

Relaciones de similitud, paleoecología y extinción de los Abderitidae (Marsupialia, Paucituberculata)

Similarity relationships, paleoecology and extinction of the Abderitidae (Marsupialia, Paucituberculata)

Edgardo Ortiz Jaureguizar¹

Resumen: A partir del uso de técnicas de análisis multivariado, se presentan las relaciones de similitud de los tres géneros y las siete especies de Abderitidae, una extinta familia sudamericana de marsupiales con molariformes de tipo plagiulacoideo. Asimismo, se discuten la paleoecología y las probables causas de extinción de estos marsupiales. Para el análisis multivariado se consideraron como taxones terminales todas las especies de la familia, empleándose dieciséis caracteres mandibulares y dentarios, de los cuales once fueron cualitativos y cinco cuantitativos. Los resultados del análisis multivariado: 1) concuerdan con los agrupamientos supraespecíficos previamente conocidos; 2) indican que los géneros *Abderites* y *Pitheculithes* se vinculan a través de las especies *A. meridionalis* y *P. chenche*; 3) indican que *Parabderites* se relaciona con el grupo *Pitheculithes+Abderites* a través de las especies *Parabderites minusculus* y *Pitheculithes chenche*; y 4) señalan que los especímenes determinados como *Parabderites* sp. están más estrechamente vinculados con *P. bicrispatus* que con *P. minusculus*. Finalmente, a partir de las evidencias paleoecológicas disponibles (riqueza específica y abundancia relativa, dieta, hábitos y tamaño corporal) se infiere que: 5) los tres grupos de marsupiales con molariformes de tipo plagiulacoideo registrados en América del Sur (i.e., Polydolopidae, Palaeothentidae y Abderitidae) tuvieron similares requerimientos ecológicos; 6) los Polydolopidae fueron reemplazados oportunísticamente por los Palaeothentidae y Abderitidae; 7) la extinción post-Friense de los Palaeothentidae y Abderitidae estuvo fundamentalmente dirigida por causas físicas más que biológicas, marcando esto una notable diferencia con las aparentes causas de la declinación y subsecuente extinción de los similarmente adaptados multituberculados y plesiadapiformes en América del Norte.

Palabras clave: América del Sur. Cenozoico. Abderitidae. Palaeothentidae. Polydolopidae. Análisis multivariado. Paleoecología. Extinción.

Abstract: Similarity relationships of the three genera and seven species of the extinct South American family Abderitidae, a marsupial group with a plagiulacoid type of molariforms, are presented using multivariate analysis techniques. Also, the paleoecology and the inferred causes of extinction of these marsupials are discussed. In the multivariate analysis, the relationships between all the species of the family were studied. Sixteen characters were employed, eleven qualitative and five quantitative. The results of the multivariate analysis: 1) support the previous supra-specific classification; 2) indicate that the genus *Abderites* and *Pitheculithes* are related across the species *A. meridionalis* and *P. chenche*; 3) indicate that the genus *Parabderites* and the group *Pitheculithes+Abderites* are related across the species *Parabderites minusculus* and *Pitheculithes chenche*; and 4) show that the specimens determined as *Parabderites* sp. are more closely related with *P. bicrispatus* than with *P. minusculus*. Finally, on the basis of the available paleoecological evidences (specific richness and relative abundance, diet, habitat, and body size) it is possible to infer that: 5) the three groups of South American marsupials with a plagiulacoid type of molariforms (i.e., Polydolopidae, Palaeothentidae, and Abderitidae) had similar ecological requirements; 6) the Polydolopidae were opportunistically replaced by Palaeothentidae and Abderitidae; and 7) the post-Friesean extinction of Palaeothentidae and Abderitidae was physically rather than biologically driven, marking a great difference with the apparent causes of decline and extinction of the similarly adapted multituberculates and plesiadapiforms in North America.

Key words: South America. Cenozoic. Abderitidae. Palaeothentidae. Polydolopidae. Multivariate analysis. Paleoecology. Extinction.

¹ Museo Paleontológico "Egidio Feruglio". Fontana 140, U9100GYO Trelew, República Argentina. E-mail: eortiz@mef.org.ar

INTRODUCCION

La familia Abderitidae Ameghino, 1889 está compuesta por siete especies, reunidas en tres géneros y dos subfamilias (Tabla 1; véase también MARSHALL, 1980, 1990; MARSHALL *et al.*, 1989; DUMONT & BOWN, 1997; DUMONT *et al.*, 2000). Geográficamente está restringida al continente sudamericano, en tanto que cronológicamente se la ha registrado en el intervalo Oligoceno tardío-Mioceno tardío (Edades-mamífero Deseadense-Friasense en Patagonia y Laventense en el actual territorio de Colombia; Tabla 1).

La primera cita de estos marsupiales en la literatura paleontológica data de fines del siglo pasado, al describir AMEGHINO (1887) la especie *Abderites meridionalis*, tipo del género *Abderites*. Dos años después el mismo autor (AMEGHINO, 1889) incluyó al género *Abderites* en una nueva familia, a la que denominó Abderitidae. Posteriormente fueron estudiados por el propio AMEGHINO (1902), SINCLAIR (1906), SIMPSON (1932), KRAGLIEVICH (1951, 1953), MARSHALL (1976, 1990), DUMONT & BOWN (1997) y DUMONT *et al.* (2000).

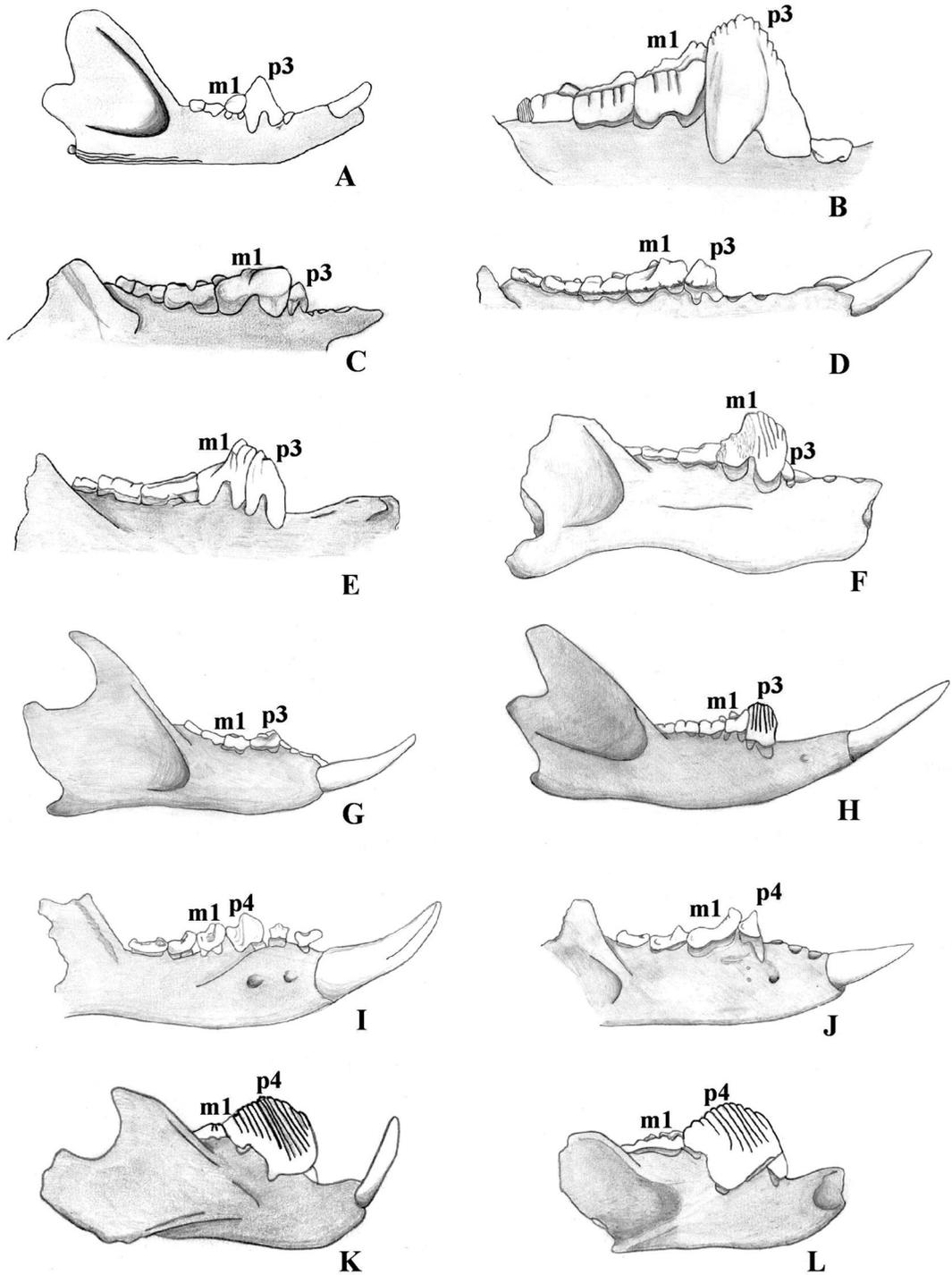
A partir del trabajo de SINCLAIR (1906), los Abderitidae tuvieron el rango de subfamilia dentro de la familia Caenolestidae, criterio seguido por la mayoría de los autores posteriores. Más recientemente, MARSHALL (1980) reconoció la existencia de dos tribus (Abderitini y Parabderitini) y analizó las relaciones de parentesco con las otras dos subfamilias de Caenolestidae (*i. e.*, Caenolestinae y Palaeothentidae). Sin embargo, en un trabajo posterior MARSHALL *et al.* (1989) elevaron nuevamente a los Abderitinae al rango de familia (similar criterio siguieron para los Caenolestinae y Palaeothentidae) y a las dos tribus al de subfamilia (Abderitinae y Parabderitinae). Este criterio ha sido ratificado luego por MARSHALL (1990) y por DUMONT & BOWN (1997) y es el que se ha seguido en el presente estudio (Tabla 1).

Una de las características más sobresalientes de los Abderitidae es la de presentar un patrón de dentición de tipo plagiaulacoideo (Fig. 1). Este tipo de dentición, típico de los multituberculados del suborden Plagiaulacida (= "Plagiaulacoidea"; véase KIELAN-JAWOROWSKA & HURUM, 2001), se caracteriza por la transformación de uno o más molariformes inferiores en "hojas" cortantes grandes, simples y comprimidas lateralmente, con un eje de corte aserrado. En el caso de los Abderitidae esta configuración se manifiesta en los p3-m1 de los Parabderitinae (aunque en *Parabderites minusculus* el borde cortante no es aserrado) y en el m1 en los Abderitinae. Adicionalmente, los molariformes plagiaulacoideos están siempre acompañados por el desarrollo de grandes incisivos procumbentes, aunque estos no están exclusivamente asociados con dichos molariformes (SIMPSON, 1933). Molariformes de tipo plagiaulacoideo se encuentran asimismo en otros multituberculados (Ptilodontoidea) y marsupiales (Polydolopidae, Phalangeridae y Burramidae), así como en algunos plesiadapiformes (Carpolestidae y Saxonellidae). Molariformes similares, aunque carentes de borde aserrado, se encuentran en otros marsupiales (Palaeothentidae y Petauridae) y plesiadapiformes (*e.g.*, Plesiadapidae, Micromomyidae) (véase SIMPSON, 1933; MARSHALL, 1980).

Hasta la fecha no se ha realizado un examen de las relaciones de similitud de la totalidad de los integrantes de la familia Abderitidae. Asimismo, tampoco se han analizado comparativamente la paleoecología y las probables causas de extinción de estos marsupiales. Por ello, y tomando como base los resultados de los trabajos de MARSHALL (1976, 1980, 1990), DUMONT & BOWN (1997) y DUMONT *et al.* (2000), los objetivos del presente estudio son: 1) examinar las relaciones de similitud entre las especies de la familia; 2) determinar el valor discriminatorio de los caracteres para los grupos de especies

Figura 1.- Diferentes ejemplos de mamíferos poseedores de molariformes plagiaulacoideos. A. *Epidolops ameghinoi* (Polydolopimorphia, Polydolopidae); B. *Polydolops thomasi* (Polydolopimorphia, Polydolopidae); C. *Acestis oweni* (Paucituberculata, Palaeothentidae); D. *Palaeothentes lemoini* (Paucituberculata, Palaeothentidae); E. *Parabderites bicrispatus* (Paucituberculata, Abderitidae); F. *Abderites meridionalis* (Paucituberculata, Abderitidae); G. *Petaurus breviceps* (Diprotodontia, Petauridae); H. *Hypsiprymnodon moschatus* (Diprotodontia, Macropodidae); I. *Tinimomys graybullensis* (Plesiadapiformes, Micromomyidae); J. *Picrodus silberlingi* (Plesiadapiformes, Picrodontidae); K. *Ptilodus montanus* (Multituberculata, Ptilodontidae); L. *Cimolodon nitidus* (Multituberculata, Cimolodontidae).

Figure 1.- Different examples of mammals with plagiaulacoid molariforms.



formados; 3) confrontar los agrupamientos de especies obtenidos con los propuestos por MARSHALL (1980, 1990); y 4) analizar las características paleoecológicas e inferir las probables causas de extinción de estos singulares marsupiales sudamericanos. En este último punto se considerarán otros marsupiales sudamericanos similarmente adaptados (*i.e.*, Polydopidae y Palaeothentidae).

ABREVIATURAS

ACP: Análisis de componentes principales. CCC: Coeficiente de correlación cofenética. M/m: Molar superior/inferior. MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Sección Paleozoología, Buenos Aires, Argentina. MBD: Matriz básica de datos. MBDS: Matriz básica de datos estandarizada. MLP: Museo de La Plata, División Paleontología Vertebrados, La Plata, Argentina. MSC: Matriz de similitud entre caracteres. MSO: Matriz de similitud entre OTUs. MST: "Minimum length spanning tree". NJM: "Neighbor-joining method". OTUs: Unidades taxonómicas operativas. P/p: Premolar superior/inferior. PU: Princeton University, Estados Unidos de Norteamérica. SALMA: "Edad-mamífero" (América del Sur). UPGMA: "Unweighted Pair Group Using Arithmetic Averages".

