

Un Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) basal del Mioceno temprano de Patagonia

Alejandro Gustavo Kramarz^{1,2} y Ernesto Rodrigo Paz¹

¹ División Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia",
Av. Ángel Gallardo 470 (1405), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

² agkramarz@macn.gov.ar

RESUMEN

Hegetotheriidae constituye uno de los clados más derivados dentro del Orden Notoungulata. Ya diversificado en el Oligoceno tardío, sus representantes, muchos de aspecto gliriforme, son conspicuos componentes de las faunas de mamíferos terrestres sudamericanas hasta el Pleistoceno. Sin embargo, es limitado aún el conocimiento de la diversidad de hegetotéridos para la Edad Mamífero Colhuehuapense (Mioceno temprano). Aquí se describe un nuevo hegetotérido, *Hegetotheriopsis sulcatus* n. gen. et sp., representado por un fragmento craneano con gran parte de la dentadura procedente de capas colhuehuapenses de la Formación Sarmiento en Bryn Gwyn, Patagonia central. Varios fragmentos mandibulares con dientes procedentes de ésta y otras localidades presuntamente contemporáneas en el norte de Patagonia, se asignan tentativamente a este nuevo taxón. *Hegetotheriopsis sulcatus* presenta una combinación única de caracteres craneanos y dentarios, algunos previamente conocidos para los notoungulados arqueohirácidos (interpretados como el grupo hermano de *Hegetotheriidae*) y otros que tipifican a los hegetotéridos. El análisis filogenético, basado en la matriz de datos de estudios previos, señala que *Hegetotheriopsis sulcatus* constituye el hegetotérido más tempranamente divergente hasta ahora conocido, por lo que no puede ser clasificado dentro de *Hegetotheriinae* ni *Pachyrukhinae*, las dos subfamilias en las que tradicionalmente se incluyen a todos los hegetotéridos. La presencia en niveles de edad Colhuehuapense de este taxón, más basal que otros conocidos para capas del Oligoceno tardío (Edad Mamífero Deseadense), introduce un linaje fantasma de al menos 4 millones de años en el registro paleontológico de estos mamíferos.

Palabras clave: Notoungulata, *Hegetotheriidae*, Sistemática, Colhuehuapense, Patagonia.

ABSTRACT

Hegetotheriidae represents one of the most derived clades within the Order Notoungulata. Already diversified in the late Oligocene, its members, many of them with gliriform appearance, are conspicuous components of the terrestrial South American mammalian faunas up to the Pleistocene. However, the knowledge of their diversity during the Colhuehuapian South American Land Mammal Age (early Miocene) is still imperfect. Here it is described a new hegetotheriid, *Hegetotheriopsis sulcatus* n. gen. et sp., represented by a skull fragment with partial dentition from Colhuehuapian beds of the Sarmiento Formation at Bryn Gwyn, central Patagonia. Many mandibular fragments with teeth from this locality and other putative coeval localities at Northern Patagonia are referred tentatively to this new taxon.

Hegetotheriopsis sulcatus shows a unique combination of cranial and dental characters, some previously known for archaeohyracid notoungulates (interpreted as the sister group of Hegetotheriidae) and others that typify to hegetotheriids. The phylogenetic analysis, based on a data matrix from previous studies, points out that *Hegetotheriopsis sulcatus* represents the earliest diverging hegetotheriid known so far, thus it cannot be classified within neither Hegetotheriinae nor Pachyrukhinae, the two subfamilies in which all hegetotheriids are traditionally included. The occurrence in Colhuehuapian levels of this taxon, more basal than others known for late Oligocene beds (Deseadan), adds at least a 4 million years ghost lineage to the paleontological record of this mammals.

Key words: Notoungulata, Hegetotheriidae, Systematics, Colhuehuapian, Patagonia.

INTRODUCCIÓN

Los Hegetotheriidae Ameghino, 1894 constituyen un clado de ungulados pertenecientes al orden Notoungulata, el grupo de ungulados endémicos de América del Sur más diverso tanto taxonómica como morfológicamente. Son animales de tamaño pequeño a mediano, algunos de aspecto gliriforme, reconocidos desde el Oligoceno tardío hasta el Pleistoceno (Loomis, 1914; Cerdeño y Bond, 1998). Desde el punto de vista dentario, se caracterizan por presentar los primeros incisivos y los molariformes euhipsodontes, con cemento, molares superiores e inferiores sin fosetas/fosétidas, los inferiores con un profundo pliegue labial (Sinclair, 1909; Loomis, 1914; Cifelli, 1993; Croft *et al.*, 2004). El género mejor conocido y que da nombre a la familia es *Hegetotherium* Ameghino, 1887, descrito originalmente para capas de edad Santacrucense (Mioceno temprano terminal). Actualmente se reconocen 11 géneros agrupados tradicionalmente en dos subfamilias: Hegetotheriinae Ameghino, 1894 y Pachyrukhinae Kraglievich, 1934, aunque la monofilia de Hegetotheriinae ha sido tema de debate (Croft y Anaya, 2006; Billet *et al.*, 2009; Reguero y Prevosti, 2010).

Los hegetotéridos han sido interpretados como estrechamente relacionados con los Archaeohyracidae Ameghino, 1897 (Simpson, 1967; Croft *et al.*, 2003), un grupo heterogéneo de notoungulados paleógenos que comparten algunos rasgos derivados con los hegetotéridos, pero que retienen aún algunos caracteres primitivos (e.g. molariformes protohypsodontes, con fosetas/fosétidas y sin cemento, incisivos menos desarrollados, etc.; véase Billet *et al.*, 2009 para *Archaeohyrax*). Análisis cladísticos más recientes han concluido que los hegetotéridos tendrían una relación de ancestralidad común con los miembros más tardíos de Archaeohyracidae (Cifelli, 1993; Billet *et al.*, 2009).

Diversos estudios recientes han revisado la taxonomía de los miembros más tempranos (Reguero y Cerdeño, 2005) y más tardíos (Cerdeño y Bond, 1998; Cerdeño y Montalvo, 2002) de Hegetotheriidae, pero pocos se han enfocado en los representantes del Mioceno temprano y medio (Croft y Anaya, 2006). Ciertamente, el conocimiento de la diversidad de los hegetotéridos es particularmente deficiente para capas del Mioceno temprano asignadas a la Edad Mamífero Colhuehuapense. Para esta edad, los

únicos registros conocidos son los de *Pachyrukhos politus* Ameghino, 1902 y dientes aislados de *Hegetotherium* sp. (Ameghino, 1902), presuntamente provenientes de capas colhuehuapenses expuestas en la Barranca Sur del lago Colhue Huapi, provincia de Chubut (Figura 1). A ello se añade un cráneo muy pobremente preservado proveniente del Miembro Trelew de la Formación Sarmiento en Bryn Gwyn, en el valle inferior del río Chubut (Figura 1), descrita por Bordas (1939) como *Hegetotherium novum*.

