). Una crítica posible a esta hipótesis dietaria radica en las restricciones fisiológicas impuestas a la dieta por el tamaño corporal. Los argyrolagoideos fueron marsupiales de pequeño tamaño que, en general, no superaron la barrera de los 100 g excepto en dos casos, las especies de los géneros *Klohnia* y *Epiklohnia*, que alcanzaron masas corporales equivalentes e incluso superiores a 150 g (Tab. 3). En este sentido, existe una relación entre el peso y el con-

sumo de hierbas y hojas establecida por Kay y Madden (1997) para primates; la misma restringe el consumo de hierbas y hojas a aquellas especies con tamaños superiores a los 1000 g, en tanto que aquellas consumidoras de semillas e insectos se encuentran en rangos de tamaño menores a 500 g. Sin embargo, esta relación no se cumple para todos los mamíferos, ya que un vasto número de roedores con pesos inferiores a los 100 g, pertenecientes a distintos linajes, son consumidores de hojas de arbustos e incluso gramíneas. En un análisis reciente de los factores que regulan la tasa metabólica basal en mamíferos, McNab (2008) citó al menos catorce especies de roedores Arvicolinae estrictamente pastadoras y nueve estrictamente folívoras (Arvicolinae, Heteromyinae y Dipodominae). Sobre esta base, se podría postular que los argirolagoideos pudieron haber explotado eficientemente, como lo sugiere su morfología molar, el recurso de gramíneas que, hacia el Oligoceno temprano, comenzaba a expandirse en la Patagonia (Barreda y Palazzesi, 2007). Sin embargo y contrariamente a lo sucedido en Australia, los argirolagoideos se mantuvieron con tamaños pequeños. Es importante notar que para los marsupiales, en determinadas circunstancias, la explotación de un recurso de baja calidad nutricional como las gramíneas puede resultar en una desventaja competitiva (McNab, 1986a,b). En Australia, los marsupiales evolucionaron en ausencia de placentarios (Clemens *et al.*, 1989), de modo que la radiación hacia dietas herbívoras no habría supuesto desventaja alguna en ese continente. En América del Sur, el escenario habría sido distinto debido a la coexistencia de marsupiales y placentarios. Los nichos de los herbívoros pastadores habrían sido ocupados exitosamente por los ungulados nativos (Simpson, 1948; Paula Couto, 1979; Cifelli, 1993) y por los roedores. En el primer caso, aunque los notoungulados ocuparon casi todos los nichos de tamaños, los representantes más pequeños fueron varios órdenes de magnitud más grandes (Simpson, 1948; Scarano, 2009) que los argirolagoideos, quienes no superaron los 200 g de masa corporal. En el caso de los roedores que pudieron irradiarse posteriormente en los tamaños pequeños, ellos arribaron hacia América del Sur durante el Oligoceno temprano (Vucetich *et al.*, 2010). Los roedores más antiguos provienen de La Cantera, la misma localidad de donde fueron exhumados los especímenes de *Epiklohnia*. A diferencia de este último, los roedores de La Cantera presentan mayoritariamente molares braquiodontes (Vucetich *et al.*, 2010), de modo que su nicho trófico habría sido más estrecho que el de los argirolagoideos que ya en ese tiempo contaban con tipos braquiodontes e hipsodontes. En este sentido, es improbable que haya existido interacción compe-