MATERIAL Y METODOS

1. ANÁLISIS MULTIVARIADO

1.1. Unidades de estudio

La familia Abderitidae es un grupo monofilético distinguido de los Palaeothentidae, su grupo hermano (MARSHALL, 1980), por las siguientes sinapomorfias: 1) m1 grande, cortante (de tipo plagiaulacoideo) y muy elevado con respecto a los restantes molares; 2) m1 carentes de metacónido; y 3) M2-4 y m2-4 bunolofodontes. Dado que las especies de la familia Abderitidae se diagnostican casi exclusivamente a partir de características morfométricas (véase MARSHALL, 1976, 1980, 1990; DUMONT & BOWN, 1997; DUMONT *et al.*, 2000) en este trabajo se han aplicado técnicas de análisis multivariado para determinar las relaciones entre las especies de Abderitidae. En consecuencia las relaciones analizadas son de similitud y no filogenéticas como resultaría de la aplicación de la metodología cladística. Es necesario destacar que no existe en la literatura una posición única acerca de la validez o no de los datos morfométricos en los análisis cladísticos, debido fundamentalmente a que su utilización requiere un mayor o menor grado de manipulación con procedimientos de codificación particulares, a fin de transformarlos en datos cualitativos. En el caso de los Abderitidae esto se hace

Especie	Acrónimos	Distribución geográfica	Distribución temporal (SALMAS)
<i>Parabderites minusculus</i> AMEGHINO, 1902	PAMIN	Argentina (2)	Deseadense
<i>Parabderites bicrispatus</i> AMEGHINO, 1902	PABIC	Argentina (2)	Colhuehuapense
<i>Parabderites</i> sp.	PASP	Argentina (2)	Santacrucense
<i>Abderites pristinus</i> AMEGHINO, 1902	ABPRI	Argentina (2)	Colhuehuapense
<i>Abderites meridionalis</i> AMEGHINO, 1887	ABMER	Argentina (2)	Colhuehuapense-Friasense (3)
<i>Abderites</i> sp. (1)		Argentina (2)	Santacrucense
<i>Pitheculites minimus</i> AMEGHINO, 1902	PIMIN	Argentina (2)	Colhuehuapense-Santacrucense
<i>Pitheculites chenche</i> DUMONT & BOWN, 1997	PICHE	Colombia	Laventense
<i>Pitheculites rothi</i> MARSHALL, 1990	PIROT	Chile	Friasense (3)

Tabla 1.- Especies de la familia Abderitidae, sus acrónimos y su distribución geográfica y temporal. (1) No considerada en este estudio (ver Material y Métodos); (2) Patagonia; (3) SALMA "Colloncurensis" para MARSHALL (1990). En este estudio se sigue la propuesta de ORTIZ JAUREGUIZAR *et al.* (1993) y VUCETICH *et al.* (1993), para quienes la SALMA Friasense comprende tres faunas (de la más antigua a la más moderna, Friasense *sensu stricto*, Colloncurensis y Mayoense) las cuales podrían ser equivalentes a sendas "Subedades-mamífero".

Table 1.- Species of the family Abderitidae, its acronymous and its geographic and chronological distribution. (1) Not considered in this paper (see Material y Métodos); (2) Patagonia; (3) "Colluncuran" SALMA of MARSHALL (1990). This paper following the proposal of ORTIZ JAUREGUIZAR *et al.* (1993) and VUCETICH *et al.* (1993), who concluded that the Friasian SALMA includes three faunas (from the oldest to the youngest, Friasian *sensu stricto*, Colluncuran, and Mayoan), each one could be equivalent to Land-mammal Subages.

CARÁCTER

1. Forma de la rama mandibular
2. Estructura del p3
3. Tamaño del talónido del m1
4. Número de denticulos en el trigónido del m1
5. Diastema entre p2-p3
6. Forma de los m2-4
7. Grado de diferenciación de los trigónidos y talónidos en los m2-3
8. Número de cúspides en el talónido de los m2-3
9. Tamaño (como ln de la superficie del m2)
10. P3 con denticulos
11. Cúspides labiales en los M2-3
12. Desarrollo de los lófos y lófidos en los M2-4 y m2-4
13. Desarrollo de las crestas labiales en los M2-3
14. Relación ancho/largo del m2
15. Relación largo del m4/largo del m3

ESTADOS Y CODIFICACIÓN

- relativamente grácil (1)- robusta (2)
- grande, birradiculado y cortante (1)- pequeño, estiliforme, unirradiculado y alojado en una cavidad del m1 (2)
- normal (1)- muy reducido (2)
- dos (1) - tres (2)- seis (3)
- ausente (0)- presente (1)
- largos y estrechos (1)- cortos y anchos (2)
- diferenciados (1)- medianamente diferenciados (2)- escasamente diferenciados (3)
- menos de cuatro (1)- cuatro o más (2)
- ausente (0)- presente (1)
- no reducidas (1)- reducidas (2)
- poco desarrollados (1)- muy desarrollados (2)
- bien desarrolladas (1)- poco desarrolladas (2)- ausentes (3)

Tabla 2.- Lista de los caracteres utilizados en el análisis multivariado, con sus correspondientes estados y codificación.

Table 2.- List of the characters used in the multivariate analysis, with its corresponding states and codification.

ostensible al existir superposición entre los rangos de variación de ciertas medidas que permiten diferenciar especies de un mismo género, cuando se las confronta con especies de otros géneros (véase Tabla 3). Esto oscurece la potencial señal filogenética de dichos caracteres.

De acuerdo con KITCHING *et al.* (1998) en los análisis cladísticos existe una escala de preferencias que va desde los caracteres cualitativos que representan diferencias claramente perceptibles y que prueban ser homologías robustas, a las variables cuantitativas que requieren un importante grado de manipulación a fin de extraer de ellos una potencial señal filogenética. De tal modo, en la gran mayoría de los análisis cladísticos son los caracteres cualitativos y no los cuantitativos aquellos que delimitan grupos sin ambigüedades (para más detalles acerca de la problemática de los caracteres cuantitativos en cladística, véase ARCHIE, 1985; PIMENTEL & RIGGINS, 1987; BAUM, 1988; CHAPPIL, 1989; THIELE, 1993; ZELDTICH *et al.*, 1993).

Se utilizaron las siete especies reconocidas para la subfamilia (véase MARSHALL 1976, 1980, 1990;

DUMONT & BOWN, 1997; DUMONT *et al.*, 2000), más dos especímenes (MACN 52-375b y MLP 68-I-17-205) referidos por MARSHALL (1976, 1980) como *Parabderites* sp. De este modo, se contó con ocho OTUs (Tabla 1). Es necesario destacar que no se incluyó en este estudio el espécimen MLP 68-I-17-210, referido por MARSHALL & PASCUAL (1977) y por MARSHALL (1976, 1980) como *Abderites* sp, debido a que del mismo sólo persisten los alvéolos de los cuatro dientes vestigiales sobre el diastema y las raíces de los p3-m3. A pesar de esto, en la Discusión será considerado a fin de examinar críticamente el esquema de relaciones propuesto por MARSHALL (1976: 70, 72, 84 y Fig. 12).

1.2. Caracteres

Para cada una de las ocho OTUs se registraron dieciséis caracteres mandibulares y dentarios, de los cuales once fueron cualitativos y cinco cuantitativos (Tabla 2). En aquellos casos en los que no se pudo contar con el material, los caracteres fueron obtenidos de las descripciones y/o ilustraciones dadas por

diversos autores (e. g., SIMPSON, 1932; KRAGLIEVICH, 1953; MARSHALL, 1976, 1980, 1990; DUMONT & BOWN, 1997; DUMONT *et al.*, 2000).

Siguiendo el criterio clasificatorio propuesto por CRISCI & LÓPEZ ARMENGOL (1983), de los once caracteres cualitativos, dos (5 y 10) son doble estado presencia-ausencia; siete (1,2,3,6,8,11 y 12) doble estado excluyentes y dos (7 y 13) multiestado con secuencia lógica (Tabla 2). Los caracteres doble estado presencia-ausencia se codificaron con un 0 (ausencia) o un 1 (presencia); los doble estado excluyentes con un 1 ó un 2 y los multiestado con secuencia lógica con 1, 2 y 3. De los cinco caracteres cuantitativos, uno (4) es discontinuo, en tanto que los cuatro restantes (9,14,15 y 16) son continuos (Tabla 2). El carácter cuantitativo discontinuo fue codificado con 1, 2 y 3, en tanto que ninguno de los caracteres cuantitativos continuos fueron codificados.

Finalmente, debe señalarse que cuando el estado de conservación del material no permitió establecer el valor del estado de un carácter, se consignó al mismo como "no comparable", reconociéndoselo en la MBD con un "9" (Tabla 3). Esto implica la exclusión de esos caracteres del proceso de cálculo.

1.3. Obtención y procesamiento de la MBD

Los datos registrados fueron volcados en una MBD de 8 OTUs por 16 caracteres (Tabla 3). Para

determinar las relaciones de similitud interespecífica de los Abderitidae se utilizó el sistema de programas NTSYS PC, versión 2.0 (ROHLF, 1997). El trabajo de computación fue llevado a cabo en un ordenador IBM PC compatible con un procesador Intel Pentium III(R) 750 Mh, perteneciente al Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE) de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata.

El primer paso consistió en centrar y estandarizar la MBD por caracteres con el programa "STAND", a fin de eliminar el peso diferencial que sobre las relaciones de similitud pudiesen ejercer las diferentes dimensiones de los mismos. Para ello se calculó la media aritmética y la desviación estándar de cada uno de los 16 caracteres. Posteriormente, fue calculado el valor estandarizado de cada carácter para cada uno de las OTUs restando al valor de la MBD la media aritmética del carácter. Este resultado fue dividido luego por la desviación estándar, volcándose los resultados en una MBDS. A partir de la MBDS se analizaron las relaciones fenéticas entre las OTUs por medio de fenogramas, un análisis de componentes principales (ACP) y un árbol valuado mínimo (MST).

En el caso de los fenogramas, se cuantificó la similitud entre cada par posible de OTUs mediante el coeficiente de distancia "Squared Euclidean Distance", empleándose el programa "SIMINT". De este modo, a partir de la MBDS se construyó una MSO de

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
OUTG ⁽¹⁾	0	0	0	0	0	0	0	0	9 ⁽²⁾	0	0	0	0	9 ⁽²⁾	9 ⁽²⁾	9 ⁽²⁾
ABMER	2	2	2	3	0	2	3	1	1,93	0	1	2	2	0,73	0,70	0,45
ABPRI	2	2	2	3	0	2	3	1	2,47	0	1	9 ⁽²⁾	9 ⁽²⁾	0,67	9 ⁽²⁾	9 ⁽²⁾
PIMIN	2	2	2	2	9 ⁽²⁾	2	3	2	0,63	0	1	1	1	0,83	9 ⁽²⁾	9 ⁽²⁾
PIROT	2	2	2	2	9 ⁽²⁾	2	2	2	0,99	0	1	2	1	0,72	9 ⁽²⁾	9 ⁽²⁾
PICHE	2	2	2	2	9 ⁽²⁾	2	3	2	1,27	0	1	9 ⁽²⁾	9 ⁽²⁾	0,81	9 ⁽²⁾	0,45
PABIC	1	1	1	1	1	1	1	2	2,09	1	2	1	3	0,66	0,61	0,56
PAMIN	1	1	1	2	1	1	1	2	1,03	0	2	1	3	0,70	9	0,48
PASP	1	1	1	9 ⁽²⁾	1	1	1	2	1,61	9 ⁽²⁾	2	1	3	0,61	9 ⁽²⁾	9 ⁽²⁾

Tabla 3.- MBD que muestra la distribución de los estados de los caracteres utilizados en el análisis multivariado de las ocho especies de Abderitidae. (1) Esta OTU sólo fue considerada para la construcción del NJM. (2) El valor "9" indica que en ese taxón el valor del estado del carácter no pudo ser establecido a causa del estado de conservación del material. Esto implica que para ese taxón dicho carácter fue excluido del cálculo de los índices de similitud.

Table 3.- MBD that shows the distribution of the character states used in the multivariate analysis of the eight Abderitidae species. (1) This OTU was used exclusively in the calculation of the NJM. (2) The value "9" indicates that in that taxon the value of the character state was not calculated due to the preservation state of the specimen. Consequently, for that taxon the character was excluded of the calculation of the similarity indices.

distancia. A partir de esta MSO se obtuvo la representación de la similitud entre la totalidad de las OTUs por medio de un fenograma, utilizándose para ello el método de los ligamientos promedios no ponderados (UPGMA). Esto fue realizado con el programa "SAHN", empleándose la opción "FIND" a los efectos de obtener todos los fenogramas posibles cuando se registran empates en la MSO (hecho que no se produjo). La distorsión existente entre el fenograma y la MSO de la cual derivó se calculó mediante el CCC con el programa "MXCOMP", tomándose como indicadores de escasa distorsión aquellos valores iguales o mayores que 0,80 (véase SNEATH & SOKAL, 1973; CRISCI & LÓPEZ ARMENGOL, 1983; SOKAL, 1986).

Para determinar la influencia que el tamaño pudiese ejercer sobre los agrupamientos de las OTUs se calcularon otros dos coeficientes de distancia, denominados "coeficiente de forma" y "coeficiente de tamaño" (PENROSE, 1954), los cuales eliminan, respectivamente, la influencia de la forma y de la talla del valor de similitud obtenido a partir del coeficiente de distancias euclidianas cuadráticas. Los resultados fueron volcados en sendos fenogramas, obtenidos a partir del método UPGMA. La distorsión existente entre cada fenograma y la MSO de la cual derivó se calculó mediante el CCC con el programa "MXCOMP".

A fin de representar las relaciones de similitud entre las OTUs por medio de un ACP, a partir de la MBDS se obtuvo una MSC por medio del coeficiente de correlación de Pearson (r), empleándose para ello el programa "SIMINT". El ACP fue realizado sobre la MSC, extrayéndose los correspondientes eigenvalores y eigenvectores con el programa "EIGEN". Los tres primeros eigenvectores (ejes) fueron retenidos para calcular posteriormente la proyección de las OTUs en el espacio tridimensional por ellos delimitado, mediante el programa "PROJ". Con la finalidad de evaluar la eficiencia de las representaciones gráficas, se calcularon las distancias entre todos los pares posibles de OTUs en el espacio factorial por medio del coeficiente "Squared Euclidean Distance" del programa "SIMINT", volcándose los resultados en una matriz de similitud. Utilizando el programa "MXCOMP", esta matriz fue comparada con la MSO de distancia obtenida anteriormente por medio del CCC. La representación tridimensional de las OTUs en los espacios delimitados por los tres eigenvectores fue realizada con el programa "MOD3D".

