

# Primer registro de Borhyaenoidea (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) en la provincia de Tucumán (Formación India Muerta, Grupo Choromoro; Mioceno tardío)

Babot, M. Judith<sup>1-2</sup> y Pablo E. Ortiz<sup>3-4</sup>

<sup>1</sup> Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, 4000, San Miguel de Tucumán, Tucumán.  
Correspondencia: jubabot@gmail.com

<sup>2</sup> Cátedra de Biogeografía, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Tucumán.

<sup>3</sup> Cátedra de Paleontología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Tucumán.

<sup>4</sup> CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas).

**RESUMEN** — “Primer registro de Borhyaenoidea (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) en la provincia de Tucumán (Formación India Muerta, Grupo Choromoro; Mioceno tardío)”. Se describe el primer Sparassodonta para la provincia de Tucumán en sedimentos de la Formación India Muerta (Grupo Choromoro; Edad Mamífero Huayqueriense) que aflora en las proximidades del dique Celestino Gelsi. El material está representado por un fragmento de una hemimandíbula derecha que alberga los alvéolos del canino y de los premolares y los molares del m1 al m4 parcialmente preservados. La presencia de un talónido notablemente grande y acuencado, de un primer foramen mentoniano de gran tamaño, y el tamaño similar de la serie dentaria sugiere una estrecha afinidad entre el material de Tucumán y el género *Stylocynus* proveniente de sedimentos de la Formación Ituzaingó (Paraná, Entre Ríos). En el contexto de la filogenia de los borhyaenoides, el desarrollo del talónido y de su cuenca es un rasgo primitivo característico de los taxones más basales. En el espécimen de Tucumán y en *Stylocynus* este patrón generalizado se mantiene pero presenta diferencias (*e.g.*, talónido marcadamente acuencado) que indican una morfología más derivada en los molares. Desde el punto de vista funcional, la morfología de los molares inferiores del espécimen de Tucumán indica una dieta omnívora que contrasta con aquella inferida para la mayoría de los borhyaenoides miocénicos que exhiben claras adaptaciones hacia la carnivoría.

**PALABRAS CLAVE:** Metatheria, Sparassodonta, *Stylocynus*, Huayqueriense, Mioceno tardío, Formación India Muerta.

**ABSTRACT** — “First Record of Borhyaenoidea (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) of Tucumán Province (India Muerta Formation, Choromoro Group; Late Miocene)”. We describe the first Sparassodonta from Tucumán Province found in the India Muerta Formation (Choromoro Group; Huayquerian South American Land Mammal Age). The material is represented by a fragment of a right mandible bearing the alveoli of the canine and premolars and m1-m4 partially preserved. The presence of wide and basined talonid, big first mentonian foramen, and similar length in the dental series suggest a close resemblance between the specimen of Tucumán and the genus *Stylocynus* from the Ituzaingó Formation (Paraná, Entre Ríos). In the context of the phylogeny of the borhyaenoids, a well-developed and basined talonid are considered primitive traits defining the most basal taxa. The material from Tucumán and *Stylocynus* show this generalized pattern, although some differences (*e.g.*, talonid deeply basined) indicate a derived morphology on the molars. From a functional point of view, the morphology of the lower molars of the specimen from Tucumán indicates an omnivorous diet that contrasts with that inferred for most of the Miocene borhyaenoids which exhibits clear adaptations for a carnivorous diet.

**KEYWORDS:** Metatheria, Sparassodonta, *Stylocynus*, Huayquerian, late Miocene, India Muerta Formation.

## INTRODUCCIÓN

El Orden Sparassodonta es un grupo de metaterios carnívoros sudamericanos conocidos desde el Paleoceno temprano (Edad Mamífero Tiupampense; Muizon, 1994, 1998) hasta el Plioceno temprano (Edad Mamífero Chapadmalalense; Marshall, 1978; Goin y Pascual, 1987; Forasiepi *et al.*, 2007). Los esparasodontes están representados por formas de hábitos alimentarios principalmente carnívoros, con tamaño corporal desde algo menor a una comadreja hasta similares a un oso mediano. Estos metaterios se encuentran incluidos en la Superfamilia Borhyaenoidea, que agrupa tradicionalmente a varias familias (Marshall *et al.*, 1990; Muizon, 1994, 1998; Case *et al.*, 2004) cuya monofilia ha sido cuestionada en estudios filogenéticos recientes (Rougier *et al.*, 1998; Babot, 2005; Forasiepi, 2006). Desde el punto de vista paleobiológico, el grupo fue particularmente importante en los ecosistemas del Terciario puesto que durante la mayor parte de este período los esparasodontes fueron los únicos mamíferos predadores carnívoros de América del Sur.