En esta contribución se describe un nuevo hegetoterio con base en materiales provenientes de estratos colhuehuapenses expuestos en la Barranca Sur del río Chubut en Bryn Gwyn, frente a la ciudad de Gaiman (Figura 1), de la misma localidad y nivel que el holotipo de *Hegetotherium novum*, así como de otras localidades presuntamente de la misma edad en Río Negro y Neuquén. Se discuten las relaciones filogenéticas y el significado evolutivo de los caracteres dentarios y craneanos.

ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

AMNH: American Museum of Natural History, New York; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires; MEGP: Museo Educativo de Geología y Paleontología, General Roca, Provincia de Río Negro; MOZ-PV: Museo Prof. Juan Olsacher, Colección de Paleontología de Vertebrados, Zapala, Provincia del Neuquén.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden Notoungulata Roth, 1903
Suborden Typotheria Zittel, 1893
Familia Hegetotheriidae Ameghino, 1894
Hegetotheriopsis género nuevo

Especie Tipo. *Hegetotheriopsis sulcatus* n. sp.

Etimología. Del género *Hegetotherium* Ameghino, 1887 y del griego *opsis*: similar a.

Distribución. Edad Colhuehuapense, Mioceno temprano. Centro y norte de Patagonia.

Diagnosis. Igual a la de la especie tipo

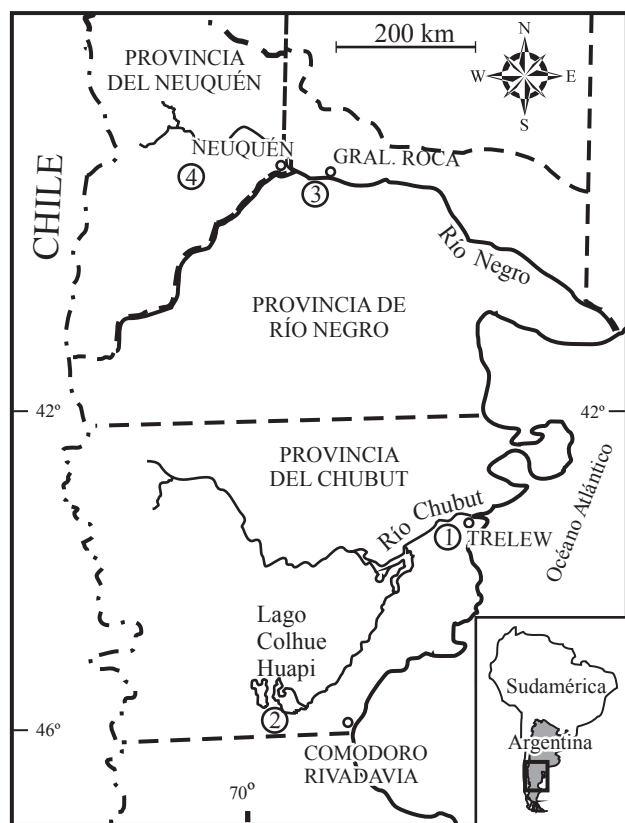


Figura 1. Mapa del centro-norte de Patagonia mostrando la ubicación de las localidades fósilíferas mencionadas en el texto. 1: Bryn Gwyn; 2: Barranca Sur del lago Colhue Huapi; 3: Paso Córdova; 4: Barda Negra.

Hegetotheriopsis sulcatus especie nueva (Figuras 2 y 3)

Holotipo. MACN Pv CH2015, porción izquierda de rostro y paladar con P1-M3.

Etimología. Del latín *sulcatus*: surcado, en referencia a la presencia de un surco lingual en los molares superiores.

Material referido. MACN Pv CH2014, ambas ramas mandibulares con p3-m3, sin la porción sinfisaria ni ramas ascendentes; MACN Pv CH2012, ambas ramas mandibulares y porción sinfisaria con las bases de los incisivos y caninos de ambos lados, p2-p4 y parte anterior del m1 izquierdos, bases del p2-p4 y m1 completo de lado derecho; MACN Pv CH2011, porción mandibular izquierda y parte de la sínfisis con las bases del i3 y c, p2-p4 y trigónido del m1; MEGP 100, fragmento mandibular izquierdo con m1-m2; MOZ-PV 1021, fragmento mandibular derecho con m1-m2; MOZ-PV 906, fragmento de maxilar derecho con M1-M3 incompletos; MOZ-PV 1020, fragmento mandibular derecho con m1-m2 incompletos, MOZ-PV 1026, fragmento mandibular izquierdo con m1-m2; MOZ-PV 1120, fragmento mandibular derecho con m1-m2; MOZ-PV 910, molariformes aislados; MOZ-PV 1036, molariformes aislados.

Procedencia. El holotipo y los ejemplares MACN Pv CH2011, 2012, y 2014 provienen de un depósito de cal-

creta nodular ubicado en la base del Miembro Trelew de la Formación Sarmiento en “La Cantera” (Bown y Fleagle, 1993), Bryn Gwyn, margen sur del valle inferior del río Chubut, Provincia del Chubut (Figura 1) (Simpson, 1935; Mendía y Bayarsky, 1981; Fleagle y Bown, 1983; Bown y Fleagle, 1993; Scasso y Bellosi, 2004). MACN Pv 15298 y MEGP 100 provienen de un nivel de calcirrudita ubicado en la sección inferior de la Formación Chichinales en Paso Córdova (Barrio *et al.*, 1989; fig. 2; Kramarz *et al.*, 2004), margen sur del valle superior del Río Negro, Provincia de Río Negro (Figura 1). Los ejemplares MOZ-PV provienen de un depósito tobáceo ubicado en las capas inferiores de la Formación Cerro Bandera aflorante en la pendiente nor-occidental de la Barda Negra, Departamento de Zapala, Provincia del Neuquén (Kramarz *et al.*, 2005; 2011) (Figura 1). Todos estos depósitos han sido asignados a la Edad Mamífero Colhuehuapense (Mioceno temprano) (Vucetich *et al.*, 2010), aunque recientemente Kramarz *et al.* (2011) sugirieron que los depósitos portadores de mamíferos de la Formación Cerro Bandera aflorantes en la Barda Negra de Neuquén podrían ser algo más antiguos que los de Bryn Gwyn y Paso Córdova.