El MST se obtuvo a partir de la MSO de distancia entre OTUs por medio del programa "MST" (véase SNEATH & SOKAL, 1973.; CRISCI, 1974; CRISCI & LÓPEZ ARMENGOL, 1983; ROHLF, 1997). El MST fue también sobreimpreso en el gráfico tridimensional del ACP, a fin de detectar distorsiones locales, *i.e.*, pares de OTUs que aparecen cercanas en la representación gráfica, pero que en realidad se encuentran alejadas si se considerasen otras dimensiones (véase ROHLF, 1970).

Para realizar una aproximación a la historia filogenética de la familia, se obtuvo un árbol filogenético empleando el método denominado NJM (SAITOU & NEI, 1987), utilizando para ello el programa "NJOIN". Con este algoritmo heurístico es posible, a partir de una matriz de distancia entre OTUs, obtener uno o más árboles que usualmente no son los más cortos pero que se hallan muy próximos a dicho árbol. De acuerdo con KIM *et al.* (1993) este método es más apropiado que el UPGMA para obtener árboles que reflejen la filogenia del grupo bajo estudio. Un ejemplo de la aplicación del NJM en paleontología con una problemática similar a la aquí considerada puede verse en ALBERDI *et al.* (1998).

Dado que el NJM produce como resultado un grafo carente de raíz, para enraizarlo existen dos alternativas. La primera, denominada "Midpoint", establece la raíz del árbol en el punto medio de la distancia existente entre las dos OTUs que se hallan a mayor distancia en el grafo. Este método es preferible cuando se sospecha que la tasa de divergencia evolutiva es constante. Como hasta la fecha se desconoce el valor de esta tasa en los Abderitidae, en este trabajo se ha preferido utilizar la otra alternativa de enraizamiento, denominada "Outgroup". Para ello se adicionó a la MBD una nueva OTU hipotética denominada OUTG (Tabla 3). Al igual que en un análisis cladístico, los estados de los caracteres de esta OTU fueron determinados a partir de la comparación con su grupo hermano, que en este caso lo constituyen los Palaeothentidae (MARSHALL, 1980). Asimismo, cuando el valor de los estados no pudo estimarse de este modo, se buscó el estado plesiomorfo empleando como segundo grupo externo a los Caenolestidae. Los estados de los caracteres 9, 14, 15 y 16 se consideraron como "no comparables" en la OTU hipotética, ya que representan la masa corporal y las relaciones entre los largos y los anchos dentarios que caracterizan a las distintas especies de la familia y no pueden estimarse con certeza sus valores en el grupo externo.

Para más detalles acerca de las técnicas utilizadas, véase SNEATH & SOKAL (1973); CRISCI & LÓPEZ ARMENGOL (1983); SOKAL (1986), SAITOU & NEI (1987); STUDIER & KEPPLER (1988); REYMENT (1991) y ROHLF (1997). Para más detalles acerca del programa de computación utilizado, véase ROHLF (1997) y CRISCI *et al.* (1994).

2. MASA CORPORAL

El tamaño corporal es uno de los parámetros más importantes para la estimación de la ecología animal (*e.g.*, VAN VALEN, 1973; SCHMIDT-NIELSEN, 1975; MILTON & MAY, 1976; FLEAGLE & MITTERMEIER, 1980). En este estudio, el tamaño corporal se ha estimado a partir del logaritmo natural de la superficie oclusal de los m2, siguiendo los criterios señalados por GINGERICH *et al.* (1982), GINGERICH & SMITH (1984), ORTIZ JAUREGUIZAR & PASCUAL (1988), ORTIZ JAUREGUIZAR (1990) y DUMMONT *et al.* (2000).

Con la finalidad de confrontar los cambios en la masa corporal de los Abderitidae con aquellos de los restantes marsupiales sudamericanos con similares requerimientos ecológicos, también serán considerados en este estudio los Polydolopidae y Palaeothentidae. Para una revisión sistemática de estos grupos, véanse, respectivamente, MARSHALL (1982) y BOWN & FLEAGLE (1993).

Los datos han sido tomados de MARSHALL (1980, 1982, 1990); DUMONT & BOWN (1997) y DUMMONT *et al.* (2000).

RESULTADOS

1. ANÁLISIS MULTIVARIADO

1.1. Fenograma de distancia (distancias euclidianas cuadráticas) entre OTUs

Se observan dos grupos, reunidos a bajo nivel de similitud (Fig. 2a): (A) formado por *Parabderites minusculus*, *P. bicrispatus* y *P. sp.*; y (B) formado por *Abderites pristinus*, *A. meridionalis*, *Pitheculites minimus*, *P. chenche* y *P. rothi*.

Dentro del grupo (A) se reconocen dos subgrupos: (A.1) formado por *Parabderites minusculus*; y (A.2) formado por *P. bicrispatus* y *Parabderites sp.* Dentro del grupo (B) se reconocen dos subgrupos: (B.1) formado por *Abderites pristinus* y *A. meridionalis*; y (B.2) formado por *Pitheculites minimus*, *P. chenche* y *P. rothi*. En el subgrupo (B.2) se recono-

cen dos conjuntos, (B.2.1) formado por *Pitheculites minimus*, y *P. chenche*; y (B.2.2) formado por *P. rothi*. El CCC alcanzó un valor de 0,94520.

1.2. Fenograma de distancia (coeficiente de forma) entre OTUs

Se obtuvieron los mismos agrupamientos que en el fenograma de distancias euclidianas (Fig. 2a). El CCC alcanzó un valor de 0,90348

1.3. Fenograma de distancia (coeficiente de tamaño) entre OTUs

Se observan dos grupos, reunidos a bajo valor de similitud (Fig. 2b): (C) formado por *Abderites pristi-*

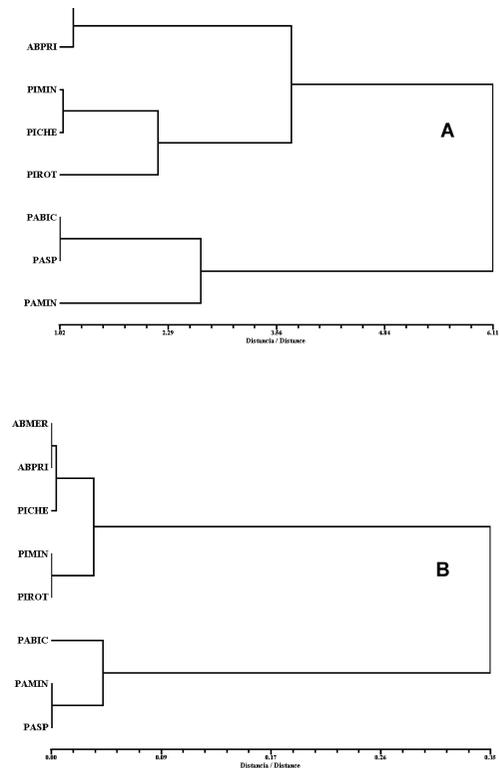


Figura 2.- Fenogramas (UPGMA) que muestran las relaciones de similitud existentes entre las ocho OTUs. (A) Topología obtenida a partir de los índices de distancias euclidianas cuadráticas (CCC = 0,94520) y de forma de Penrose (CCC = 0,90348). (B) Topología obtenida a partir del coeficiente de tamaño de Penrose (CCC = 0,6975).

Figure 2.- Phenograms (UPGMA) that show the similarity relationships among the eight OTUs. (A) Topology obtained using square Euclidean distance index (CCC = 0.94520) and the Penrose's shape index (CCC = 0.90348). (B) Topology obtained using the Penrose's size index (CCC = 0.6975).

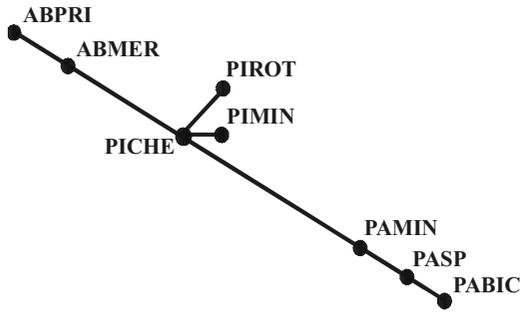


Figura 3.- Árbol valuado mínimo (MST) que muestra las relaciones de similitud entre las ocho OTUs.
 Figure 3.- Minimum length spanning tree (MST) that shows the similarity relationships among the eight OTUs.

nus, *A. meridionalis*, *Pitheculites chenche*, *P. minimus* y *P. rothi*; y (D) formado por *Parabderites minusculus*, *P. bicrispatus* y *Parabderites* sp.

Dentro del grupo (C) se reconocen dos subgrupos: (C.1) formado por *Abderites pristinus*, *A. meridionalis* y *Pitheculites chenche*; y (C.2) formado por *Pitheculites minimus* y *P. rothi*. En el subgrupo (C.1) se reconocen dos conjuntos, (C.1.1) formado por *Abderites pristinus* y *A. meridionalis*; y (C.1.2.) formado por *Pitheculites chenche*. Por su parte, en el grupo (D) se reconocen dos subgrupos: (D.1) formado por *Parabderites minusculus*; y (D.2) formado por *P. bicrispatus* y *Parabderites* sp. El CCC alcanzó un valor de 0,6975.

1.4. Árbol de distancias mínimas (MST)

Se observan 2 grupos (Fig. 3): (E) formado por *Parabderites minusculus*, *Parabderites* sp. y *P. bicrispatus*; y (F) formado por *Abderites meridionalis*, *A. pristinus*, *Pitheculites rothi*, *P. chenche* y *P. minimus*. Dentro del grupo (E) *Parabderites* sp. presenta una similitud mayor con *P. bicrispatus* que con *P. minusculus*. Por su parte, dentro del grupo (F) se diferencian dos subgrupos: (F.1) formado por *Abderites meridionalis* y *A. pristinus*; y (F.2) formado por *Pitheculites rothi*, *P. chenche* y *P. minimus*. Dentro del subgrupo (F.2) se observa que *Pitheculites chenche* presenta mayor similitud con *P. minimus* que con *P. rothi*. Finalmente, se aprecia que: (1) los géneros *Abderites* y *Pitheculites* se relacionan a través de *A. meridionalis* y *P. chenche*; y (2) los géneros *Pitheculites* y *Parabderites* se vinculan a través de *Pitheculites chenche* y *Parabderites minusculus*.

1.5. Análisis de componentes principales (ACP)

En la representación tridimensional I-II-III, que representa el 100 % de la variación total (Fig. 4), se reconocen dos grupos claramente diferenciados a lo largo del componente I: (G) formado por *Parabderites bicrispatus*, *Parabderites* sp y *P. minusculus*; y (H) formado por *Pitheculites rothi*, *P. minimus*, *P. chenche*, *Abderites pristinus*, *A. crispus* y *A. meridionalis*. Por su parte, a lo largo del componente II es posible reconocer dos subgrupos dentro del grupo H: (H.1) compuesto por *Pitheculites rothi*, *P. minimus* y *P. chenche*; y (H.2) compuesto por *Abderites pristinus*, *A. crispus*, y *A. meridionalis*.

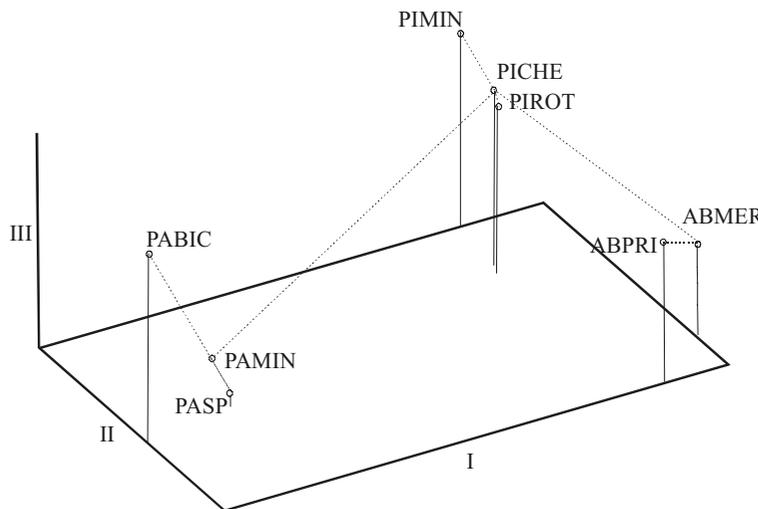


Figura 4.- Distribución de las ocho OTUs en el espacio tridimensional delimitado por los componentes principales I-II-III(1). CCC = 0,96082; porcentaje de la varianza = 100 %. (1) A fin de estimar la distorsión de la representación gráfica se ha superpuesto (líneas punteadas) el MST (Fig. 3).

Figure 4.- Distribution of the eight OTUs in the tridimensional space delimited by the principal components I-II-III(1). CCC = 0.96082; variance percentage = 100 %. (1) The MST (dotted lines; see Fig. 3) was superimposed to estimate the distortion of the graphic representation.

CP	Carácter	Eigen valor	% de contribución	% Acumulado
I	15. Relación largo del m4/largo del m3	1,1185	74,86	74,86
	5. Diastema entre p2-p3	-1,0141		
	1. Forma de la rama mandibular	0,9690		
	2. Estructura del p3	0,9690		
	3. Tamaño del talónido del m1	0,9690		
	6. Forma de los m2-4	0,9690		
	8. Número de cúspides en el talónido de los M2-3	-0,9690		
	7. Grado de diferenciación de los trigónidos y talónidos en los m2-3	0,9324		
II	9. Tamaño (como ln de la superficie del m2)	-1,0501	18,34	93,20
	8. Número de cúspides en el talónido de los m2-3	0,7714		
	14. Relación ancho/largo del m2	0,6228		
	5. Diastema entre p2-p3	0,4955		
	4. Número de denticulos en el trigónido del m1	-0,4665		
III	4. Número de denticulos en el trigónido del m1	-0,4692	8,78	100
	10. P3 con denticulos	0,4645		
	15. Relación largo del m4/largo del m3	-0,3879		
	16. Relación ancho/largo del m1	0,3867		
	9. Tamaño (como ln de la superficie del m2)	0,3460		
	8. Número de cúspides en el talónido de los m2-3	0,3144		

Tabla 4.- Caracteres con mayor valor de contribución al ACP (con su correspondiente eigen-valor) y porcentaje de la varianza representado por cada componente y por el gráfico tridimensional I-II-III (Fig. 4).