titiva durante la transición Eoceno–Oligoceno entre ambos grupos de mamíferos herbívoros. Vucetich *et al.* (2010) sugirieron, al respecto, que los roedores que arribaron hacia América del Sur durante el límite Eoceno/Oligoceno habrían relleno los nichos vacantes y/o habrían reemplazado a los mamíferos nativos que declinaban su diversidad debido a los bruscos cambios climáticos ocurridos durante la transición Eoceno–Oligoceno. Tal como han sugerido Goin *et al.* (2010), el impacto negativo que el deterioro climático tuvo sobre las comunidades de marsupiales se evidencia en la disminución en la diversidad de los mismos y, en el caso de los argirolagoideos, en su restricción a los tamaños corporales menores a 100 g y la consecuente contracción de su nicho trófico. En este contexto, cabe destacar la importancia de las restricciones metabólicas que presentan los marsupiales con respecto a los placentarios en un escenario de coexistencia. El registro post-Oligoceno muestra que los roedores se hacen rápidamente diversos en cuanto a tamaños y morfologías (Candela, 2000, 2003; Kramarz, 2002, 2006; Vucetich *et al.*, 2010). Aunque se necesitan estimaciones concretas de masas corporales de roedores para evaluar la posibilidad de interacciones competitivas con los argirolagoideos, es probable que la presencia de los mismos haya restringido el acceso a gran parte de los recursos tróficos que estos marsupiales potencialmente podían explotar (*e.g.*, gramíneas). Esto se debe fundamentalmente a que desde el punto de vista ecológico, los marsupiales son competitivamente inferiores a los placentarios cuando explotan recursos que, como en el caso de las gramíneas, están asociados en los placentarios a elevadas tasas metabólicas basales (McNab, 1986a,b). Los placentarios destinan gran parte de su metabolismo a la reproducción, de manera tal que una elevada tasa metabólica basal se traduce en una tasa de reproducción también elevada. Por el contrario, los marsupiales no tienen asociada la reproducción a su metabolismo basal, de modo que el éxito reproductivo no depende de su TMB. En líneas generales, en un escenario de competencia, la tasa de reproducción afecta directamente la tasa de incremento poblacional y el equilibrio se desplaza a favor del competidor con mayor número de individuos (Pianka, 1983). En este contexto, es probable que los argirolagoideos hayan explotado, en los albores de su radiación, diferentes aspectos de un nicho ecológico incipiente. Esta hipótesis explica la existencia de taxones con tamaños promedios (*Groeberia miniprioi* y *G. pattersoni*) y otros con tamaños elevados respecto de la media grupal (*Klohnia major* y *Epiklohnia verticalis*). Esta diferencia de masas corporales estaría representando una partición del recurso, quedando los de talla media restringi-

dos al consumo de semillas y los de mayor tamaño explotan incluso las partes verdes de la vegetación herbácea y arbusciva. Con el arribo de los roedores hacia América del Sur, los Argirolagidae fueron desplazados progresivamente hacia los nichos de los pequeños granívoros y folívoros, donde los roedores pierden parte de su potencial competitivo, dado que se trata de dietas asociadas a bajas tasas metabólicas basales (McNab, 1986a). Esta última hipótesis debe corroborarse mediante la aplicación de modelos de competencia al registro fósil de ambos grupos. Con respecto a las especies de tamaños extremadamente pequeños, es probable que hayan sido mayormente insectívoras, dadas las restricciones metabólicas de su tamaño corporal. En este sentido, *Sorex cinereus*, mencionado previamente como un potencial equivalente en tamaño, es un mamífero que se alimenta de insectos y otros invertebrados y que sólo ocasionalmente consume semillas. En el caso de *Praedens aberrans*, su morfología molar es acorde con la insectivoría; sin embargo, *Patagonia peregrina* exhibe una morfología molar muy derivada y convergente con los roedores (Pascual y Carlini, 1987), de modo que es probable que las semillas hayan sido un componente importante en su alimentación. Los Argirolagoidea forman parte de un conjunto de metaterios que hacia el lapso Eoceno–Oligoceno mostraron una rápida respuesta adaptativa frente a los abruptos cambios climáticos y ambientales que abrieron una nueva gama de nichos ecológicos (Goin *et al.*, 2010). La supervivencia diferencial de estos linajes implicó más probablemente un metabolismo energético versátil en los Argirolagoidea que propició su persistencia hasta el Plioceno. Los restantes linajes de Polydolopimorphia, como los Polydolopiformes y los Bonaparthierii-formes Bonapartheroidea, desaparecen del registro sudamericano a mediados del Oligoceno. A pesar de haber sobrevivido al evento de extinción de la transición Eoceno–Oligoceno, los Argirolagoidea se extinguen hacia el Plioceno tardío. Su extinción parece estar relacionada al efecto deletéreo conjunto del deterioro climático y la restricción ecológica impuesta por la presencia de grupos de roedores altamente especializados. Ante la disminución de las temperaturas, un linaje mamífero puede optar por incrementar su tamaño corporal, bajar su tasa metabólica basal o utilizar estrategias evasivas (como la hibernación o el torpor). Las dos primeras posibilidades implican un cambio en la estrategia alimentaria. Para los marsupiales herbívoros, la explotación de nichos típicos de los placentarios de altas tasas metabólicas basales debió haber sido, probablemente, un factor limitante en su evolución trófica, debido a la presencia durante todo el Neógeno de grupos altamente exitosos como los roedores. Considerando correctas