En diversos mamíferos fósiles y actuales, tanto euterios como metaterios, las adaptaciones que se observan en la dentición para una alimentación carnívora son notablemente similares (Van Valen, 1967; Savage, 1977; Biknevičius y Van Valkenburgh, 1989; Muizon y Lange-Badré, 1997). En los molares superiores estas adaptaciones implican modificaciones tales como la reducción del trígono y de la plataforma estilar, la reducción del paracono en relación al metacono, la presencia de superficies de desgaste mesiales y distales (“double-rank, postvallum-prevallid shear system” en la literatura angloparlante; Fox, 1975; Cifelli, 1993) y el alargamiento de la postmetacrista; en los molares inferiores, la reducción o ausencia del metacónido, la reducción del talónido y la elongación de la paracristida (Van Valen, 1967; Savage, 1977; Biknevičius y Van Valkenburgh, 1989; Muizon y Lange-Badré, 1997). En la mayoría de los borienoideos están presentes la mayor parte de estas adap-

taciones (Marshall, 1978, 1979, 1981; Goin y Pascual, 1987; Muizon, 1998; Muizon y Lange-Badré, 1997; Babot *et al.*, 2002; Forasiepi *et al.*, 2004), entre las cuales la reducción del talónido es uno de los rasgos más constantes que se observa en casi todos los miembros del grupo. Sólo *Nemolestes spalacotherinus* Ameghino, 1902, *Hondadelphys fieldsi* Marshall, 1976 y *Stylocynus paranensis* Mercerat, 1917 presentan el talónido relativamente desarrollado. Si bien entre estas especies existen diferencias en la morfología de esta estructura (en el ancho y largo relativo del talónido, desarrollo de la cuenca, forma del contorno, presencia/ausencia de cúspides), una condición general es que esta estructura es larga y ancha en relación al trigónido. En el contexto de la filogenia del grupo, este estado se considera un rasgo primitivo característico de los esparasodontes basales (Marshall *et al.*, 1990; Goin *et al.*, 1986; Forasiepi *et al.*, 2004; Babot, 2005; Forasiepi, 2006).

En este trabajo se describe un fragmento mandibular con molares asociados que presenta afinidades estrechas con *Stylocynus* y similitudes más generales con *Hondadelphys*. Este espécimen es el primer esparasodonte registrado en la provincia de Tucumán (Babot, 1999) y el primero en la Formación India Muerta (Grupo Choromoro; Bossi, 1969), cuya edad ha sido asignada a la Edad Mamífero Huayqueriense (Bossi, 1969, 1984; Bossi *et al.*, 1998).

## MATERIALES Y MÉTODOS

El espécimen descrito está depositado en la Colección Paleontología de Vertebrados Lillo (PVL), Fundación Miguel Lillo (Tucumán, Argentina). El material fue comparado a partir de la observación directa con restos alojados en el Museo de la Plata y en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” asignados a *Stylocynus paranensis* Mercerat, 1917 (MLP 11-94, holotipo; MLP 41-XII-13-1112; MACN 5893). El holotipo estaba originalmente representado por una rama mandibular izquierda casi completa con alvéolos de los incisivos y del

canino, el p1 y el p2 presentes pero incompletos, las raíces del p3-m1, la base del m2 y los m3-4 completos. Actualmente está representado por una hemimandíbula muy fragmentada que preserva el m3 y el m4 completos. *Hondadelphys fieldsi*, que no fue observado directamente, se comparó a partir de fuentes bibliográficas (Marshall, 1976, 1979; Goin, 1997; Forasiepi, 2006).

La nomenclatura de la estructura del molar fue tomada, con modificaciones, de Bown y Kraus (1979) y la terminología usada para orientar las caras de los dientes de Smith y Dodson (2003). Para la anatomía de la mandíbula se utilizó la nomenclatura de Wible (2003). El uso de Tribosphenida y Theria siguió a McKenna y Bell (1997) y el de Metatheria a Rougier *et al.* (1998). *Thylacosmilus atrox* Riggs, 1933 se sinonimizó con *Achlysictis lelongi* Ameghino, 1891, siguiendo a Goin (1997).