Table 4.- Characters with the ACP highest contribution value (with its corresponding eigen-value) and variance percentage represented by each principal component and for the tridimensional graphic I-II-III (Fig. 4).

nus y *A. meridionalis*. Los caracteres que más contribuyen a los tres componentes y el porcentaje de la varianza representado en cada uno de ellos se muestran en la Tabla 4.

El CCC alcanzó un valor de 0,96082. La superposición del árbol valuado mínimo (véase Fig. 3) muestra que la distorsión local entre las OTUs es muy escasa, consecuencia de las leves distorsiones observadas dentro de los géneros *Pitheculithes* y *Parabderites*.

1.6. Árbol filogenético (NJM)

En el "ingroup" se observan los mismos agrupamientos (Fig. 5) que en el fenograma de distancias euclidianas cuadráticas (Fig. 2a).

2. MASA CORPORAL

Como se observa en la Tabla 5 y la Fig. 6, los Abderitidae, Palaeothentidae y Polydolopidae muestran un patrón coincidente, fundamentalmente en el rango comprendido entre los 40 y los 800 g. La mayor diversidad de los Abderitidae se registra en el intervalo comprendido entre 0 y 99 g (4 especies), seguida por la diversidad observada en los intervalos 100-199 g y 400-499 g (2 especies en cada uno). La mayor diversidad de los Palaeothentidae se registra en el intervalo 100-199 g (7 especies), seguida por la diversidad alcanzada en los intervalos 0-99 g (4 especies) y 200-299 g (3 especies). Finalmente, la mayor diversidad de los Polydolopidae se registra en el intervalo 300-399 g (2 especies).

DISCUSION

1. SISTEMÁTICA Y RELACIONES DE SIMILITUD

Los resultados obtenidos (Figs. 2-5) corroboran los agrupamientos supraespecíficos propuestos por MARSHALL *et al.* (1989), *i.e.*, las subfamilias Abderitinae (compuesta por los géneros *Abderites* y *Pitheculites*) y Parabderitinae (compuesta por el género *Parabderites*). Con las correspondientes adecuaciones, estos agrupamientos coinciden también con aquéllos propuestos por MARSHALL (1976, 1980). Asimismo, el NJM (Fig. 5) apoya la monofilia de dichos agrupamientos.

A pesar de las coincidencias arriba mencionadas, existen no obstante ciertas discrepancias en lo que concierne a las relaciones intra e intergenéricas propuestas por MARSHALL (1976, 1980), las que se discuten en los apartados siguientes.

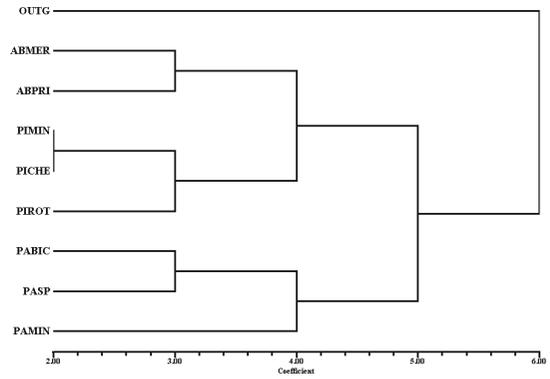


Figura 5.- Representación gráfica de las relaciones filogenéticas de las ocho OTUs a partir del uso del "Neighbor-joining method" (NJM).

Figure 5.- Graphic representation of the phylogenetic relationships of the eight OTUs based on the Neighbor-joining method (NJM).

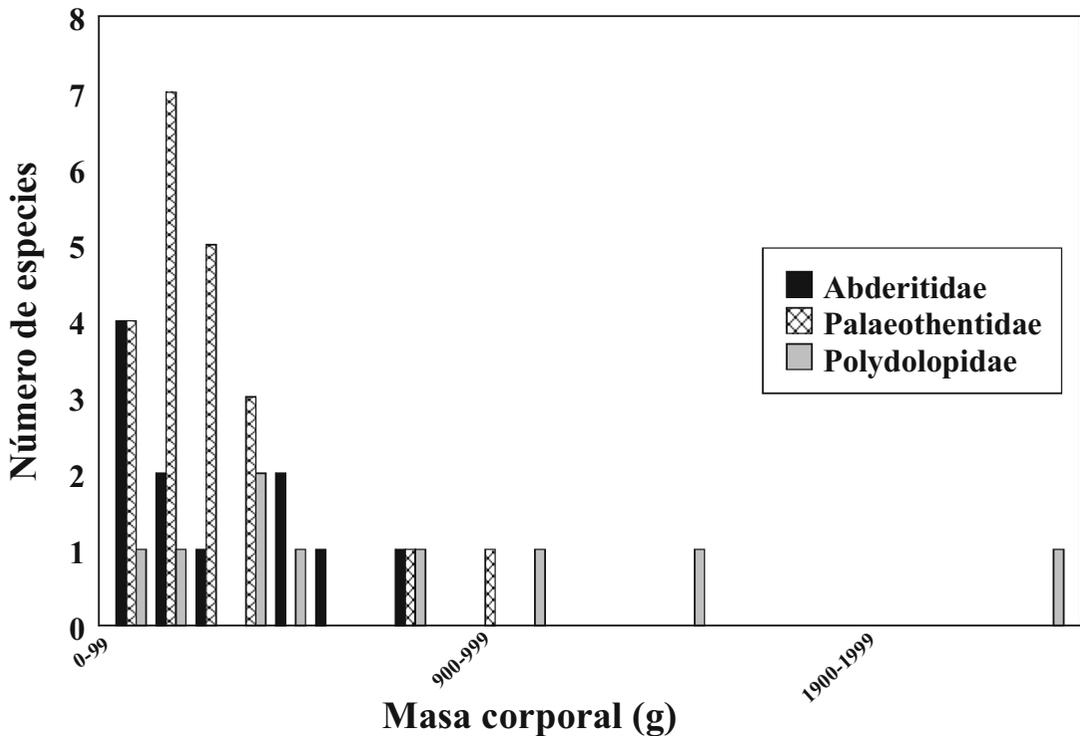


Figura 6.- Distribución del tamaño corporal de las especies de Abderitidae, Palaeothentidae y Polydolopidae. Cada marca en el eje de las absisas representa un intervalo de 100 g

Figure 6.- Body size distribution of the species of Abderitidae, Palaeothentidae, and Polydolopidae. Each dash on the edge of the absisses represents a 100 g interval.

TAXONES	X	Ln X	Ln Y	Y
ABDERITIDAE				
<i>Parabderites minusculus</i>	2,80	1,030	4,198	66,553
<i>P. bicrispatus</i>	8,05	2,086	6,022	412,403
<i>Parabderites sp</i>	5,04	1,617	5,212	183,461
<i>Abderites pristinus</i>	11,76	2,465	6,676	793,140
<i>A. meridionalis</i> (Colhuehuapense)	6,01	1,793	5,516	248,639
<i>A. meridionalis</i> (Santacrucense)	8,04	2,084	6,019	411,167
<i>A. meridionalis</i> (Friasense)	9,21	2,220	6,253	519,569
<i>Pitheculithes minimus</i> (Colhuehuapense)	1,875	0,629	3,611	37,003
<i>P. minimus</i> (Santacrucense)	1,54	0,432	3,165	23,689
<i>P. chenche</i>	3,57	1,273	4,618	101,291
<i>P. rothi</i>	2,34	0,850	3,887	48,764
PALAEOThENTIDAE				
<i>Hondathentes cazador</i>	3,68	1,303	4,669	106,621
<i>Acdestis lemairei</i>	5,13	1,635	5,243	189,237
<i>A. owenii</i>	6,71	1,904	5,707	300,967
<i>Acdestoides praecursor</i>	6,60	1,887	5,678	292,364
<i>Acdestodon bonapartei</i>	6,09	1,807	5,540	254,678
<i>Trelewthentes rothi</i>	5,66	1,733	5,412	224,080
<i>Carlothentes chubutensis</i>	13,2	2,580	6,875	967,775
<i>Palaeothentes aratae</i>	11,34	2,428	6,612	743,970
<i>P. intermedius</i> (Santacrucense)	4,67	1,541	5,080	160,774
<i>P. intermedius</i> (Friasense)	4,655	1,538	5,075	159,976
<i>P. lemoinei</i> (Santacrucense)	7,18	1,971	5,823	337,985
<i>P. lemoinei</i> (Friasense)	7,82	2,057	5,971	391,856
<i>P. marshalli</i>	4,34	1,468	4,954	141,741
<i>P. migueli</i>	2,49	0,912	3,994	54,272
<i>P. minutus</i> (Santacrucense)	3,06	1,118	5,468	236,986
<i>P. minutus</i> (Friasense)	2,34	0,85	3,887	48,774
<i>P. pascuali</i>	2,25	0,811	3,820	45,604
<i>P. primus</i>	5,20	1,649	5,267	193,834
<i>Pilchenia lucina</i>	6,09	1,807	5,540	254,678
<i>Propalaeothentes hatchery</i>	3,15	1,147	4,400	81,451
<i>P. lepidus</i>	4,30	1,459	4,939	139,631
POLYDOLOPIDAE				
<i>Epidolops ameghinoi</i>	7,10	1,960	5,804	331,623
<i>Polydolops clavulus</i>	3,06	1,118	4,350	77,479
<i>P. kameksen</i>	4,60	1,526	5,054	156,648
<i>P. rothi</i>	7,00	1,946	5,780	323,759
<i>P. serra</i>	8,06	2,087	6,023	412,815
<i>P. thomasi</i>	11,34	2,428	6,612	743,970
<i>P. mayoi</i>	16,65	2,812	7,275	1443,751
<i>Amphidolops serrula</i>	14,00	2,639	6,977	1071,698
<i>Eudolops tetragonus</i>	22,12	3,096	7,766	2359,016

Tabla 5.- Masa corporal estimada (Y) de las especies de Abderitidae, Palaeothentidae y Polydolopidae, basada en la ecuación $\text{Ln } Y = 1,727 \text{ Ln } X + 2,419$ obtenida por DUMONT *et al.* (2000) utilizando la superficie oclusal (en mm^2) de los m2 como variable independiente (X).

Table 5.- Estimated body mass (Y) of the Abderitidae, Palaeothentidae, and Polydolopidae species, based on the equation $\text{Ln } Y = 1.727 \text{ Ln } X + 2.419$ obtained by DUMONT *et al.* (2000) using the m2 occlusion surface (in mm^2) as independent variable (X).

1.1. Relaciones intragenéricas en *Abderites*

En su revisión de 1976, MARSHALL (Fig. 12: 84) postuló que el espécimen de la SALMA Santacrucense *Abderites* sp (MLP 68-I-17-210) estaba vinculado con "*A. crispus*" y, particularmente, con *A. meridionalis*, aunque no especificó los caracteres que justificaban esta inferencia. Tal como se mencionó en Material y Métodos, de este espécimen no se poseen dientes sino sólo alvéolos y raíces, lo que imposibilita la asignación específica del mismo dado que las diagnósticas están basadas en medidas dentarias. En consecuencia, es imposible contrastar la hipótesis de relaciones propuesta por MARSHALL (1976). Sin embargo, habida cuenta de que recientemente DUMONT *et al.* (2000) concluyeron que, sobre la base del nuevo material exhumado en las Fm. Pinturas y Santa Cruz (SALMA Santacrucense) "*A. crispus*" es en realidad un sinónimo de *A. meridionalis*, es altamente probable que, como también lo señalan DUMONT *et al.* (2000), el espécimen MLP 68-I-17-210 corresponda realmente a la especie *A. meridionalis*.

1.2. Relaciones intragenéricas en *Pitheculites*

El hallazgo de *P. rothi* en capas de la SALMA Friasense en Chile (MARSHALL, 1990) y de *P. chenche* en capas de la SALMA Laventense de Colombia (DUMONT & BOWN, 1997) modificó la sistemática de este género, hasta entonces compuesto solamente por *P. minimus*, una especie registrada en capas de la SALMA Colhuehuapense en Argentina pero que recientemente también ha sido hallada en sedimentitas de la SALMA Santacrucense, también en Argentina (DUMONT *et al.*, 2000). Según MARSHALL (1990), todas las características de *P. rothi* indican que se trata de una especie morfológicamente menos derivada que *P. minimus*. Esta conclusión fue aceptada por DUMONT & BOWN (1997), quienes señalaron además que *P. chenche* también derivaría de *P. rothi*, aunque no podían indicar cual de las dos especies (*i.e.*, *P. minimus* o *P. chenche*) era más avanzada.

Los resultados obtenidos en este estudio (Figs. 2-5) confirman la validez de las tres especies. Las principales diferencias entre las mismas radican en los caracteres 7, 9, 12, y 14 (Tablas 2 y 3), aunque debe destacarse que tanto *P. chenche* como *P. rothi* muestran una gran cantidad de "no comparables", lo que no permite una gran precisión a la hora de evaluar sus similitudes y diferencias, entre sí y con *P. minimus*. De todos modos, con la información disponible los

resultados sugieren que *P. minimus* y *P. chenche* están más relacionadas entre sí que con *P. rothi*. En este sentido, el NJM (Fig. 5) sugiere que las tres especies forman un grupo monofilético y que, dentro del mismo, *P. chenche* y *P. minimus* forman otro agrupamiento monofilético. Sobre la base de estos resultados, la hipótesis de relaciones filogenéticas de DUMONT & BOWN (1997) queda refutada, ya que ni *P. minimus* ni *P. chenche* derivan de *P. rothi*, que no es su ancestro sino su grupo hermano.

1.3. Relaciones entre *Abderites* y *Pitheculites*

Tal como se mencionó en Resultados, las Figs. 2-4 muestran que las especies de *Pitheculithes* se relacionan más estrechamente con las especies de *Abderites* que con las de *Parabderites*. Esta vinculación está sustentada fundamentalmente por los caracteres 1, 2, 3, 6 y 11 (Tablas 2 y 3). Los resultados del NJM (Fig. 5) apoyan esta relación, al indicar que ambos géneros conforman un grupo monofilético. Por su parte, las diferencias entre los integrantes de ambos géneros son debidas principalmente a los caracteres 4 y 8 (Tablas 2 y 3).