las estimaciones de masas corporales, es evidente que el incremento en tamaños corporales no ocurrió, de modo que los argirolagoideos o bien se especializaron en consumir semillas y hojas o bien utilizaron estrategias evasivas como el torpor o la hibernación, relativamente comunes en marsupiales vivientes (Geiser, 2007).

CONCLUSIONES

El análisis de las facetas de oclusión en los Argirolagoidea ha permitido identificar estructuras neomórficas en los molares superiores de los argirolagoideos generalizados, hasta el momento desconocidas, que actúan como antagonistas de las neocúspides ya descritas de los molares inferiores de *Klohnia* y *Epiklohnia* (Goin *et al.*, 2010). Esto sustenta las hipótesis de homología cuspidal para los molares inferiores de los Argirolagidae y evidencian la importancia de estas estructuras y del proceso de captura y reconversión de crestas (Goin y colaboradores, datos personales) en la evolución del patrón molar de los Argirolagidae.

Los Argirolagoidea muestran una tendencia general a la incorporación de movimientos ectentales y propalinales que resultan en un movimiento neto oblicuo durante la masticación. Este hecho queda evidenciado por una serie de contactos cuspidales y facetas de oclusión exclusivas para este grupo de Metatheria sudamericanos. El patrón argirolagoideo de desgaste dentario es convergente con el de los roedores primitivos, actualmente representados por esciúridos y apodóntidos. Este hecho se suma a las numerosas convergencias entre argirolagoideos y roedores y sustenta la hipótesis de una dieta basada fundamentalmente en semillas y hojas para los Argirolagoidea. La alimentación a base de gramíneas exclusivamente es poco probable, aunque las mismas pueden haber complementado la dieta de los argirolagoideos. Las estimaciones de tamaño corporal sustentan estas hipótesis y sugieren una plasticidad metabólica, por parte de este grupo de marsupiales, que le habría permitido modificar sus tasas metabólicas basales y/o utilizar estrategias evasivas para hacer frente a los bruscos cambios climáticos y ambientales acaecidos hacia el límite Eoceno/Oligoceno.

Los futuros estudios sobre los Argirolagoidea deberían encarar las interacciones de tamaño entre éstos y los roedores durante el Neógeno, así como también incorporar en el análisis las restantes especies de argirolagoideos que no fueron estudiadas aquí. Esto permitirá evaluar un escenario evolutivo más completo e indagar más profundamente en las causas que llevaron a la extinción final de los Argirolagidae a mediados del Plioceno.

AGRADECIMIENTOS

La autora agradece al Dr. F. Goin por la lectura crítica del manuscrito y las sugerencias realizadas. A la editora, E. Cerdeño, y a los árbitros, L. Chornogubsky y A. Abello, por las sugerencias realizadas. A la Lic. M. Tomeo, por la colaboración en el tratamiento de las imágenes. A I. Olivares, por la colaboración brindada en la identificación de estrías en el esmalte y el valioso aporte bibliográfico. Este trabajo fue solventado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) a través del sistema de Becas Doctorales Internas.