**Abreviaturas:** **c**, canino inferior; **p1**, **p2**, **p3**, primer, segundo y tercer premolar inferior, respectivamente; **m1**, **m2**, **m3**, **m4**, primer, segundo, tercer y cuarto molar inferior, respectivamente.

## SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Infraclase Metatheria Huxley, 1880  
 Orden Sparassodonta Ameghino, 1894  
 Superfamilia Borhyaenoidea Ameghino, 1894  
 Borhyaenoidea aff. *Stylocynus*  
 figuras 2 y 3; tablas 1 y 2

**Material.**— PVL 4651, rama mandibular derecha parcialmente preservada con alvéolos del c y p1, raíces del p2 y p3, raíz anterior y talónido del m1, m2 parcialmente preservado, m3 completo, m4 con trigónido pobremente preservado y raíz posterior.

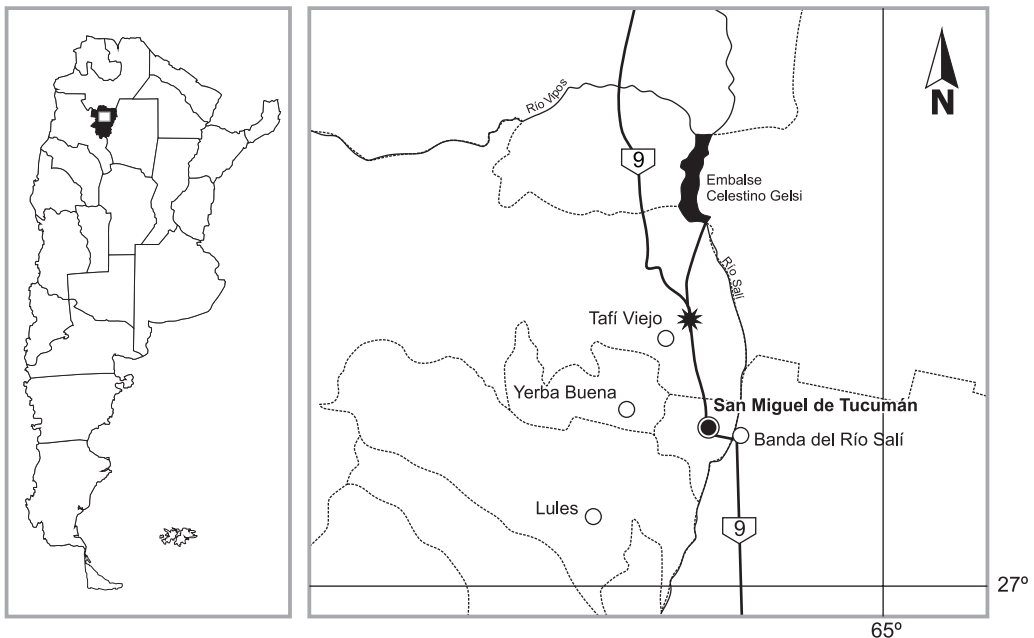
**Horizonte.**— Formación India Muerta (Grupo Choromoro)

**Localidad.**— Ruta Nacional N° 9, a la altura del empalme con el acceso al dique Celestino Gelsi, entre los km 1313 y 1314 (26° 39' 31" S, 65° 14' 00" O), departamento Tafí Viejo, Tucumán, Argentina (figura 1).

**Edad.**— Mioceno tardío (Edad Mamífero Huayqueriense; Bossi, 1969, 1984; Bossi *et al.*, 1998).

## DESCRIPCIÓN

**Mandíbula.**— El dentario (figura 2; ta-



**Figura 1.** Mapa de la región norte de la provincia de Tucumán. El asterisco (\*) indica la zona de colección del espécimen PVL 4651.