Diagnosis. Hegetoterio con molariformes euhipsodontes, con cemento, sin fosetas en estadios adultos. Suave pliegue o surco en el centro de la pared lingual de los molares superiores (mucho menos marcado que en *Prosotherium* y *Propachyrhukos* Ameghino, 1897), P1 sin surco lingual, P1-P2 no reducidos, P3-P4 de aspecto molariforme, surco parastilar vestigial en P2-M3, M3 no reducido y sin muesca en la pared distal. Borde anteorbital sin placa cigomática.

Descripción. El espécimen MACN Pv CH2015 consiste en una porción anterior de cráneo con P1-M3 izquierdos. El cráneo preserva el maxilar izquierdo, parte del paladar, la raíz del arco cigomático izquierdo, la parte más posterior del nasal izquierdo y la más anterior de los frontales (Figura 2). La porción anteorbitaria del maxilar es mayormente plana, tornándose gradualmente convexa hacia su contacto con el nasal, de manera que es visible en vista dorsal, como en *Archaeohyrax* Ameghino, 1897. En *Hegetotherium*, en cambio, el maxilar es algo cóncavo y queda mayormente excluido del techo del rostro. El foramen infraorbitario está ubicado a la altura del margen anterior del M1; es proporcionalmente más grande que en *Hegetotherium mirabile*, su contorno es cuadrangular y no elíptico como en esta última especie y como en *Hemihegetotherium achathaleptum* Rovereto, 1914. La porción cigomática del maxilar entre el foramen anteorbitario y el borde anterior de la órbita es marcadamente convexa, como en *Archaeohyrax*, indicando claramente la ausencia de la placa cigomática, presente en la mayoría de los hegetotéridos. La sutura del nasal con el frontal es fuertemente crenulada y cóncava hacia adelante, indicando que los frontales penetraban profundamente entre los nasales. Si bien las suturas del maxilar con el frontal y con el hueso lacrimal no son claramente discernibles, el maxilar no parece extenderse más posteriormente que el nasal. La porción preservada del margen anterior de la

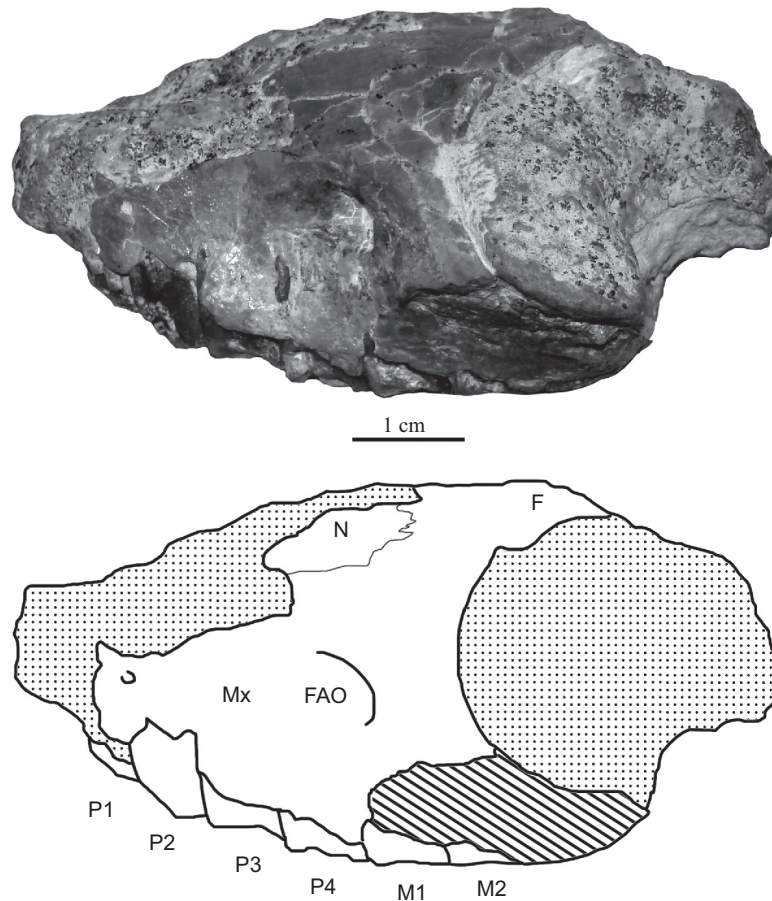


Figura 2. *Hegetotheriopsis sulcatus* n. gen. et sp.. MACN Pv CH2015 (Holotipo), fotografía y esquema de porción izquierda de rostro, en vista lateral. Las áreas punteadas denotan relleno de matriz, las áreas rayadas denotan rotura de hueso. F: frontal; FAO: foramen anteorbitario; Mx: maxilar; N: nasal.

órbita forma una amplia curva sugiriendo que la órbita era moderadamente grande. El borde anteorbitario presenta una pequeña muesca aproximadamente donde se ubicaría la sutura entre el frontal y el hueso lacrimal, rasgo no observado en otros taxones comparados.

Todos los dientes preservados en el holotipo (Figura 3.1) son euhypsodontes y recubiertos de una fina capa de cemento, únicamente en la cara lingual y posterior.

El P1 es proporcionalmente más grande que en *Hegetotherium mirabile* y en *Hegetotherium novum*. La corona está implantada en forma oblicua, de manera que la base está algo dirigida hacia adelante. El diente está incompleto en su porción anterolabial, aunque parece haber tenido un tenue surco anterolabial y sección transversal subtriangular, más ancha posteriormente y más larga del lado labial, y con la pared posterior algo convexa. En *Prohegetotherium sculptum* Ameghino, 1897 el P1 es más marcadamente triangular, la pared posterior es más plana y presenta parastilo más prominente. En *Hegetotherium mirabile* y *Hegetotherium novum* el P1 es de sección más elíptica.

Los P2-P4 son sub-molariformes, de sección trapezoi-

dal, moderadamente imbricados, aumentando gradualmente de tamaño, especialmente en longitud. El P2 está implantado en forma oblicua, casi como el P1, y la pared posterior es recta, mientras que en P3 y P4 la implantación es casi vertical y la pared posterior es convexa, especialmente en el P4. Los tres dientes presentan un surco parastilar moderado pero evidente. En *Hegetotherium novum* y en *Hemihegetotherium achathaleptum* la pared lingual del P2 es cóncava, y en estas especies y en *Hegetotherium mirabile* los premolares son proporcionalmente más pequeños en relación al tamaño de los molares.