Un aspecto que debe destacarse es que al descomponer los valores de similitud que brinda el coeficiente de distancia "Squared Euclidean Distance" (Fig. 2a) y considerar por separado la influencia de la forma y el tamaño utilizando los coeficientes de Penrose (Fig. 2a y 2b) se observa que el tamaño distorsiona las relaciones de similitud entre las especies de los géneros *Abderites* y *Pitheculites*, dado que *Pitheculites chenche* se separa de las otras dos especies del género y forma un grupo con las dos especies de *Abderites* (*i.e.*, *A. pristinus* y *A. meridionalis*). Este resultado refuerza la decisión de no realizar un análisis cladístico utilizando los caracteres cuantitativos continuos (véase Material y método, 1.1. Unidades de estudio) dado que el tamaño oscurece las correctas señales filogenéticas que brinda la forma.

MARSHALL (1976: 83) sostuvo que *Pitheculites* se vincula con las especies de *Abderites* a través de *P. minimus* y "*A. crispus*". Con el descubrimiento de las dos nuevas especies de *Pitheculithes* (*P. rothi* y *P. chenche*) y el pase a sinonimia de "*A. crispus*" (actualmente un sinónimo de *A. meridionalis*, véase más arriba) el MST (Fig. 4) indica que las especies más similares de ambos géneros son *P. chenche* y *A. meridionalis*. Esta relación se sustenta fundamentalmente en los caracteres 9 y 16 (Tablas 2 y 3).

1.4. Relaciones intragenéricas en *Parabderites*

Como se observa en las Figs. 2-4, la mayor similitud morfológica se registra entre *P. bicrispatus* (SALMA Colhuehuapense) y *Parabderites* sp (SALMA Santacrucense). Esta mayor afinidad está soportada por los caracteres 9 y 14 (Tabla 3). Tal como ocurriese con las especies de *Abderites*, también aquí hay que tomar en cuenta el número de "no comparables" que presenta *Parabderites* sp. En efecto, mientras que para establecer el valor de similitud existente entre *P. minusculus* y *P. bicrispatus* intervienen quince de los dieciséis caracteres considerados, cuando se realizan las comparaciones con *Parabderites* sp sólo se emplean doce (Tabla 3), dos de los cuales (*i. e.*, 4 y 10) son de suma importancia para la delimitación entre *P. bicrispatus* y *P. minusculus* (Tabla 3). De este modo, las relaciones de similitud resultantes deben ser admitidas con cautela.

Con referencia a las relaciones de similitud entre los integrantes del género *Parabderites*, MARSHALL (1976: 83) señaló que: 1) no existen caracteres morfológicos que excluyan a *P. minusculus* como un posible ancestro de *P. bicrispatus*, estando involucrados en el cambio entre una y otra especie el incremento del tamaño, el desarrollo de los denticulos sobre el p3, y la posición más vertical del p3 y del trigónido del m1; 2) a pesar de que los molares de *Parabderites* sp. poseen un tamaño intermedio entre los de *P. minusculus* y los de *P. bicrispatus*, aquella no puede ser considerada una forma filogenéticamente intermedia entre las dos últimas por hallarse en niveles cronológicamente más jóvenes que los portadores de *P. bicrispatus*; y 3) la población de *Parabderites* sp. pudo haber evolucionado directamente de una forma similar a *P. minusculus*, o de una población post-*P. minusculus* pre-*P. bicrispatus*. Estas conclusiones fueron reafirmadas por el mismo autor en un trabajo posterior (MARSHALL, 1980).

Tomando en cuenta la ausencia de información relevante en *Parabderites* sp., el resultado del NJM (Fig. 5) sugiere que *P. bicrispatus* y *Parabderites* sp. forman un grupo monofilético, derivado con posterioridad a la separación de *P. minusculus* del ancestro común al género. Esto concuerda con el carácter "primitivo" que MARSHALL (1976) infirió para *P. minusculus*, aunque rechaza el carácter de ancestro de esta especie respecto de las otras dos, ya que se trata de su grupo hermano. En cuanto a las otras dos hipótesis de MARSHALL (1976, 1980) el NJM no se contraponen, aunque parece más probable la segunda

alternativa de la tercera hipótesis de MARSHALL (1976, 1980) que la primera. Por otra parte, el MST (Fig. 4) parece reflejar el carácter vinculante que dicho autor diera a *P. minusculus*, al mostrar el lugar "de nexa" que ocupa *P. minusculus* respecto de *P. bicrispatus* y *Parabderites* sp. Finalmente, es importante señalar que el hecho de que *Parabderites* sp. provenga de sedimentos más jóvenes que los portadores de *P. bicrispatus* no es en sí mismo un argumento de peso en contra de la relación ancestro-descendiente (segunda hipótesis de MARSHALL, 1976, 1980), ya que si se tratase de una especie distinta, es perfectamente posible que la especie ancestral haya sobrevivido a la derivada.

1.5. Relaciones entre *Parabderites* y *Abderites* + *Pitheculithes*

Tal como se observa en las Figs. 2-4, las especies de *Parabderites* están vinculadas con las de los dos géneros restantes a bajos valores de similitud. Esto obedece a las marcadas diferencias existentes a nivel de los caracteres 1,2,3,6,7 y 11 (Tablas 2 y 3). Estas diferencias hicieron que MARSHALL (1976: 85) plantease la posibilidad de que las especies de este género pudiesen ser incluidas en su subfamilia Palaeothentinae (ahora familia Palaeothentidae; véase MARSHALL *et al.*, 1989; BOWN & FLEAGLE, 1993) o ubicadas en una nueva subfamilia. En un trabajo posterior, luego de revisar a los "Palaeothentinae", MARSHALL (1980) concluyó que *Parabderites* debía ser mantenido dentro de la subfamilia Abderitinae (ahora Abderitidae), aunque en una tribu diferente, Parabderitini, de la que excluía a *Pitheculithes* y *Abderites*, los cuales integraban la tribu Abderitini. Posteriormente, MARSHALL *et al.* (1989) elevaron a los Abderitinae al rango de familia, en tanto que a las dos tribus las elevaron al de subfamilias, criterio que es seguido por los autores recientes (DUMONT & BOWN, 1997; ORTIZ JAUREGUIZAR, 1997; DUMONT *et al.*, 2000).

Como se observa en la Fig. 5, el NJM muestra con claridad que la familia Abderitidae es un grupo monofilético, por lo cual no hay ninguna razón que sustente la inclusión de *Parabderites* en los Palaeothentidae, como en su momento fuese propuesto por MARSHALL (1976). A su vez, estos mismos resultados sustentan la validez de la separación de las especies de este género en una subfamilia diferente a la monofilética que integran *Abderites* + *Pitheculithes*, propuesta por MARSHALL *et al.* (1989).

Como se aprecia en las Figs. 2-4, la vinculación entre *Parabderites* y los otros dos géneros se realiza por medio de *Parabderites minusculus-Pitheculites chenche*. Esta mayor similitud está sustentada fundamentalmente por los caracteres 4, 10 y 12 (Tabla 3).

2. PALEOECOLOGÍA Y EXTINCIÓN

2.1. Similitudes y diferencias ecológicas entre los Abderitidae, Palaeothenidae y Polydolopidae

Tal como se mencionase en la Introducción, el notable caso de convergencia (*i. e.*, en sentido amplio, la presencia de molariformes de tipo plagiulacoideo) entre grupos de mamíferos tan diversamente relacionados como los marsupiales, los multituberculados y los plesiadapiformes (Fig. 1) ha acicateado desde hace mucho tiempo la curiosidad de los paleontólogos. En particular, se ha hecho especial hincapié en la posible equivalencia de sus hábitos alimenticios, lo cual se tradujo en la formulación de diferentes hipótesis (para una revisión, véase SIMPSON, 1933; MARSHALL, 1980, 1982; KRAUSE, 1982, y la bibliografía por ellos citada). Trabajos sobre el comportamiento alimentario de los Burramyidae y Phalangeridae actuales (DIMPEL & CALABY, 1972; KAY & HYLANDER, 1978, respectivamente) indican que estos marsupiales poseen un régimen fundamentalmente insectívoro-frugívoro. Por medio de estudios sobre la mecánica masticatoria y las facetas de desgaste de los p4, se ha llegado a las mismas conclusiones en el caso del multituberculado paleoceno *Ptilodus* (KRAUSE, 1986).

ROSE (1975) señaló que la significación adaptativa de la dentición de tipo plagiulacoideo podría ser básicamente similar en los diferentes grupos que la poseen. Si bien la presencia de una convergencia morfológica no implica necesariamente la existencia de una convergencia ecológica y que la inferencia de la dieta no debería basarse en un único tipo de evidencia (véase EISEMBERG, 1978), en el caso de los fósiles suele ser imposible contrastar la información obtenida de una fuente (en este caso dientes) con otra (*e. g.*, estructura del estómago, véase HOFMANN Y STEWARD, 1972). De todos modos, las inferencias extraídas de una única fuente, aún sin ser inequívocas (véase KAY & HYLANDER, 1978) han demostrado ajustarse adecuadamente con los hábitos alimentarios de los mamíferos actuales (*e. g.*, WALKER *et al.*, 1978; JANIS, 1984, 1988; SOLOUNIAS *et al.*, 1988). Por consiguiente, en este trabajo se acepta que los Abde-

ritidae (muy similares en su dentición a la de *Burramys*; véase SIMPSON, 1933: Fig 1C y 1E) y los Polydolopidae poseyeron una dieta insectívoro-frugívora, en tanto que los Palaeothenidae (similares en su dentición a *Petaurus* y *Dactylopsila*; MARSHALL, 1980) tuvieron una dieta fitófago-insectívora (véase DIMPEL & CALABY, 1972; KAY & HYLANDER, 1978; BOWN & FLEAGLE, 1993).

La similitud existente entre los Polydolopidae, Abderitidae y Palaeothenidae (véase MARSHALL, 1980, 1982) no se restringe a la morfología dentaria y a la dieta, sino que de acuerdo con la información disponible estos marsupiales tuvieron también una aparente superposición en su hábitat, sus hábitos locomotores, sus horas de actividad y su tamaño corporal. En lo que concierne al hábitat, las evidencias físicas y biológicas coinciden en señalar que estos grupos habitaron zonas boscosas, bajo condiciones climáticas cálidas y húmedas (véase PASCUAL & ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990; PASCUAL *et al.*, 1996). En cuanto a sus hábitos locomotores y sus horas de actividad, se infiere que se trataba de formas escansoriales y nocturnas, aspectos inferidos a partir de sus ya señaladas similitudes morfológicas con los Petauridae *Petaurus* y *Dactylopsila* y el Burramyidae *Burramys parvus* (véase DIMPEL & CALABY, 1972; DAWSON, 1983; KERLE, 1984; GUILLAN & NORRIS, 1984; MANSERGH, 1984). En lo que concierne al tamaño corporal, este parámetro será analizado con mayor detalle en el apartado siguiente.

2.2. El patrón de cambio en la masa corporal de los Abderitidae, Palaeothenidae y Polydolopidae

Los Abderitidae muestran una tendencia general hacia el aumento de la masa corporal a través del tiempo (Fig. 7). En el caso de los Parabderitinae, pasan de una especie de pequeño tamaño (*Parabderites minusculus*) a dos especies de mayor tamaño (*P. bicrispatus* y *Parabderites* sp.) En cuanto a los Abderitinae, tanto en *Pitheculithes* como en *Abderites* se aprecia un fenómeno similar a pesar de la marcada diferencia existente en la masa corporal de las especies de ambos géneros. Un hecho destacable es el incremento de la masa corporal que se observa en *A. meridionalis* desde la SALMA Colhuehuapense hasta la Friasense, ejemplificando una típica variación clinal a través de un gradiente temporal (*i. e.*, un cronocline).

Las diferencias de talla sugieren que no existió competencia entre las especies de *Abderites* y las de *Pitheculithes*, a pesar de la similitud morfológica exis-

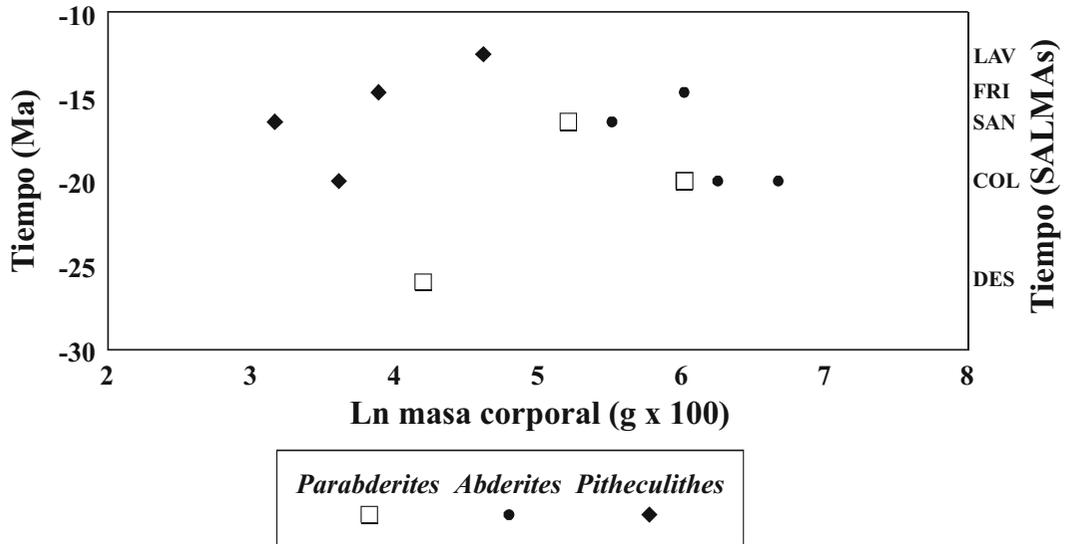


Figura 7.- Distribución del tamaño corporal de las especies de Abderitidae a través del tiempo.
Figure 7.- Chronological distribution of the Abderitidae species body size.

tente entre ambos Abderitinae. En cuanto a las interacciones con los Parabderitinae, existe una superposición en las tallas de *P. bicrispatus* (Colhuehuapense) y los ejemplares santacrucenses de *A. meridionalis*. Esta superposición, sumada a la ausencia de *P. bicrispatus* en la SALMA Santacrucense, la presencia en dicha SALMA de *Parabderites* sp (una forma de menor tamaño) y la ya mencionada variación cronoclinal de *A. meridionalis*, puede obedecer a dos causas: a) que haya existido cierta exclusión competitiva entre ambas, lo cual llevó a la desaparición de *P. bicrispatus*; y b) que la desaparición de *P. bicrispatus* haya sido independiente de la presencia de *A. meridionalis*, por lo que la expansión de esta última hacia los tamaños mayores se produjo por reemplazo oportunista.