bla 1) preserva el cuerpo casi completo, a excepción de la porción que alberga los incisivos, mientras que la rama, sólo ha preservado el extremo anteroventral de la fosa coronoidea y el extremo más anterior del proceso angular. El cuerpo es grácil; la mitad posterior es más robusta que la anterior y el borde ventral es marcadamente convexo. En vista lateral el dentario presenta tres forámenes mentonianos, estructuras que en mamíferos actuales transmiten ramas del nervio alveolar inferior y venas y arterias acompañantes (Evans y Christensen, 1979; Wible, 2003). El foramen anterior, situado debajo de los alvéolos del p1, es notoriamente grande, en tanto que los restantes son notablemente más pequeños y se ubican por debajo de la raíz anterior del p3 y del límite entre el m1 y el m2, respectivamente. En vista medial se distingue la sínfisis mandibular que se extiende posteriormente hasta la línea coincidente con el límite p2-p3. La sínfisis es ovalada, con el eje mayor orientado anterodorsal-posteroventralmente. Su superficie presenta rugosidades conspicuas que indicarían que las mandíbulas habrían articulado sólidamente entre sí aunque sin llegar a fusionarse. Cerca del borde ventral del cuerpo mandibular se observa una depresión longitudinal muy somera que se extiende aproximadamente entre el m1 y el m4. En una posición posterodorsal a este surco se distinguen dos depresiones longitudinales someras y paralelas entre sí. El margen lingual de

Altura del dentario a nivel del p3*	22,1
Altura del dentario a nivel del m1*	22,4
Altura del dentario a nivel del m2*	25,3
Altura del dentario a nivel del m3*	26,2
Altura del dentario a nivel del m4*	27,6
Ancho máximo del cuerpo mandibular	11,0
Largo del primer foramen mentoniano	7,0
Altura del primer foramen mentoniano	3,8
Largo del segundo foramen mentoniano	1,8
Largo del tercer foramen mentoniano	3,2

**Tabla 1.** Medidas del dentario (en mm) del espécimen PVL 4651. [\*] Medida tomada en el borde lingual del alvéolo de la raíz anterior de los dientes.

los alvéolos de los molares se ubica dorsalmente en relación al labial. El foramen mandibular, que en mamíferos actuales transmite el nervio alveolar inferior y vasos acompañantes (Evans y Christensen, 1979; Wible, 2003), se ubica inmediatamente dorsal al extremo anterior del proceso angular.

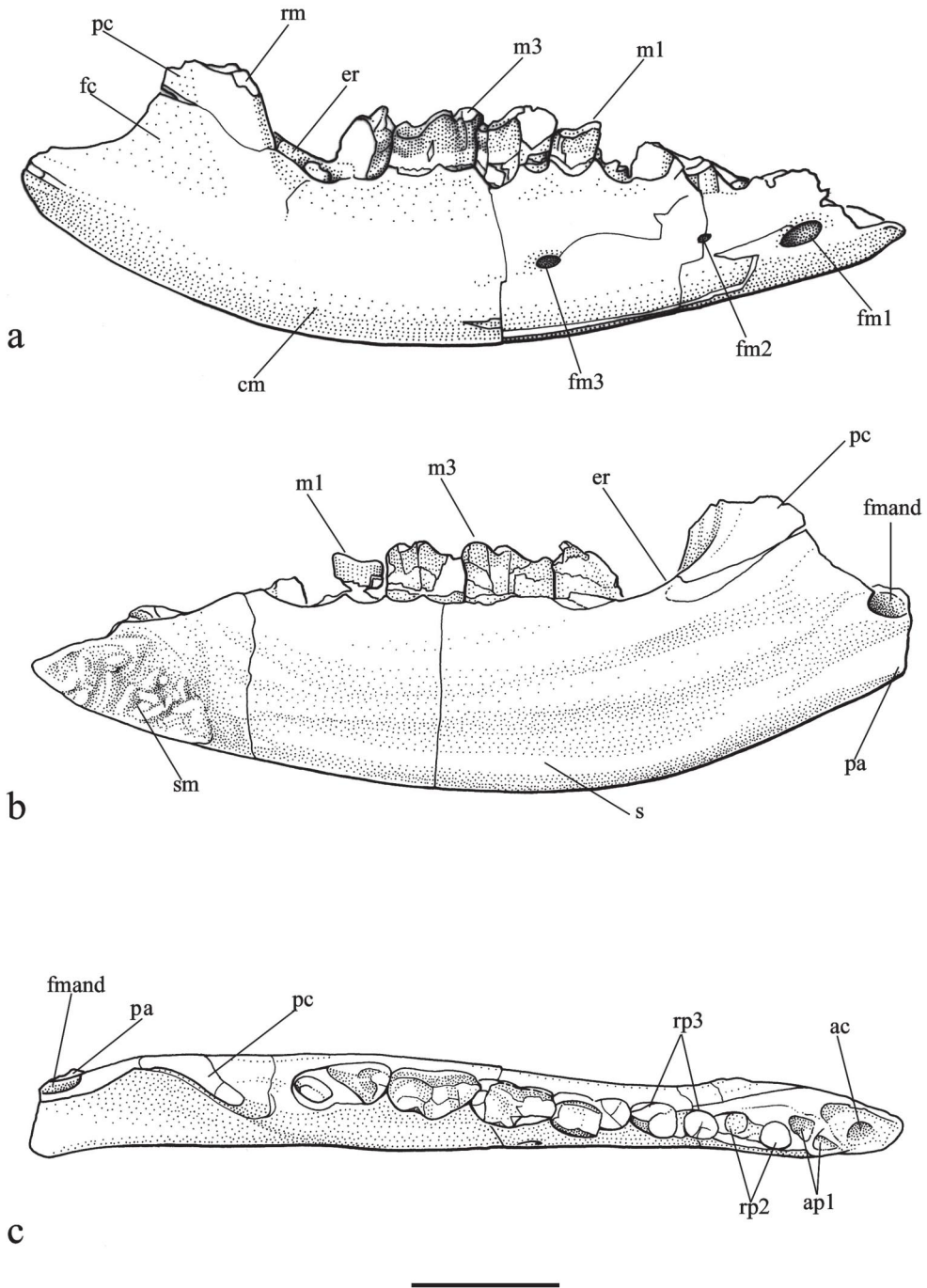
En la rama mandibular, el borde anterior o cresta coronoidea, es ancho en sentido transversal y convexo anteriormente. El espacio retromolar, que separa esta cresta del m4, es muy corto (aproximadamente la mitad del largo total del alvéolo del último molar).