Los M1 y M2 son sub-iguales en forma y tamaño. El grado de imbricación y la sección transversal es similar a la de *Hegetotherium mirabile*, pero difieren por presentar surco parastilar algo más conspicuo y un surco vertical en la pared lingual, aproximadamente en la mitad de su longitud anteroposterior. Este último rasgo recuerda fuertemente al observado en *Archaeohyrax* y otros arqueohirácidos (*sensu* Simpson, 1967) y es mucho menos penetrante que el que caracteriza a los molares de *Propachyrhinos* y *Prosotherium*. Dicho surco lingual se continúa a lo largo de toda la altura expuesta de los molares. En molares aislados aquí referidos

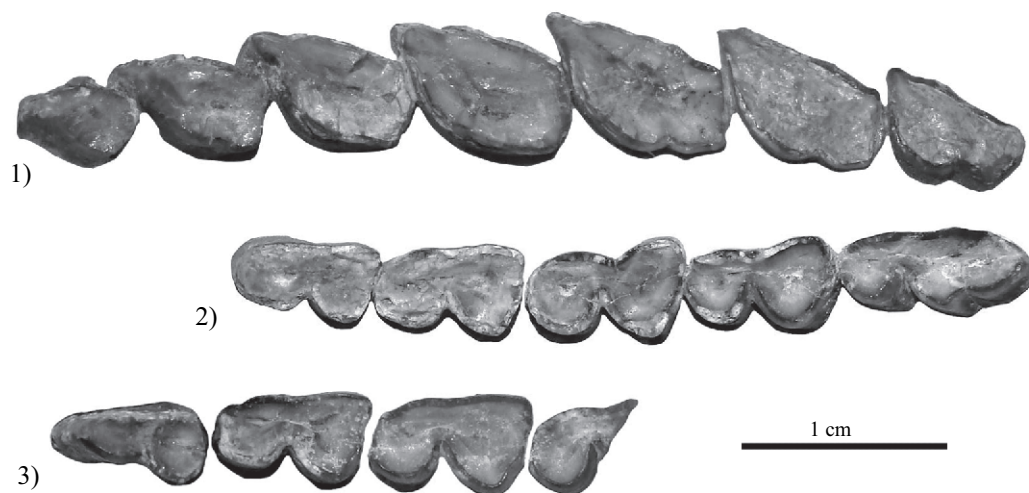


Figura 3. Molariformes superiores e inferiores de *Hegetotheriopsis sulcatus* n. gen. et sp. en vista oclusal. 1: MACN Pv CH2015 (Holotipo), P1-M3 izquierdos. 2: MACN Pv CH2014, p3-m3 derechos (mostrados como izquierdos). 3: MACN Pv CH2012, p2-p4 y porción anterior de m1 izquierdos.

a *Hegetotheriopsis sulcatus* (MOZ-PV 1036) se observa que dicho surco se extiende hasta la base preservada de la corona, sugiriendo que se mantiene constante con el desgaste. Esta estructura no parece ser equivalente al surco postero-lingual descrito para los molariformes de *Sallatherium* Reguero y Cerdeño, 2005 y *Prohegetotherium* (Reguero y Cerdeño, 2005), también presente en el M3 de algunos ejemplares de *Hegetotherium mirabile* (ej. MACN A 3336-37), ya que es más penetrante y de posición más anterior. El M3 presenta los mismos rasgos que los otros dos molares, pero es un poco más pequeño y proporcionalmente más angosto en su porción posterior. La proyección posterior del metastilo es poco marcada y la pared posterior no presenta una muesca característica de *Prohegetotherium sculptum* y *Hegetotherium mirabile*. En *Hegetotherium novum* los molares son mucho más alargados e imbricados, y el M3 es mucho menor que los otros molares.

Si bien no se han recuperado dientes inferiores asociados a los superiores, se refieren aquí en forma tentativa varios fragmentos mandibulares con dientes debido a que éstos son coincidentes en tamaño con los dientes superiores del holotipo (ver Tabla 1), y por presentar, al igual que en los superiores, premolares proporcionalmente no reducidos. Por el contrario, en *Hegetotherium novum* los premolares superiores son más pequeños en proporción a los molares, por lo que se descarta que estos ejemplares correspondan a esa especie. Además, al menos los m1-m2 de los ejemplares aquí referidos a *Hegetotheriopsis sulcatus* presentan una marcada inflexión lingual que podría tener correspondencia oclusal con el surco lingual observado en los molares superiores del holotipo.

De los dientes inferiores anteriores, sólo se han preservado parte de sus bases en los ejemplares MACN Pv CH2011 y CH2012. Aunque su morfología no es claramente distinguible, las bases de los incisivos son de contorno sub-

circular, implantadas en forma procumbente. La base del i1 es algo más grande que la del i2, aunque sin llegar a estar hipertrofiado. La base del canino es algo más comprimida y grande que la del i3 y separada de ésta por un diminuto diastema. La base del p1, preservada en el MACN Pv CH2011, es de contorno simple, sub-cuadrangular, más largo que ancho y más pequeño que el canino.

El p2 (Figura 3.3) es comprimido labiolingualmente y acuminado anteriormente, por lo que el contorno es aproximadamente triangular. La pared lingual es recta y en la labial presenta una moderada inflexión entre el trigónido y el talónido. Esta morfología recuerda claramente a la de *Archaeohyrax* y difiere de la de *Hegetotherium*, en el que el p2 es proporcionalmente más pequeño y corto, y presenta una marcada inflexión sobre la pared lingual. Los p3-p4 (Figura 3.2 a 3.3) son sub-molariformes, netamente bilobulados, con la pared lingual recta a ligeramente convexa y un marcado surco labial que penetra hasta cerca de la mitad del diámetro transversal de la corona. Labialmente, el lóbulo anterior es redondeado y el posterior es ligeramente triangular. La pared posterior es recta y transversa al eje anteroposterior, por lo que no existe imbricación entre los dientes. El p4 es un poco más grande que el p3, el surco labial es proporcionalmente más penetrante y el lóbulo posterior transversalmente más ancho. Los m1-m2 (Figura 3.2) son similares en tamaño y forma al p4, pero difieren por presentar el surco labial un poco más penetrante y por la presencia de una inflexión en la mitad del largo de la pared lingual, aproximadamente entre el trigónido y el talónido. El lóbulo posterior se proyecta más lingualmente que el anterior. La pared posterior es ligeramente convexa y la imbricación entre dientes es muy tenue o nula. En el m3 (Figura 3.2) el lóbulo anterior es más pequeño y redondeado que en m1 y m2, el lóbulo posterior es mucho más alargado y la pared lingual es plana. El surco sobre la pared labial del