De acuerdo con BENTON (1983) para inferir en el registro fósil un desplazamiento competitivo de una especie A por otra B deben cumplirse las siguientes premisas: 1) A debe tender a disminuir su abundancia, en tanto que B debe tender a incrementarla a través del tiempo; 2) la tasa de reemplazo (o más propiamente de desplazamiento) debe ser gradual, lo que en términos paleontológicos implica un intervalo temporal mayor de 1 Ma; 3) A y B deben encontrarse juntos y ninguno debe ser dominante en cualquier formación en particular; y 4) el desplazamiento necesariamente no debe estar asociado con cambios climáticos o florísticos. Por otra parte, el mismo autor

(BENTON, 1983) indica que para que pueda inferirse un reemplazo oportunista deben cumplirse las siguientes premisas: 1') B aparece o sufre un proceso de radiación luego de la extinción de A; 2') la tasa de reemplazo es rápida (al menos no mayor de 1 Ma); 3') A y B no deben hallarse juntos, o B debe tener una presencia discreta cuando A es dominante; y 4') el reemplazo debe estar asociado con cambios climáticos o florísticos.

Tomando en cuenta las premisas enunciadas precedentemente, la hipótesis que explica la desaparición de *P. bicrispatus* y la posterior expansión de *A. meridionalis* como consecuencia de un reemplazo oportunista haya mayor soporte. Las evidencias que la sustentan son tres: a) la escasa diversidad que muestra *P. bicrispatus* en comparación con *A. meridionalis*; b) la gran diversidad que alcanza esta especie en la SALMA Santacrucense; y c) el deterioro climático registrado entre las SALMAS Colhuehuapense y Santacrucense (véase PASCUAL *et al.*, 1996).

De acuerdo con BOWN & FLEAGLE (1993), quienes han realizado la última revisión de los Palaeothentidae, esta familia comprende tres grupos monofiléticos: Acdestinae, Palaeothentinae y *Hondathentes*. Según los mencionados autores, los Acdestinae son las formas más avanzadas, poseyendo una dieta más frugívora; los Palaeothentinae son más generalizados y su dieta fue más insectívoro-

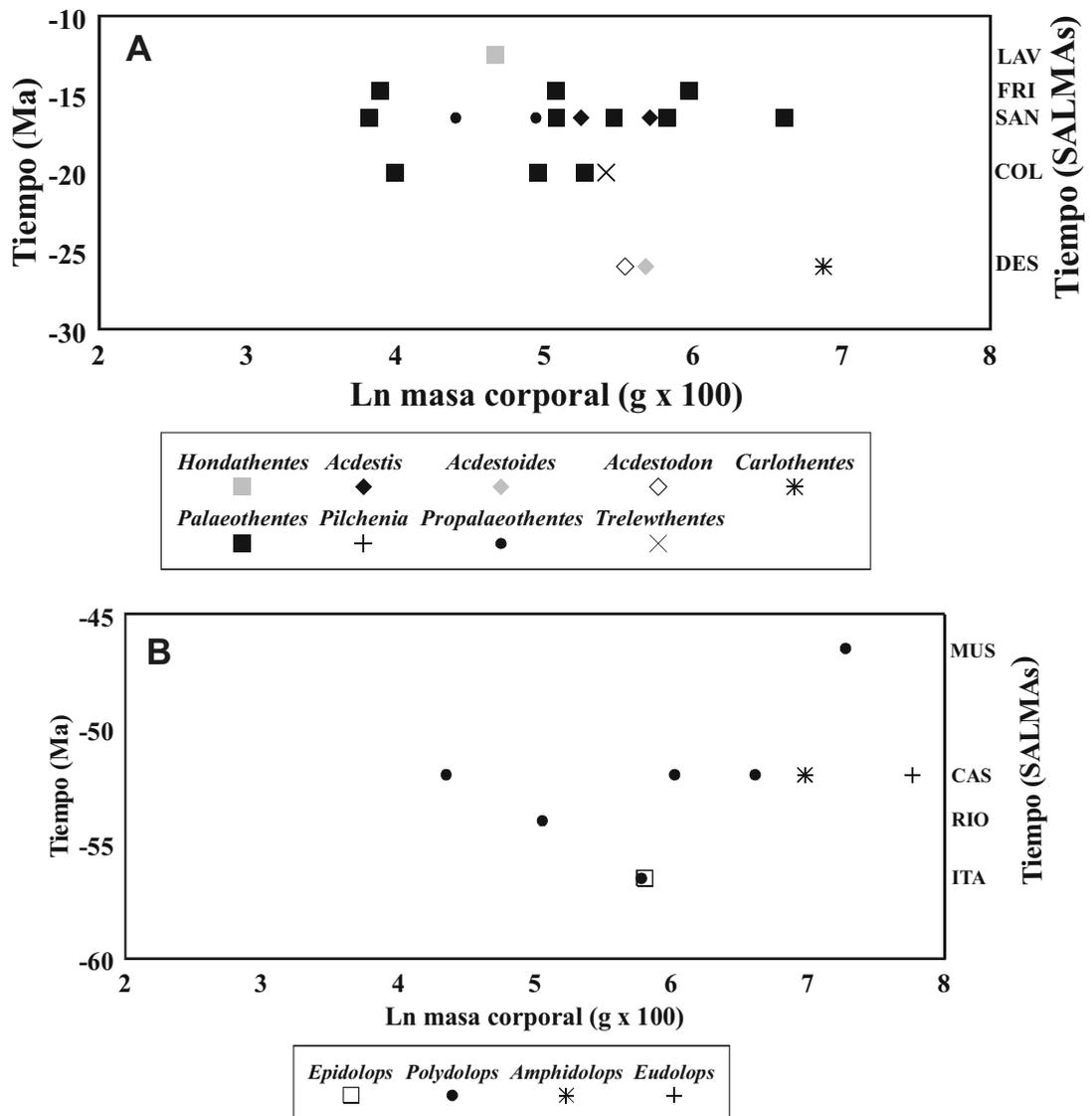


Figura 8.- Distribución del tamaño corporal de las especies de Palaeothenidae (A) y Polydolopidae (B) a través del tiempo.
 Figure 8.- Chronological distribution of the body size of Palaeothenidae (A) and Polydolopidae (B) species.

carnívora; por último, *Hondathentes* es, curiosamente, el taxón más moderno y el más plesiomorfo de la familia, poseyendo una dieta insectívoro-carnívora. Tal como se observa en la Fig. 8a, los Acestorinae muestran una moderada radiación durante el intervalo comprendido entre las SALMAs Deseadense-Santacrucense, ya se la mida en número de especies como en el rango de tamaño corporal. Por su parte,

los Palaeotheninae muestran no sólo un biocrón más extenso (Deseadense-Laventense), sino también una mayor diversidad de especies y de tamaños corporales. Finalmente, *Hondathentes* está representado por una única especie, *H. cazador*, de tamaño pequeño. En líneas generales los Acestorinae se mantuvieron dentro de una faja relativamente estrecha de tamaño corporal, en tanto que los Palaeotheninae

muestran una importante radiación hacia la zona de los tamaños pequeños (Fig. 8a). Las diferencias morfológico-dietarias parecen haber evitado la competencia entre los Palaeothentinae y los Acdestinae (véase BOWN & FLEAGLE, 1993).

De acuerdo con MARSHALL (1982) la familia Polydolopidae comprende dos grupos monofiléticos: Epidolopinae y Polydolopinae. Según ese autor, los Epidolopinae son las formas más generalizadas, en tanto que los Polydolopinae son los más avanzados. Ambas subfamilias tuvieron una dieta insectívoro-frugívora. Tal como se aprecia en la Fig. 8b, los Epidolopinae se hallan restringidos a una única especie (*Epidolops ameghinoi*) de tamaño medio, en tanto que los Polydolopinae no solamente ocupan esa zona, sino que se diversifican (sobre todo *Polydolops*) hacia las zonas de los tamaños pequeños y los grandes. Un hecho destacable es que los Polydolopidae alcanzan masas corporales que superan el kilogramo (Tabla 5), que no fueron igualadas ni por los Abderitidae ni por los Palaeothentidae (Fig. 6). Las diferencias morfológicas y de tamaño corporal habrían evitado la competencia entre los Polydolopinae. Por otra parte, es posible inferir que la extinción de los Epidolopinae pueda haber estado influida por la aparición de los Polydolopinae, así como por los cambios en las condiciones climático-ambientales registrados entre las SALMAS Itaboraiense y Riochiquense (véase ORTIZ JAUREGUIZAR, 1996).

2.3. La extinción de los Polydolopidae y la aparición y diversificación de los Abderitidae y Palaeothentidae

Según el registro, los Palaeothentidae y los Abderitidae habitaron el continente sudamericano entre las SALMAS Deseadense-Laventense (MARSHALL, 1990; BOWN & FLEAGLE, 1993), mientras que los Polydolopidae lo habitaron entre las SALMAS Itaboraiense-Tinguiririquense (MARSHALL, 1982; WYSS *et al.*, 1994). Esta diferente extensión de los biocrones de las tres familias hace que no exista evidencia que sustente la extinción de los Polydolopidae por competencia con los Abderitidae y Palaeothentidae. De este modo, en principio parece más correcto explicar la extinción de los Polydolopidae y la "aparición" y radiación de los Palaeothentidae y Abderitidae por un reemplazo oportunista y no por un desplazamiento competitivo (MARSHALL, 1982; ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990). La hipótesis del reemplazo oportunista se halla apoyada también por la marcada reestructura-

ción de los climas, los ambientes físicos y la biota sudamericana observados entre las SALMAS Mustersense-Deseadense (premisa 4' de BENTON, 1983; véase asimismo ORTIZ JAUREGUIZAR, 1986, 1988; PASCUAL & ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990; PASCUAL *et al.*, 1996), reestructuración que por otra parte se observa aproximadamente en ese mismo intervalo en otros continentes (véase STEHLIN, 1909; PROTHERO, 1985; RUSSELL & TOBIEN, 1986; LEGENDRE, 1987; PROTHERO & BERGGREN, 1992). Asimismo, el registro es coincidente con las premisas 1') y 3') de BENTON (1983), ya que los Palaeothentidae y Abderitidae aparecen y sufren su proceso de radiación luego de la extinción de los Polydolopidae (premisa 1') y, por consiguiente, no se los registra nunca juntos (premisa 3'). Sin embargo, existen dos aspectos que obligan a no descartar de plano la hipótesis de la competencia.

El primer aspecto es de índole estratigráfica y se basa en el hecho de que existe un importante hiato entre las SALMAS Mustersense-Deseadense, el cual sólo es parcialmente cubierto por las SALMAS (o entidades equivalentes) Divisaderense, "Astraponotense más superior" y Tinguiririquense (Fig. 9). Así, esta falencia del registro no permite corroborar la premisa 2'), al tiempo que plantea algunas dudas con respecto a las premisas 1') y 3') de BENTON (1983). El segundo aspecto es de naturaleza biológica y se relaciona con el elevado grado de diversificación alcanzado por los Palaeothentidae y Abderitidae durante la SALMA Deseadense. A pesar de hacer su primera aparición en el registro en ese momento, ambas familias se hallan representadas por géneros que sugieren que la diversificación básica de ambos grupos (al menos de los Parabderitinae entre los Abderitidae) se habría producido con anterioridad. En este sentido, es significativo que al realizar la revisión de los Palaeothentidae, BOWN & FLEAGLE (1993) concluyan que el ancestro de esta familia debe haberse diferenciado incluso antes de la SALMA Mustersense, dado que en ella estos autores postulan que se habría producido la diferenciación básica del grupo (*Hondathentes*, Palaeothentinae y Acdestinae). Asimismo, debe destacarse que el más primitivo Caenolestoidea (la superfamilia a la cual pertenecen los Palaeothentidae, los Abderitidae y los Caenolestidae; véase MARSHALL, 1980) se halla representado por un molar aislado y dañado que proviene de sedimentos de la SALMA Casamayoreense (SIMPSON, 1948; MARSHALL, 1980). Consecuentemente, las evidencias disponibles apoyan mayoritariamente al reemplazo oportunista,

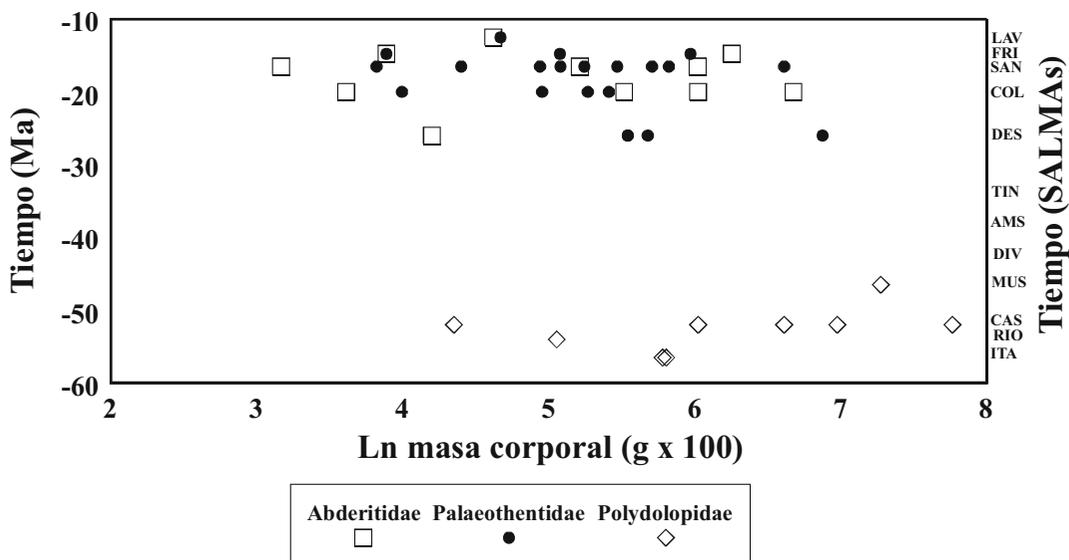


Figura 9.- Distribución del tamaño corporal de las especies de Abderitidae, Palaeothentidae y Polydolopidae a través del tiempo.
 Figure 9.- Chronological distribution of the body size of Abderitidae, Palaeothentidae, and Polydolopidae species.

pero el desplazamiento competitivo no puede ser descartado completamente hasta que se posea un registro más completo de los marsupiales del lapso Mustersense-Deseadense.