REFERENCIAS

- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine (deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boletín del Instituto Geológico Argentino* 18: 1–117.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 58: 225–291.
- Abello, M.A. 2007. [Sistemática y bioestratigrafía de los Paucituberculata (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico de América del Sur. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 381 p. Inédita].
- Abello, A., Montalvo, C.I. y Goin, F.J. 2002. Marsupiales del Mioceno Superior de Caleufú (La Pampa, Argentina). *Ameghiniana* 39: 433–442.
- Barreda, V. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* 73: 31–50.
- Bellosi, E.S. 2010. Loessic and fluvial sedimentation in Sarmiento Formation pyroclastics, middle Cenozoic of central Patagonia. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 278–292.
- Bozinovic, F., Ruiz, G., Cortés, A. y Rosenmann, M. 2005. Energetics, thermoregulation and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 199–206.
- Butler, P.M. 1952. The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. *Proceedings of Zoological Society of London* 121: 777–817.
- Butler, P.M. 1980. Functional aspects of the evolution of rodent molars. *Paleovertebrata, Mémoire du Jubilé R. Lavocat*: 249–262.
- Butler, P.M. 1985. Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessments of rodent phylogeny. En: W.P. Luckett y J.-L. Hartenberger (Eds.), *Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis*. Plenum Press, Nueva York, p. 381–401.
- Candela, A.M. 2000. [Los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi). Sistemática y evolución biogeográfica. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 452 p. Inédita].
- Candela, A.M. 2003. A new porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the early-middle Miocene of Patagonia. *Ameghiniana* 40: 483–494.
- Carlini, A.A., Pascual, R. y Goin, F.J. 2007. A new argyrolagid marsupial from the Early Miocene of Patagonia (Argentina). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 245: 323–330.
- Cerdeño, E., López, G.M. y Reguero, M.A. 2008. Biostratigraphic considerations of the Divisaderan faunal assemblage. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 574–577.
- Chornogubsky, L. 2010. [Sistemática de la familia Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia) de América del Sur y la Antártida. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 352 p. Inédita].
- Cifelli, R.L. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. En: F.S. Szalay, M.J. Novacek y M.C. McKenna (Eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*, Springer-Verlag, Nueva York, p. 195–216.
- Clemens, W.A., Richardson, B.J. y Baverstock, P. 1989. Biogeography and phylogeny of the Metatheria. En: D. Walton y G.R. Dyne (Eds.), *Fauna of Australia, vol. 1B, Mammalia*. Australian Government Publishing Service, Canberra, p. 1–42.
- Damuth, J. y MacFadden, B. 1990. Body size and its estimation. En: J. Damuth y B. J. Macfadden (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology. Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 1–10.
- Eisemberg, J.F. 1981. *The mammalian radiations. An analysis of the trends in evolution, adaptation and behavior*. The University of Chicago Press, Chicago, 610 p.
- Eisemberg, J.F. 1990. The behavioral/ecological significance of body size in the Mammalia. En: J. Damuth y B.J. Macfadden (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology. Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 25–38.
- Flynn, J. y Wyss, A. 1999. New marsupials from the Eocene–Oligocene transition of the Andean main range, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 533–549.
- Geiser, F. 2007. Yearlong hibernation in a marsupial mammal. *Naturwissenschaften* 94: 941–944.
- Goin, F. J. y Candela, A. 2004. New Paleogene Marsupials from the Amazon Basin of Eastern Perú. En: K.E. Campbell Jr. (Ed.), *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series* 40: 15–59.
- Goin F.J., Montalvo C.I. y Visconti, G. 2000. Marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56: 101–126.
- Goin, F.J., Candela, A.M., Abello, M.A. y Oliveira, E.V. 2009a. Earliest South American paucituberculatans and their significance in the understanding of 'pseudodiprotodont' marsupial radiations. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 867–884.
- Goin, F.J., Zimicz, A.N., de los Reyes, M. y Soibelzon, L. 2009b. A new large didelphid of the genus *Thylophorops* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae), from the late Tertiary of the Pampean Region (Argentina). *Zootaxa* 2005: 35–46.
- Goin, F.J., Abello, M.A. y Chornogubsky, L. 2010. Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's Grande Coupure. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 69–105.
- Gordon, C.L. 2003. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. *Journal of Mammalian Evolution* 10: 1–21.
- Greaves, W.S. 1973. The inference of jaw motion from tooth wear facets. *Journal of Paleontology* 47: 1000–1001.
- Grzimek, B., Schlager, N. y Olendorf, D. 2003. *Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Volumen 16 Mammals* V. Thomson Gale, Detroit, 588 p.
- Hershkovitz, P. 1971. Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth. En: A.A. Dahlberg (Ed.), *Dental morphology and evolution*. University of Chicago Press, Chicago, p. 95–150.
- Hiiemae, K.M. 2000. Feeding in mammals. En: K. Schwenk (Ed.), *Feeding, form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. Academic Press, San Diego, p. 411–448.
- Hiiemae, K. y Crompton, A. 1985. Mastication, food transport and swallowing. En: M. Hildebrand, D. Bramble, K. Liem y D. Wake (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, p. 262–290.
- Hume, I. 1999. *Marsupial Nutrition*. Cambridge University Press, Cambridge, 433 p.