lóbulo posterior es moderado y no llega a definir un tercer lóbulo. En términos generales, los premolares posteriores y los molares difieren de los de *Hegetotherium* por presentar mucha menos imbricación, lóbulos comparativamente más robustos, el anterior más grande y de contorno más redondeado y el posterior menos acuminado labialmente, y surco labial comparativamente más abierto, más transverso y menos penetrante, por lo que el istmo que une ambos lóbulos es proporcionalmente más ancho. Además, en *Hegetotherium* la pared lingual de los dientes es ligera a marcadamente convexa, excepto por una pequeña inflexión cerca del ángulo posterolingual del diente. Precisamente, estos rasgos que lo diferencian de *Hegetotherium* son los que lo asemejan a *Archaeohyrax*, aunque en éste último el surco labial es aún más superficial y retiene fosétidas en la superficie oclusal aún en estado avanzado de desgaste. Comparado con ejemplares referidos a *Prohegetotherium schiaffinoi* provenientes de Salla (Bolivia), los premolares de *Hegetotheriopsis sulcatus* son comparativamente más grandes en relación al tamaño de los molares y el lóbulo posterior del m3 es más alargado y con surco labial accesorio más conspicuo. Comparado con *Sallatherium*, coincide en presentar surco labial poco penetrante y abierto, pero difiere por presentar canino (ausente en *Sallatherium*), lóbulo anterior de los molares proporcionalmente más grande y redondeado, surco labial del talónido del m3 más marcado.

De los restos mandibulares recuperados, sólo se han preservado parte de la rama horizontal. El cuerpo mandibular es comparativamente más robusto que en *Hegetotherium*. La sínfisis es baja y algo procumbente. El foramen mentoniano se ubica al nivel del canino.

Afinidades filogenéticas de *Hegetotheriopsis sulcatus*

Los molariformes preservados del holotipo de *Hegetotheriopsis sulcatus* coinciden con los de *Hegetotherium mirabile* y otros hegetotéridos por ser

dientes columnares, euhipsodontes, con cemento, de sección trapezoidal y superficie oclusal completamente simplificada. Sin embargo, la presencia de un ligero surco vertical persistente sobre la cara lingual de los molares recuerda sugestivamente a la condición observada en *Protarchaeohyrax* Reguero, Croft, Flynn y Wyss, 2003, y en ciertos estados ontogenéticos de *Archaeohyrax* y *Archaeotypotherium* Roth, 1903 (Billet *et al.*, 2009). De la misma forma, la ausencia de placa cigomática en el cráneo difiere de la de todos los hegetotéridos (excepto *Sallatherium*) y coincide con la de los arqueohirácidos. Análogamente, los restos mandibulares referidos aquí tentativamente a *Hegetotheriopsis sulcatus* también exhiben rasgos combinados de hegetotéridos y arqueohirácidos.

Para evaluar la posición filogenética de *Hegetotheriopsis sulcatus* se efectuó un análisis cladístico basándose en la matriz de caracteres publicada por Billet *et al.* (2009), en la que se analizaron 16 caracteres dentarios, 22 caracteres craneanos y uno postcraneano en 15 taxones. Para el análisis de la matriz de datos se utilizaron los mismos parámetros de búsqueda aplicados por Billet *et al.* (2009). En el análisis se evaluaron los caracteres en *Hegetotheriopsis sulcatus* asumiendo que los restos mandibulares descritos más arriba son efectivamente co-específicos con el holotipo. Se incluyó además a *Prohegetotherium sculptum* Ameghino, 1897, taxón interpretado previamente como ancestral de *Hegetotherium*, e indirectamente de hegetoterinos más modernos (Loomis, 1914; Simpson *et al.*, 1962; Reguero y Prevosti, 2010) o incluso como un hegetotérido basal (Paz y Kramarz, 2008). La codificación de los caracteres de *Prohegetotherium sculptum* se basó exclusivamente en los ejemplares que componen el sintipo original de la especie (MACN A 52-443, 52-444) y en el AMNH 2965, asignado a esta especie por Chaffee (1952: lám. 16, 2-3). También se incluyó a *Hegetotherium novum*, el único taxón nominal de Hegetotheriinae hasta ahora reconocido para la edad Colhuehuapense. La asignación de los estados de carácter para *Hegetotheriopsis sulcatus*, *Prohegetotherium sculptum*

Tabla 1. Medidas dentarias de *Hegetotheriopsis sulcatus* n. gen. et sp. (en mm). Las medidas indicadas con * son aproximadas. DAP: máximo diámetro anteroposterior. DT: máximo diámetro transversal.

Espécimen		P1	P2	P3	P4	M1	M2	M3	P3-M3	P1-M3
MACN Pv CH2015	DAP	3.9*	6.2*	7.9	8.2	8.0	8.3	7.4	37.1	46.5
	DT	3.2*	4.0	4.8	5.0	5.3	5.0	4.2		
			p2	p3	p4	m1	m2	m3	p3-m3	
MACN Pv CH2014	DAP		-	6.0	6.9	7.2	7.1	8.9	37.4	
	DT		-	3.8	4.5	4.6	4.5	3.7		
MACN PV CH2011	DAP		5.0*	7.1	8.0	7.6	-	-	-	
	DT		3.1*	4.3	5.0	4.9	-	-	-	
MACN PV CH2012	DAP		5.8	6.9	7.4	-	-	-	-	
	DT		3.2	4.3	4.4	-	-	-	-	
MEGP 100	DAP		-	-	-	7.1	7.2	-	-	
	DT		-	-	-	4.4	4.3	-	-	

y *Hegetotherium novum* se muestra en la Tabla 2.

Como resultado se obtuvo un único árbol más parsimonioso de 63 pasos (ci=76, ri=88) en el que *Hegetotheriopsis sulcatus* se ubica como grupo hermano de todos los restantes hegetotéridos, incluyendo a *Hegetotherium novum* (Figura 4). Esta posición está sustentada por cinco sinapomorfias no ambiguas: superficie del M3 menor que la del M2 [carácter 4(1)], m1-m2 con forma regular en todos los estados de desgaste [carácter 10(1)], conexión lingual única entre el trigónido y el talónido en los molares inferiores [carácter 11(1)], surco labial en el talónido del m3 bien marcado [carácter 13(2)] y molariformes euhipsodontes [carácter 14(3)]. *Hegetotheriopsis sulcatus* queda excluido del clado conformado por los restantes hegetotéridos por carecer de las siguientes sinapomorfias: pared lingual de los molares superiores persistentemente plana y larga [carácter 6(1)] y presencia de placa cigomática [carácter 24(1)]. La posición de *Hegetotheriopsis sulcatus* resulta ser exactamente la misma si se restringe la designación de estados de caracteres al ejemplar holotipo, excluyendo los materiales aquí referidos tentativamente a esta especie (mandíbulas con dentadura) y codificando como interrogantes todos los caracteres concernientes a la dentadura inferior (caracteres 8 – 13, 36 y 37). En cualquiera de los casos, estos análisis indican que la presencia de un surco lingual en los molares superiores de *Hegetotheriopsis* [carácter 6(0)] es un rasgo plesiomórfico, pero su persistencia a lo largo de toda la altura de la corona [carácter 2(0)] resulta ser una reversión autapomórfica de este taxón.