En lo que concierne a la interacción entre los Palaeothentidae y los Abderitidae, sus semejanzas morfológicas, su similar distribución espacio-temporal y las diferencias en el número de especies a lo largo del biocrón de ambas familias, llevaron a MARSHALL (1980: 133) a sugerir la existencia de un proceso de exclusión competitiva, aunque no descartó la posibilidad de que las diferencias en el número de especies se debieran a fallas en el registro. Es necesario destacar que la hipótesis de dicho autor estaba sustentada en el conocimiento sistemático que en ese entonces se tenía de ambos grupos, conocimiento que se ha visto enriquecido a partir de 1990 por la aparición de Palaeothentidae y Abderitidae en las SALMAs Friasense y Laventense (Fig. 9) y por las nuevas colecciones llevadas a cabo en capas de las SALMAs Colhuehuapense y Santacrucense, las que no solamente aportaron una notable cantidad de nuevos ejemplares de ambas familias, sino que permitieron incrementar el número de géneros y especies de Palaeothentidae (véase MARSHALL, 1990; BOWN & FLEAGLE, 1993; DUMONT & BOWN, 1997; DUMONT *et al.*, 2000). Así, mientras que Marshall elaboró su hipótesis sobre la base de una relación (a nivel de especies) Abderiti-

dae/Palaeothentidae de 1:3 en la SALMA Deseadense, 4:1 en la Colhuehuapense y 2:5 en la Santacrucense, los datos actuales señalan que la relación es 1:4 en la SALMA Deseadense, 4:4 en la Colhuehuapense, 2:9 en la Santacrucense, 2:2 en la Friasense y 1:1 en la Laventense (Fig. 9). Estos nuevos datos no sustentan la hipótesis de exclusión competitiva que formulase MARSHALL (1980), aunque es necesario buscar alguna explicación para la existencia de fluctuaciones en la diversidad durante las SALMAs Deseadense-Santacrucense, así como para la baja diversidad (y la posterior extinción) registrada durante el lapso Friasense-Laventense.

Como se mencionase precedentemente, las diferencias morfológico-dietarias parecen haber evitado la competencia entre los Palaeothentinae y los Adestinae (véase BOWN & FLEAGLE, 1993). Estas mismas diferencias habrían evitado la competencia entre los Palaeothentidae y los Abderitidae, hecho que parece confirmarse por la coexistencia en los mismos yacimientos de *Pitheculithes rothi*-*Palaeothentes minutus* (SALMA Friasense) dos especies con similar masa corporal. Debe destacarse que si bien la Figs. 7, 8a y 9 muestra la coexistencia de *Pitheculithes chenche* y *Hondathentes cazador* en la SALMA Laventense, dicha coexistencia no es exactamente real, dado que *P. chenche* proviene de sedimentos de la Fm. La Victoria, en tanto que *H. cazador* proviene de la supra-

yacente Fm. Villavieja, ambas asignadas a la mencionada SALMA (DUMONT & BOWN, 1997; MADDEN *et al.*, 1997). Dada la existencia de variaciones en las condiciones climático-ambientales durante el lapso Deseadense-Santacrucesense (véase PASCUAL & ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990; PASCUAL *et al.*, 1996), la fluctuación en la riqueza específica observada durante el lapso podría obedecer a fluctuaciones en la disponibilidad de recursos (*e.g.*, hábitats, alimentos) como consecuencia de las mencionadas variaciones en las condiciones climático-ambientales.

2.4. Extinción de los Abderitidae y Palaeothentidae

Tomando como modelo lo que aconteció en América del Norte con grupos de mamíferos similarmente adaptados (*i.e.*, multituberculados y plesiadapiformes), las evidencias indican que en América del Sur la extinción de los Abderitidae y Palaeothentidae tuvo diferentes causas (ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990). En efecto, la existencia de similitudes morfológicas (fundamentalmente dentarias) y ecológicas (dieta, patrón de actividad, hábitat, tamaño corporal), así como un patrón inverso en la riqueza taxonómica y la abundancia relativa, llevaron a KRAUSE (1986) y a MASS *et al.* (1988) a la conclusión que en América del Norte la declinación y extinción de los multituberculados y los plesiadapiformes fue causada fundamentalmente por el arribo y la diversificación de los roedores (véase como antecedente VAN VALEN & SLOAN, 1966). Sin embargo, los roedores no parecen haber desempeñado un importante papel en el proceso de extinción de los Palaeothentidae y Abderitidae, ya que: (1) habrían tenido una dieta básicamente fitófaga, con predominio de los tipos pastadores (indicadores de ambientes abiertos) durante la mayor parte del intervalo Deseadense-Friasense; y (2) el patrón de riqueza taxonómica no es inverso, ya que los Palaeothentidae y Abderitidae no sufren cambios a pesar de la radiación "explosiva" de los caviomorfos (véase PASCUAL & ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990; PASCUAL *et al.*, 1996).

Otro grupo sudamericano que podría haber competido con los Palaeothentidae y Abderitidae es el de los primates platirrinos (ORTIZ JAUREGUIZAR & PASCUAL, 1988; ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990). Estos mamíferos se registran por primera vez en la SALMA Deseadense (HOFFSTETTER, 1969; ROSENBERGER *et al.*, 1991) y muestran una importante diversificación durante el lapso Colhuehuapense-Laventense (ROSE & FLEAGLE, 1981; KAY, 1990; FLEAGLE *et al.*, 1997). De acuerdo con ORTIZ JAUREGUIZAR & PASCUAL

(1988) los marsupiales con molariformes de tipo plagiaulacoideo se habrían comportado de manera similar a la de los prosimios del Viejo Mundo, diversificándose en las zonas adaptativas correspondientes a las formas escansoriales o arborícolas de tamaño pequeño (< 1 Kg; Figs. 6 y 9). Es preciso destacar que en el Viejo Mundo el registro muestra un proceso de segregación ecológica entre los prosimios y los simios, ya que: 1) en África y Asia los prosimios ocupan las zonas adaptativas de los tamaños pequeños, en tanto que los simios llenan las zonas de los tamaños medianos y grandes; 2) en Madagascar, en ausencia de simios, los prosimios "invadieron" asimismo la zona de los tamaños medianos y grandes. Por otra parte, en América del Sur, donde no se han registrado prosimios, los platirrinos también ocupan en la actualidad la zona de los tamaños pequeños (FLEAGLE, 1978, 1988).

No obstante las similitudes arriba mencionadas, el registro no muestra evidencia de competencia entre los platirrinos y los marsupiales con molariformes de tipo plagiaulacoideo. A pesar de la sincronía y simpatría de ambos grupos, la competencia habría sido evitada por la diferencia de tamaños entre ellos, ya que no se registra la presencia de ningún primate de menos de 1 kg hasta la SALMA Laventense. Curiosamente, es precisamente en esta SALMA cuando los marsupiales con molariformes de tipo plagiaulacoideo hacen su última aparición en el registro, representados por dos especies (*i.e.*, *Hondathentes cazador* y *Pitheculithes chenche*) cuya masa corporal apenas supera los 100 g (Figs. 7, 8a y 9). Es probable que la reducción en la diversidad y la posterior extinción de estos marsupiales haya dejado vacante para las formas arborícolas y escansoriales la zona de los tamaños pequeños, lo cual fue aprovechado por los platirrinos. Consecuentemente, y como fuese señalado por ORTIZ JAUREGUIZAR & PASCUAL (1988) se estaría frente a un caso de reemplazo oportunista y no de desplazamiento competitivo.

Descartada por el momento la extinción por competencia con grupos similarmente adaptados, queda por considerar los cambios en las condiciones climático-ambientales. En este sentido, mientras en América del Norte no parece existir una clara e inequívoca correlación entre dichos cambios y la declinación y posterior extinción de los multituberculados y plesiadapiformes (véase KRAUSE, 1986; MASS *et al.*, 1988), en América del Sur se registra un notable cambio en las condiciones climático-ambientales durante

el tercio final del Cenozoico, que se manifiesta más marcadamente en su porción austral. De acuerdo con PASCUAL & ORTIZ JAUREGUIZAR (1990), PASCUAL *et al.* (1996) y ORTIZ JAUREGUIZAR (1998), durante el lapso Colhuehuapense-Santacrucense las condiciones climático-ambientales predominantemente cálidas y húmedas permitieron el desarrollo de una flora continental caracterizada por el equilibrio entre los bosques y los pastizales, reflejado probablemente en biomas de tipo sabana arbolada o parque. La fauna de mamíferos ofrece un panorama similar, ejemplificado por la coexistencia de diversas especies arborícolas (*e.g.*, primates Cebidae) y escansoriales (*e.g.*, marsupiales Caenolestoidea) con grupos más terrestres, característicos de zonas arboladas (*e.g.*, xenartros Megalonychidae y roedores Erethizontidae) o abiertas (*e.g.*, roedores Eocardiidae y notoungulados Hegetotheriidae).

El escenario comienza a cambiar a partir de la SALMA Friasense. Durante la precedente SALMA Santacrucense se había iniciado en Patagonia una progresiva ingresión marina, que alcanza su culminación a fines de dicha SALMA y comienzos de la Friasense. A partir de ese momento, y como consecuencia de la elevación de los Andes centro y nord-patagónicos bajo el influjo de la Fase Diastrófica Quechua, el mar comienza su progresiva regresión, al tiempo que se registra un drástico cambio en la calidad y distribución de los sedimentos portadores de mamíferos. En efecto, mientras hasta la SALMA Santacrucense los sedimentos continentales mamalíferos eran predominantemente piroclásticos y se registraban sólo en Patagonia, a partir de la SALMA Friasense pasan a ser predominantemente epiclásticos y a registrarse primero en las zonas septentrionales de la Patagonia y luego en las regiones ubicadas al norte de la misma (*e.g.*, en la actual llanura Chaco-Pampeana).

Durante la SALMA Friasense los climas comienzan a tornarse algo más fríos y secos, tendencia que se mantendrá hasta finales del Plioceno. Bajo las nuevas condiciones templado-cálidas, la vegetación arbórea cede terreno a los pastos, pasándose entonces probablemente de sabanas arboladas o parques a sabanas herbáceas o pastizales, con los árboles restringidos fundamentalmente a los cursos de agua (bosques en galería). La fauna de mamíferos continentales acompaña estos cambios ambientales, produciéndose una marcada radiación y predominio de las formas cursoriales y pastadoras (*e.g.*, roedores

Caviidae e Hydrochoeriidae, notoungulados Toxodontidae, xenartros Mylodontidae). Mientras esto ocurre en el cono sur del continente, en el norte (SALMA Laventense, Colombia) las condiciones climático-ambientales continúan siendo más cálidas y húmedas, con un predominio de la vegetación arbórea. En cuanto a los mamíferos, predominan los tipos ramoneadores y se observa una notable diversidad de formas arborícolas (KAY & MADDEN, 1997). La evolución de la fauna laventense también parece haber sido controlada por los cambios climático-ambientales producidos por el vulcanismo y el levantamiento tectónico de los Andes Colombianos (GUERRERO, 1997).

Si en el contexto arriba mencionado se analiza la reducción en la riqueza específica de los Palaeothenidae y Abderitidae desde la SALMA Santacrucense a la Laventense y su posterior extinción, se aprecia una fuerte correlación con la disminución de la temperatura, el incremento de la aridez y la progresiva retracción de los bosques, todos ellos vinculados con la elevación de la Cordillera de los Andes. De este modo, y como lo señalase ORTIZ JAUREGUIZAR (1990), la extinción de los Palaeothenidae y Abderitidae parece haber sido causada por cambios físicos, extrínsecos a la biósfera, y no por la acción de procesos intrínsecos tales como la competencia.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a los Dres. N. LÓPEZ MARTÍNEZ, P. PELÁEZ-CAMPOMANES y M. HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ la invitación cursada para participar en este número de ColPa en homenaje al Dr. Remmert DAAMS. Asimismo, agradece a la Dra. P. POSADAS (Museo Paleontológico "Egidio Feruglio", Trelew, Argentina) la lectura crítica del manuscrito original, a los dos árbitros anónimos las correcciones y comentarios al manuscrito final y al Dr. J. V. CRISCI (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina) las facilidades brindadas para utilizar los ordenadores y los programas de computación del LASBE. M. DONATO realizó la Figura 1. Por último, el autor agradece el constante apoyo recibido de parte del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), organismo al cual pertenece.

Este trabajo fue financiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT99 N° 6866).