- Janis, C.M. 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. En: D.E. Russell, J.P. Santoro y D. Signogneau-Russell (Eds.), *Teeth Revisited. Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 53: 367–387.
- Janis, C.M. 2008. An Evolutionary history of browsing and grazing ungulates. En: I.J. Gordon and H.H.T. Prins (Eds.), *The Ecology of Browsing and Grazing (Ecological Studies)*. Springer, Berlín, p. 21–45.
- Kay, R.F. 1977. The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early catarrhines. *American Journal of Physical Anthropology* 46: 327–352.
- Kay, R.F. y Madden, R.H. 1997. Paleogeography and paleoecology. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.F. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, p. 520–550.
- Kirsch, J.A.W., Dickerman, A.W., Reig, O.A. y Springer, M.S. 1991. DNA hybridization evidence for the Australian affinity of the American marsupial *Dromiciops australis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88: 10465–10469.
- Kramarz, A.G. 2002. Roedores chinchilloideos (Hystricognathi) de la Formación Pinturas, Mioceno temprano-medio de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (nueva serie)* 4: 167–180.
- Kramarz, A.G. 2006. Eocardiids (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, late Early Miocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 770–778.
- López, G. 2010. Divisaderan: Land Mammal Age or local fauna? En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 410–420.
- Lucas, P.W. y Peters, C.R. 2000. Function of postcanine tooth crown shape in mammals. En: M.F. Teadford, M.M. Smith y M.W.J. Ferguson (Eds.), *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press, Cambridge, 282–289.
- Madden, R.H., Kay, R.F., Vucetich, M.G. y Carlini, A.A. 2010. Gran Barranca: a 23 million year record of cenozoic faunal evolution in Patagonia. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 423–439.
- Mares, M.A. 1993. Heteromyids and their ecological counterparts: A pan-desertic view of rodent ecology and evolution. En: H.H. Genoways y J.H. Brown (Eds.), *Biology of Heteromyidae*. Special Publication of the American Society of Mammalogists, Stillwater, p. 262–690.
- McKenna, M.C. 1980. Early history and biogeography of South America's extinct land mammals. En: R.L. Ciochon y A.B. Chiarelli (Eds.), *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. Plenum Press, Nueva York, p. 43–77.
- McNab, B.K. 1986a. Food habits, energetics and the reproduction of marsupials. *Journal of Zoology London* 208: 595–614.
- McNab, B.K. 1986b. The influences of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* 56: 1–19.
- McNab, B.K. 2005. Uniformity in the basal metabolic rate of marsupials: its causes and consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 183–198.
- McNab, B.K. 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 151: 5–28.
- Nowak, R. 1999. *Walker's Mammals of the World* (sexta edición). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2015 p.
- Olivares, A.I., Verzi, D.H. y Vassallo, A.I., 2004. Masticatory morphological diversity and chewing modes in South American caviomorph rodents (Family Octodontidae). *Journal of Zoology* 263: 167–177.
- Pascual, R. y Carlini, A.A. 1987. A new superfamily in the extensive radiation of South American Paleogene marsupials. *Fieldiana Zoology new series* 39: 99–110.
- Pascual, R., Carlini, A.A. y De Santis, L.J.M. 1986. Dentition and ways of life in Cenozoic South American rodent-like marsupials. Outstanding examples of convergence. En: D.E. Russell, J.P. Santoro y D. Signogneau-Russell (Eds.), *Teeth Revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 53: 217–226.
- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 590 p.
- Pianka, E.R. 1983. *Evolutionary Ecology* (sexta edición), Benjamin Cummings, Austin, 512 p.
- Randall, D., Burggren, W. y French, K. 1997. *Eckert. Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones*. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, 790 p.
- Reig, O.A. 1981. *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Monographie Naturae*, Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, 162 p.
- Reig, O.A., Kirsch, J.A.W. y Marshall, L.G. 1987. Systematic relationships of the living and the neocenoic American "opossum-like" marsupials (Suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleogene New World and European metatherians. En: M. Archer (Ed.), *Possums and Opossums: Studies in Evolution*. Surrey Beatty and Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, p. 1–89.
- Rensberger, J.M. 1978. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology* 47: 515–528.
- Sánchez-Villagra, M.R. 2001. The phylogenetic relationships of argyrolagid marsupials. *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 481–496.
- Sánchez-Villagra, M.R., Kay, R.F. y Anaya-Daza, F. 2000. Cranial anatomy and palaeobiology of the Miocene marsupial *Hondalagus altiplanensis* and a phylogeny of argyrolagids. *Paleontology* 43: 287–301.
- Sanson, G.D. 1996. Predicting the diet of fossil mammals. En: P. Vickers-Rich, R.F. MonaghanBaird y T.H. Rich (Eds.), *Vertebrate Palaeontology of Australasia*. Monash University Publications Committee, Monash, p. 201–228.
- Sanson G.D., Kerr, S.A. y Gross, K.A. 2007. Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? *Journal of Archaeological Science* 34: 526–531.
- Scarano, A.C. 2009. *[El proceso de desarrollo de la hipsodoncia durante la transición Eoceno-Oligoceno. El caso de los ungulados autóctonos del orden Notoungulata (Mammalia)]*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 315 p., Inédita].
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the Age of Mammals in South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 49: 1–270.
- Simpson, G.G. 1970a. The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 139: 1–86.
- Simpson, G.G. 1970b. Addition to the knowledge of *Groeberia* (Mammalia, Marsupialia) from the mid-Cenozoic of Argentina. *Breviora* 362: 1–17.
- Smith, R.J. 1993. Logarithmic transformation bias in allometry. *American Journal of Physical Anthropology* 90: 215–228.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*, 3ª edición. Freeman, Nueva York, 890 p.
- Straccia, P.C. 1999. *[Anatomía funcional de Argyrolagus scagliai (Mammalia, Marsupialia, Argyrolagidae) del Plioceno en la Argentina]*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 354 p., Inédita].