Por su parte, *Hegetotherium novum* no se agrupa con *Hegetotherium mirabile*, sino que se posiciona como grupo hermano del clado conformado por Pachyrukhinae + los restantes hegetotherinos (Figura 4). La exclusión de *Hegetotherium novum* de este clado está determinada por la carencia de una sinapomorfia: I1 hipertrofiado [carácter 1(2)]. Este resultado señala además que *Hegetotherium novum* debería ser transferido a un género aparte.

Otro resultado notable es la posición de *Prohegetotherium sculptum* anidado dentro del clado Hegetotheriinae, como grupo hermano de *Sallatherium* + *Prohegetotherium schiaffinoi* (Kraglievich, 1932) (Figura 4). Este resultado indica que el género *Prohegetotherium*, tal como actualmente está conformado, es parafilético, confirmando lo sugerido por Billet *et al.* (2009). Consecuentemente, la asignación genérica de *Prohegetotherium schiaffinoi*, o incluso la de *Sallatherium altiplanense*, debe ser revaluada. Adicionalmente, el resto craneano más completo disponible

de *Prohegetotherium sculptum* (MACN A 52-444, parte del sintipo original) presenta en la pared lateral del rostro una lámina del maxilar lateral al foramen anteorbitario, ausente en *Prohegetotherium schiaffinoi* y otros hegetotherinos. El extremo anterior de dicha lámina no está preservado en el MACN A 52-444, impidiendo determinar si la misma forma una espina lateral (carácter 34), característica de los Pachyrukhinae. Sin embargo, la conformación de la porción preservada, ocultando al foramen en vista lateral, recuerda sugestivamente a la condición de los Pachyrukhinae. El hallazgo de materiales craneanos más completos podría revelar mayores afinidades de este taxón con los Pachyrukhinae, y por lo tanto una posición aún más alejada de *Prohegetotherium schiaffinoi*.

Más allá de la posición de *Hegetotheriopsis sulcatus*, “*Hegetotherium*” *novum* y *Prohegetotherium sculptum*, es destacable que la posición de los restantes taxones analizados es básicamente idéntica a la obtenida en el árbol de consenso por regla de mayoría de Billet *et al.* (2009: fig. 24B). De esta manera, se corrobora la monofilia de Hegetotheriinae en tanto se excluya “*Hegetotherium*” *novum*.

CONCLUSIONES

El registro de notoungulados hegetotéridos para la edad Colhuehuapense estaba limitado a *Pachyrukhos politus*, dientes aislados asignados por Ameghino (1902) a *Hegetotherium* (presuntamente provenientes del Miembro Colhue Huapi de la Formación Sarmiento en la Barranca Sur del Lago Colhue Huapi) y “*Hegetotherium*” *novum* (del Miembro Trelew de la Formación Sarmiento en Bryn Gwyn). *Hegetotheriopsis sulcatus* n. gen. et sp., descrito aquí con base en un fragmento anterior de cráneo con dientes procedente del mismo nivel y misma localidad, difiere de “*Hegetotherium*” *novum* y de todos los otros hegetotéridos conocidos por presentar molares superiores con un leve surco vertical lingual. Además, presenta una combinación única de caracteres previamente conocidos para los notoungulados arqueohirácidos (e.g. ausencia de placa cigomática en el borde anteorbital, premolares anteriores no reducidos en tamaño) y de otros que caracterizan a los hegetotéridos (e.g. molariformes euhipsodontes, con superficie oclusal trapezoidal completamente simplificada). Algunos fragmentos mandibulares aislados con dentadura referidos tentativamente aquí a *Hegetotheriopsis sulcatus*

Tabla 2. Ampliación de la matriz de caracteres de Billet *et al.* (2009) con la codificación de estados de caracteres para *Hegetotheriopsis sulcatus* n. gen. et sp., *Prohegetotherium sculptum* Ameghino, 1897 y *Hegetotherium novum* Bordas, 1939.

Taxón	10	20	30	39
<i>Hegetotheriopsis sulcatus</i>	?0?1?0?001	1?23?7?7?7?	0110?7?7?7?	?7?00?7?7?
<i>Prohegetotherium sculptum</i>	?1?1?1?011	1?13?7?7?7?	?7?11?7?7?7?	?7?7?0?7?7?
<i>Hegetotherium novum</i>	1111?1?7?7?	?7?300?7?7?	?1111?7?7?7?	?7?7?0?7?7?