BIBLIOGRAFIA

- ALBERDI, M.T.; ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & PRADO, J.L. 1998. A quantitative review of European stenoroid horses. *Journal of Paleontology*, **72** (2): 371-387.
- AMEGHINO, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata*, **1**: 1-26.
- 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia de Ciencias de Córdoba*, **6**: 33-1027.
- 1902. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba*, **17**: 71-141.
- ARCHIE, J.W. 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis. *Systematic Zoology*, **34**: 326-345.
- BAUM, B.R. 1988. A simple procedure for establishing discrete characters for measurement data, applicable to cladistics. *Taxon*, **37**: 63-70.
- BOWN, T.M. & FLEAGLE, J.G. 1993. Systematics, biostratigraphy, and dental evolution of the Paleotheriidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America. *Memoirs of the Paleontological Society*, **29**: 1-76. Supplement of the *Journal of Paleontology*, **67** (2).
- BENTON, M.J. 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *Quarterly Review of Biology*, **58**: 29-55.
- CHAPPIL, J.A. 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics*, **5**: 217-234.
- CRISCI, J.V. 1974. A numerical-taxonomic study of the subtribe Nassauviinae (Compositae, Mutisieae). *Journal of the Arnold Arboretum*, **55**: 568-610.
- & LÓPEZ ARMENGOL, M.F. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. 132 págs. OEA, Monografías Científicas, Serie Biología, 26, Washington.
- LANTERI, A.A. & ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1994. Programas de computación en Sistemática y Biogeografía Histórica: revisión crítica y criterios para su evaluación. En: *Taxonomía Biológica*. J.E. LLORENTE-BOUSQUETS & I. LUNA, Eds. págs. 207-225. Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. México.
- DAWSON, T.J. 1983. *Monotremes and Marsupials: The Other Mammals*. 87 pp. The Institut of Biology's, Studies in Biology N° 50. Edward Arnold Publishers Limited. London.
- DIMPEL, H. & CALABY, J.H. 1972. Further observations on the mountain pigmy possum (*Burramys parvus*). *Victoria Naturae*, **89** (4): 101-106.
- DUMONT, E. R. & BOWN, T. M. 1997. New caenolestoid marsupials. En: *Vertebrate Paleontology of the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. R.F. KAY; R.H. MADDEN; R.L.CIFELLI & J.J.FLYNN, Eds. págs. 207-212. Smithsonian Institution Press. Washington.
- STRAIT, S.G. & FRISCHIA, A.R. 2000. Abderitid marsupials from the Miocene of Patagonia: an assessment of form, function, and evolution. *Journal of Paleontology*, **74** (6): 1161-1172.
- EISEMBERG, J.F. 1978. Evolution of arboreal herbivores in the class Mammalia. En: *The Ecology of Arboreal Folivores*. G.G.MONTGOMERY, Ed. págs. 135-152. Smithsonian Institution Press. Washington.
- FLEAGLE, J.G. 1978. Size distribution of living and fossil primate faunas. *Paleobiology*, **4**: 67-76.
- 1988. *Primate Adaptation and Evolution*. 486 págs. Academic Press Inc. San Diego.
- KAY, R.F. & ANTHONY, M.R.L. 1997. Fossil New World monkeys. En: *Vertebrate Paleontology of the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. R.F.KAY; R.H.MADDEN; R.L.CIFELLI & J.J.FLYNN, Eds. págs. 473-495. Smithsonian Institution Press. Washington.
- & MITTERMEIER, R.A. 1980. Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, **52**: 301-314.
- GINGERICH, P. D. & SMITH, B. H. 1984. Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores. En: *Size and Scaling in Primate Biology*. W. L. JUNGERS, Ed. págs. 257-272. Plenum Press. New York.
- SMITH, B. H. & ROSENBERG, K. 1982. Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology*, **58**: 81-100.
- GUERRERO, J. 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. En: *Vertebrate Paleontology of the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. R.F.KAY; R.H.MADDEN; R.L.CIFELLI & J.J.FLYNN, Eds. págs. 15-43. Smithsonian Institution Press. Washington.
- GUILLAN, P. & NORRIS, K. 1984. The habitat of *Burramys parvus* (Broom) in Victoria. En: *Possums and Gliders*. P.A.Smith & I.D.Hume. Eds. págs. 417-421. Australian Mammal Society, Sydney.
- HOFSTETTER, R. 1969. Un primate de l'Oligocene inferieur sud-americain: *Branisella boliviana*, gen et sp. nov. *C. R. de l'Académie des Sciences*, Paris, sér. D., **269**: 434-437.
- HOFMANN, R.R. & STEWARD, D.R.M. 1972. Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia*, **36**: 226-240.
- JANIS, C.M. 1984. The use of fossil ungulate communities as indicators of climate and environment. En: *Fossils and Climate*. P. BRECHLEY, Ed. págs. 85-104. John Wiley & Sons.
- 1988. An estimation of tooth volume and hipsodonty indices in ungulate mammals and the correlation of these factors with dietary differences. En: *Teeth Revisited*. D.E.RUSSELL, J.P.SANTORO & D.SIGOGNAU-RUSSELL, Eds. págs. 367-387. International Symposium on Dental Morphology. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série C (Sciences de la Terre) **53**.
- KAY, R.F. 1990. The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthroproidea). *Journal of Human Evolution*, **19**: 175-208.

- & HYLANDER, W.L. 1978. The dental structure of mammalian folivores with special reference to Primates and Phalangeriidea (Marsupialia). En: *The Ecology of Arboreal Folivores*. G.G.MONTGOMERY, Ed. págs. 173-191. Smithsonian Institution Press, Washington.
- & MADDEN, R.H. 1997. Paleogeography and paleoecology. En: *Vertebrate Paleontology of the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. R.F.KAY; R.H.MADDEN; R.L.CIFELLI & J.J.FLYNN, Eds. págs. 520-550. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KERLE, J.A. 1984. Growth and development of *Burrarnys parvus* in captivity. En: *Possums and Gliders*. P.A. SMITH & I.D. HUME, Eds. págs. 409-412. Australian Mammal Society, Sydney.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & HURUM, J.H. 2001. Phylogeny and systematics of Multituberculata mammals. *Palaeontology*, **44** (3): 389-429.
- KIM, J.; ROHLF, F.J. & SOKAL, R.R. 1993. The accuracy of phylogenetic estimation using the neighbor-joining method. *Evolution* **47**: 471-486.
- KITCHING, I.J., FOREY, P.L., HUMPHRIES, C.J. & WILLIAMS, D.M. 1998. *Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. Second edition. 228 págs. Systematics Association Publications: 11. Oxford University Press, Oxford.
- KRAGLIEVICH, J.L. 1951. Contribuciones al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. I. Diagnóstico previa de un nuevo primate fósil del Oligoceno superior (Colhuehuapiano) de Gaiman, Chubut. *Comunicaciones del Instituto Nacional de Investigaciones en Ciencias Naturales*, serie Ciencias Zoológicas, **2** (5): 55-82.
- 1953. Contribuciones al conocimiento de los Primates fósiles de la Patagonia. *Anales del Museo Nahuel Huapi*, **3**: 37-62.
- KRAUSE, D.W. 1982. Jaw movement, dental function, and diet in the Paelocene multituberculata *Ptilodus*. *Paleobiology*, **8**: 265-281.
- 1986. Competitive exclusion and taxonomic displacement in the fossil record: the case of rodents and multituberculates in North America. En: *Vertebrates, Phylogeny and Philosophy*. K.M.FLANAGAN & J.A.LILLEGRAVEN, Eds. págs. 95-113. Contributions to Geology Special Paper 3, The University of Wyoming, Wyoming.
- LEGENDRE, S. 1987. Les immigrations de la "Grande Coupure" sont-elles contemporaines en Europe occidentale? *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A), **10**: 141-148.
- MAAS, M.C.; KRAUSE, D.W. & STRAIT, S.G. 1988. The decline and extinction of Plesiadapiformes (Mammalia, ?Primates) in North America: displacement or replacement? *Paleobiology*, **14**: 410-4131.
- MADDEN, R.L.; GUERRERO, J.; KAY, R.F.; FLYNN, J.J.; SWISHER III, C.C. & WALTON, A. 1997. The Laventan Stage and Age. In: *Vertebrate Paleontology of the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. R.F.KAY; R.H.MADDEN; R.L.CIFELLI & J.J.FLYNN, Eds. págs. 499-519. Smithsonian Institution Press, Washington.
- MANSERGH, I. 1984. The mountain pigmy-possum (*Burrarnys parvus*) (Broom): A review. En: *Possums and Gliders*. P.A.SMITH & I.D.HUME, Eds. págs. 413-416. Australian Mammal Society, Sydney.
- MARSHALL, L.G. 1976. Revision of the South American fossil marsupial subfamily Abderitinae. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"*, **2** (3): 57-90.
- 1980. Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana, Geology*, new series, **5**: 1-145.
- 1982. Systematics of the extinct South American marsupial family Polydolopidae. *Fieldiana, Geology*, new series, **12**: 1-109.
- 1990. Fossil Marsupialia from the type Friasian Land-mammal age (Miocene), Alto Río Cisnes, Aisen, Chile. *Revista Geológica de Chile*, **17** (1): 19-55.
- & PASCUAL, R. 1977. Nuevos marsupiales Caenolestidae del "Piso Notohipidense" (SW de Santa Cruz, Patagonia) de Ameghino. Sus aportaciones a la cronología y evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"*, **2** (4): 91-122.
- CASE, J.A. & WOODBURNE, M.O. 1989. Phylogenetic relationships of the families of Marsupials. En: *Current Mammals*. M. GENOWAYS, Ed. Vol. 2, págs. 433-505. Plenum Press, New York.
- MILTON, K. & MAY, M.L. 1976. Body weight, diet, and home range area in primates. *Nature*, **259**: 459-462.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, **2**: 191-207. Mendoza.
- 1988. *Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un análisis cuali-cuantitativo basado en el registro argentino*. Tesis Doctoral (Inédita) N° 514, 350 págs. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina,
- 1990. La extinción de los mamíferos de tipo plesiadapiforme en América del Sur y América del Norte: una confrontación. *Ameghiniana*, **27** (3-4): 392.
- 1996. Paleobiogeografía y paleoecología de los mamíferos continentales de América del Sur durante el Cretácico tardio-Paleoceno: una revisión. *Estudios Geológicos*, **52**: 83-94.
- 1997. Análisis cladístico, paleoecología y extinción de la subfamilia Pichipilinae (Marsupialia, Caenolestidae). *Estudios Geológicos*, **53**: 55-67.
- 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la "Edad de las Planicies Australes" (Mioceno superior-Plioceno superior). *Estudios Geológicos*, **54**: 345-357.
- MADDEN, R.H.; VUCETICH, M.G.; BOND, M.; CARLINI, A.A.; GOIN, F.J.; SCILLATO YANÉ, G.J. & VIZCAÍNO, S. 1993. Un análisis de similitud entre las faunas de la "Edad-mamífero Friasense". *Ameghiniana*, **30** (3): 351-152.
- & PASCUAL, R. 1988. Distribución de tamaños corporales en primates y marsupiales bunodontoides fósiles sudamericanos: un probable caso de segregación ecológica. *Actas de las V Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*: 74-75. La Plata.
- PASCUAL, R. & ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, **19**: 1-38.

- ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & PRADO, J.L. 1996. Land mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. En: *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. G. Arratia, Ed. págs. 265-319. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A) **30**.
- PENROSE, L.S. 1954. Distance, size and shape. *Annals of Eugenics*, **18**: 337-343.
- PIMENTEL, R.A. & RIGGINS, R. 1987. The nature of cladistic data. *Cladistics*, **6**: 319-361.
- PROTHERO, D.R. 1985. North American mammalian diversity and Eocene-Oligocene extinctions. *Paleobiology*, **11**: 385-405.
- & BERGGREN, W.A. 1992. *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. 568 págs. Princeton University Press, Princeton.
- REYMENT, R.A. 1991. *Multidimensional Palaeobiology*. 416 págs. Pergamon Press, Oxford.
- ROHLF, F. J. 1970. Adaptive hierarchical clustering schemes. *Systematic Zoology*, **19**: 58-82.
- 1997. NTSYS-pc. *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 2.00*. Exeter Software, Setawket (New York).
- ROSE, K.D. 1975. The Carpolestidae, early Tertiary primates from North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **147** (1): 1-74.
- & FLEAGLE, J.G. 1981. The fossil history of nonhuman primates in the Americas. En: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. A. Coimbra-Filho & R.A. Mittermeier, Eds. págs. 111-167. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- ROSENBERGER, A.L.; HARTWIG, W.C. & WOLFF, R.C. 1991. *Szalatyus attricuspis*, an early plathyrrhine primate. *Folia Primatologica*, **56**: 225-233.
- RUSSELL, D.E. & TOBIEN, H. 1986. Mammalian evidence concerning the Eocene-Oligocene transition in Europe, North America and Asia. En: *Terminal Eocene Events*. C. Pomeroy & I. Premoli-Silva, Eds. págs. 299-307. Elsevier Science Publications, Amsterdam.
- SAITOU, N. & NEI, M. 1987. The Neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biological Evolution*, **4**: 406-425.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1975. Scaling in biology: the consequences of size. *Journal of Experimental Zoology*, **194**: 287-307.
- SIMPSON, G.G. 1932. Some new or little-known mammals from the "Colpodon" beds of Patagonia. *American Museum Novitates*, **575**: 1-12.
- 1933. The "plagiulacoid" type of mammalian dentition. A study of convergence. *Journal of Mammalogy*, **14** (2): 97-107.
- 1948. The beginning of the Age of Mammals in South America. Part I: Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna, Notioptegonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **91**: 1-232.
- SINCLAIR, W.J. 1906. Mammalia of the Santa Cruz beds: Marsupialia. *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia*, **4** (3): 333-460.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.E. 1973. *Numerical Taxonomy*. 1573 págs. W.H. Freeman Co., San Francisco.
- SOLOUNIAS, N.; TEAFORD, M. & WALKER, A. 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology*, **14** (3): 287-300.
- SOKAL, R.R. 1986. Phenetic taxonomy: theory and methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**: 423-442.
- STEHLIN, H.G. 1909. Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **4** (9): 488-520.
- STUDIER, J.A. & KEPPLER, K.J. 1988. A note on the neighbor-joining algorithm of Saitou and Nei. *Molecular Biology and Evolution*, **5**: 729-731.
- THIELE, K. 1993. The Holy Grail for the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, **9**: 275-304.
- VAN VALEN, L. 1973. Body size and numbers of plants and animals. *Evolution*, **27**: 27-35.
- & SLOAN, R.E. 1966. The extinction of the multituberculates. *Systematic Zoology*, **15** (4): 261-278.
- VUCETICH, M.G.; MAZZONI, M.M. & PARDIÑAS, U.F.J. 1993. Los roedores de la Formación Collón Curá (Mioceno medio) y la Ignimbrita Pilcaniyeu, Cañadón del Tordillo, Neuquén. *Ameghiniana*, **30** (4): 361-381.
- WALKER, A.; HOECK, H.N. & PEREZ, L. 1978. Microwear of mammalian teeth as indicator of diet. *Science*, **201** (4359): 908-910.
- WYSS, A.R.; FLYNN, J.J.; NORELL, M.A.; SWISHER III, C.C.; NOVACEK, M.J.; MCKENNA, M.C. & CHARRIER, R. 1994. Paleogene mammals from the Andes of central Chile: a preliminary taxonomic, biostratigraphic, and geochronological assessment. *American Museum Novitates*, **3098**: 1-31.
- ZELDTICH, M.L.; FINK, W.L. & SWIDERSKI, D.L. 1993. Morphometrics, homology, and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies. *Systematic Biology*, **44**: 179-189.