- Szalay, F.S. 1994. *Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters*. Cambridge University Press, Cambridge, 496 p.
- Tejedor, M., Goin, F.J., Gelfo, J., López, G., Bond, M., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Woodburne, M., Chornogubsky, L., Aragón, E., Reguero, M., Czaplewski, N., Vincon, S., Martín, G.M. y Ciancio, M. 2009. New Early Eocene mammalian fauna from Western Patagonia, Argentina. *American Museum Novitates* 3638: 1–42.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. En: J. Damuth y B.J. Macfadden (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology. Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 191–206.
- Villarroel, C. y Marshall, L.G. 1988. A new argyrolagoid (Mammalia: Marsupialia) from the middle Miocene of Bolivia. *Journal of Paleontology* 62: 463–467.
- Vucetich, M.G., Vieytes, E.C., Pérez, M.E. y Carlini, A.A. 2010. The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 193–205.
- Wilkins, K.T. 1988. Prediction of direction of chewing from cranial and dental characters in *Thomomys* pocket gophers. *Journal of Mammalogy* 69: 46–56.
- Williams, S.H y Kay, R. 2001. A comparative test of adaptive explanations for hypsodonty in ungulates and rodents. *Journal of Mammalian Evolution* 8: 207–229.
- Wolff, R.G. 1984. A new early Oligocene argyrolagid (Mammalia: Marsupialia) from Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 104–113.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693.

doi: 10.5710/AMGH.v48i3(472)

Recibido: 14 de febrero de 2011

Aceptado: 28 de julio de 2011