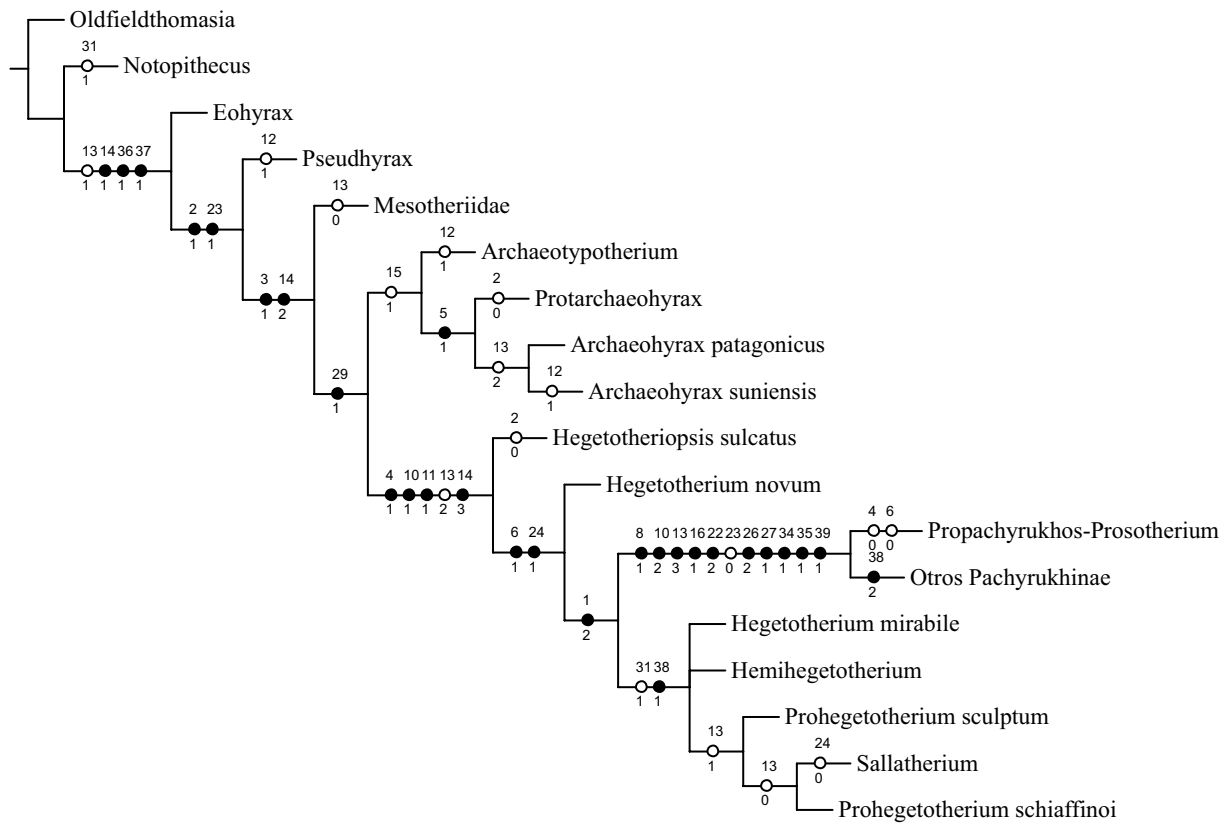


Figura 4. Único árbol más parsimonioso ($l=63$, $ci=76$, $ri=88$) mostrando las relaciones filogenéticas de *Hegetotheriopsis sulcatus* n. gen. et sp., obtenido mediante búsqueda exhaustiva a partir de la matriz de datos morfológicos de Billet *et al.* (2009: apéndices 4 y 5) con la adición de los taxones discutidos en el texto (Tabla 2). Los estados de carácter indicados con círculos blancos indican homoplasias.

también presentan caracteres dentarios combinados de arqueohirácidos y hegetotéridos. Los análisis cladísticos basados en la ampliación de la matriz de datos morfológicos elaborada por Billet *et al.* (2009) permiten concluir que *Hegetotheriopsis sulcatus* es el hegetotérido conocido más tempranamente divergente, ya sea asumiendo que los restos mandibulares son co-específicos con el holotipo como si se los excluye del análisis. Por lo tanto, *Hegetotheriopsis sulcatus*, como así también “*Hegetotherium*” *novum*, no puede ser clasificado dentro de Hegetotheriinae ni Pachyrukhinae, las dos subfamilias en las que tradicionalmente se incluyen a todos los hegetotéridos. Los análisis también permiten corroborar la monofilia de Hegetotheriinae sustentada en caracteres no dentarios. *Prohegetotherium sculptum* queda incluida dentro de éste clado, pero sin formar un grupo monofilético con *Prohegetotherium schiaffinoi*. Más aún, si se confirmara la presencia de una espina del maxilar lateral al foramen infraorbitario, tal como lo sugiere el ejemplar MACN A 52-444, *Prohegetotherium sculptum* podría ser interpretado como un Pachyrukhinae basal. En cualquiera de los casos, los resultados sugieren que *Prohegetotherium schiaffinoi* no debería codificarse en futuros análisis como representando al género *Prohegetotherium*.

Croft y Anaya (2006) destacaron la existencia de importantes hiatos temporales en el registro de Hegetotheriidae.

Ciertamente, la edad Deseadense de *Sallatherium* y las especies agrupadas en el género *Prohegetotherium* indica que la diferenciación de los linajes que originaron a los hegetoterinos miocénicos (*i.e.* *Hegetotherium* y *Hemihegetotherium*) habría ocurrido con anterioridad al Oligoceno tardío. Los ejemplares sobre los que Ameghino (1902) reportó el registro de *Hegetotherium* en sus “*Couches à Colpodon*” (Colhuehuapense) no pudieron ser localizados en las colecciones del MACN. Sin embargo, nuevos materiales procedentes del Miembro Trelew de la Formación Sarmiento en Bryn Gwyn (*e.g.* MACN Pv CH2016) permiten corroborar el registro de este taxón en capas colhuehuapenses, completando parcialmente el hiato para este género. De cualquier manera, la posición filogenética de *Hegetotheriopsis* y de “*Hegetotherium*” *novum* sugiere que su diferenciación habría sido aún más temprana que la de todos los restantes hegetotéridos. Si bien aún no existen fechados absolutos para las capas portadoras de mamíferos colhuehuapenses del Miembro Trelew, éstas serían de edad equivalente al *Lower Fossil Zone* del Miembro Colhue Huapi de la Formación Sarmiento en la Barranca Sur del Lago Colhue Huapi (Vucetich *et al.*, 2010), datado entre 20.4 y 20.0 m.a. (Ré *et al.*, 2010). Por lo tanto, la presencia de *Hegetotheriopsis* en capas colhuehuapenses introduce un nuevo linaje fantasma de al menos 4 m.a. en el registro de los hegetotéridos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos agradecer a Raúl Ortiz (MEGP), Claudia Tambusi (MLP), Ana María Ribeiro (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) Alberto Garrido (MOZ), Michelle Arnal (MACN) y Leonardo Filippi (Museo Carmen Funes, Neuquén) por su valiosa colaboración durante los trabajos de campo. A Thomas Bown y John Fleagle (Stony Brook University, New York), por haber colectado los ejemplares aquí descritos de Chubut, los que junto con varios miles de otros ejemplares, representan un invaluable aporte a las colecciones de paleovertebrados de MACN. A los revisores D. Croft y M. Bond por sus oportunos comentarios y sugerencias. A Marcelo Reguero (MLP) por brindarnos fotografías de *Sallatherium altiplanense*. Este trabajo es una contribución a los proyectos PIP 6018 y 0276 financiados por CONICET.

REFERENCIAS

- Ameghino, F., 1887, Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el museo de La Plata: Boletín del Museo de La Plata, 1, 1-26.
- Ameghino, F., 1894, Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie: Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba, 13, 259-455.
- Ameghino, F., 1897, Les mammifères crétacés de l'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*: Boletín del Instituto Geográfico Argentino, 18, 406-521.
- Ameghino, F., 1902, Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*: Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba, 17, 71-138.
- Barrio, C., Carlini, A.A., Goin, F.J., 1989, Litogénesis y antigüedad de la Formación Chichinales de Paso Córdoba (Río Negro, Argentina), en IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, 1986, Actas, 4, 149-156.
- Billet, G., Patterson, B., de Muizon, C., 2009, Craniodental anatomy of late Oligocene archaehyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypothesis: Zoological Journal of the Linnean Society, 155, 458-509.
- Bordas, A.F., 1939, Diagnóstico de algunos mamíferos de las capas con *Colpodon* del Valle del Río Chubut (República Argentina): Physis, 14, 413-433.
- Bown, T.M., Fleagle, J.G., 1993, Systematics, biostratigraphy and dental evolution of the Palaeothentidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America: Paleontological Society Memoir, 29, 1-76.
- Cerdeño, E., Bond, M., 1998, Taxonomic revision and phylogeny of *Paedotherium* and *Tremacyllus* (Pachyrhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the late Miocene to Pleistocene of Argentina: Journal of Vertebrate Paleontology, 18, 799-811.
- Cerdeño, E., Montalvo, C., 2002, Los Hegetotheriinae (Hegetotheriidae, Notoungulata) del Mioceno superior de la provincia de La Pampa, Argentina: Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s., 4, 35-43.
- Chaffee, R.G., 1952, The Deseadan vertebrate fauna of the Scarrit Pocket, Patagonia: Bulletin of the American Museum of Natural History, 98(6), 507-562.
- Cifelli, R.L., 1993, The phylogeny of the native South American ungulates, en Szalay, F.S., McKenna, M.C. (eds.), Mammal Phylogeny: New York, Springer-Verlag, 195-216.
- Croft, D.A., Anaya, F., 2006, A new Middle Miocene hegetotheriid (Notoungulata: Typotheria) and a phylogeny of the Hegetotheriidae: Journal of Vertebrate Paleontology, 26(2), 387-399.
- Croft, D.A., Bond, M., Flynn, J.J., Reguero, M.A., Wyss, A.R., 2003, Large archaehyracids (Typotheria, Notoungulata) from central Chile and Patagonia including a revision of *Archaeotypotherium*: Fieldiana Geology, 49, 1-38.
- Croft, D.A., Flynn, J.J., Wyss, A.R., 2004, Notoungulata and Litopterna of the Early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile: Fieldiana Geology, 50, 1-52.
- Fleagle, J.G., Bown, T.M., 1983, New Primate Fossil from Late Oligocene (Colhuehuapian) Localities of Chubut Province, Argentina: Folia Primatologica, 41, 240-266.
- Kraglievich, L., 1932, Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas: Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo, 3, 1-65.
- Kraglievich, L., 1934, La antigüedad Pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron: Montevideo, El Siglo Ilustrado, 136 p.
- Kramarz, A., Garrido, A., Ribeiro, A.M., Ortiz, R., 2004, Nuevos registros de vertebrados fósiles de la Formación Chichinales, Mioceno Temprano de la provincia de Río Negro, Argentina: Ameghiniana, 41, 53R.
- Kramarz, A., Garrido, A., Forasiepi, A., Bond, M., Tambussi, C., 2005, Estratigrafía y vertebrados (Mammalia – Aves) de la Formación Cerro Bandera, Mioceno Temprano de la provincia del Neuquén, Argentina: Revista Geológica de Chile, 32(2), 273-291.
- Kramarz, A., Tejedor, M., Forasiepi, A., Garrido, A., 2011, New early Miocene primate fossils from Northern Patagonia, Argentina: Journal of Human Evolution, 62, 186-189.
- Loomis, F.B., 1914, The Deseado Formation of Patagonia: Amherst, Rumford Press, Concord, N. H., 232 p.
- Mendia, J.E., Bayarsky, A., 1981, Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del Río Chubut, en VIII Congreso Geológico Argentino, San Luis, Actas, 3, 593-606.
- Paz, E., Kramarz, A., 2008, Hegetotheriidae del Mioceno Temprano de Gaiman, Provincia de Chubut: Ameghiniana, 45(4), 31R.
- Ré, G.H., Bellosi, E.S., Heizler, M., Vilas, J.F., Madden, R.H., Carlini, A.A., Kay, R.F., Vucetich, M.G., 2010, A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca, en Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F. (eds.), The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia: Cambridge, Cambridge University Press, 46-58.
- Reguero, M., Cerdeño, E., 2005, New Late Oligocene Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) from Salla, Bolivia: Journal of Vertebrate Paleontology, 25(3), 674-684.
- Reguero, M., Prevosti, F.J., 2010, Rodent-like notoungulates (Typotheria) from Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: Phylogeny and systematics, en Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F. (eds.), The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia: Cambridge, Cambridge University Press, 152-162.
- Reguero, M., Croft, D., Flynn, J., Wyss, A., 2003, Small Archaehyracids (Typotheria, Notoungulata) from Chubut Province, Argentina, and Central Chile: Implications for Trans-Andean Temporal Correlation: Fieldiana Geology, N.S., 48, 1-18.
- Roth, S., 1903, Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles del Cretáceo superior y Terciario inferior de la Patagonia: Revista del Museo de La Plata, 11, 133-158.
- Rovereto, C., 1914, Los estratos araucanos y sus fósiles: Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires, 25, 1-247.
- Scasso, R.A., Bellosi, E.S., 2004, Cenozoic continental and marine trace fossils at the Bryn Gwyn Paleontological Park, Chubut, en R. A. Scasso and E. S. Bellosi (eds.), Bryn Gwyn Guidebook, I International Congress on Ichnology, Trelew, Argentina, 1-19.
- Simpson, G.G., 1935, Early and Middle Tertiary geology of the Gaiman

- Region, Chubut, Argentina: American Museum Novitates, 775, 1-29.
- Simpson, G.G., 1967, The beginning of the Age of mammals in South America. Part 2: Bulletin of the American Museum of Natural History, 137, 1-259.
- Simpson, G.G., Minoprio, J.L., Patterson, B., 1962, The mammalian fauna of Divisadero Largo Formation, Mendoza, Argentina: Bulletin of Comparative Zoology, 127(4), 139-293.
- Sinclair, W.J., 1909, Mammalia of the Santa Cruz Beds. Volume VI, Paleontology. Part I, Typotheria, *en* Scott, W.B. (ed.), Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899: Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), 1-110.
- Vucetich, M.G., Kramarz, A.G., Candela, A.M., 2010, The Colhuehuapian rodents from Gran Barranca and other Patagonian localities: the state of the art, *en* Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F. (eds.), The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia: Cambridge, Cambridge University Press, 206-219.
- Zittel, K.A., 1893, Handbuch der Palaeontologie, IV. Bd. Vertebrata (Mammalia): Munich, R. Oldenbourg, 590 p.
- Manuscrito recibido: Mayo 10, 2012
Manuscrito corregido recibido: Octubre 9, 2012
Manuscrito aceptado: Noviembre 8, 2012