#### Dentición.—

**Canino:** (figura 2; tabla 2) Sólo se preserva el alvéolo del canino, el cual disminuye de diámetro hacia el interior del dentario indicando que su raíz estaba cerrada. No se observa diastema entre el canino y los premolares.

	PVL 4651	<i>Stylocynus paranensis</i> MLP 11-94
Largo p1	9,2*	—
Ancho p1	~3,9*	—
Largo p2	9,8*	—
Ancho p2	4,2*	—
Largo p3	12,9*	—
Ancho p3	4,4*	—
Largo m1	10,3*	—
Ancho m1	5,0*	—
Largo m2	11,7	—
Ancho m2	5,7	—
Largo m3	13,2	14,1
Ancho m3	6,5	7,1
Largo m4	14,2*	15,5
Ancho m4	~6,7*	9,0
Largo p1-m4	80*	—
Largo m1-m4	48,6*	56**

**Tabla 2.** Medidas de la dentición (en mm) del espécimen PVL 4651 y *Stylocynus paranensis* MLP 11-94 (holotipo). [\*] Medida tomada a nivel de los alvéolos. [\*\*] Medida tomada originalmente por Mercerat (1917).



**Figura 2.** PVL 4651, hemimandíbula derecha en vistas **(a)** labial, **(b)** lingual y **(c)** oclusal. Abreviaturas: ac, alvéolo del canino; ap1, alvéolos del primer premolar; cm, cuerpo mandibular; er, espacio retromolar; fc, fosa coronoidea; fmand, foramen mandibular; fm1, primer foramen mentoniano; fm2, segundo foramen mentoniano; fm3, tercer foramen mentoniano; m1, primer molar; m3, tercer molar; pa, proceso angular (extremo anterior); pc, proceso coronoideo; rm, rama mandibular; rp2, raíces del segundo premolar; rp3, raíces del tercer premolar; s, surco; sm, sínfisis mandibular. Escala: 20 mm.

*Premolares:* (figura 2; tabla 2) Sólo se preservan los alvéolos del p1 y las raíces del p2 y p3. No se distinguen diastemas entre los premolares ni entre el p3 y el m1. El tamaño de los alvéolos indica que los premolares aumentaban de tamaño desde el p1 hacia el p3. La raíz anterior del p1 se proyecta labialmente respecto a la posterior, rasgo presente también en el p2 aunque menos conspicuo. A diferencia de los premolares anteriores, las raíces del p3 se disponen en el eje mayor del cuerpo mandibular.

*Molares:* (figuras 2 y 3; tabla 2) Los molares aumentan de tamaño desde el m1 hacia el m4. Toda la serie molar está inclinada labialmente en relación al plano longitudinal del dentario. El alto grado de desgaste de estos dientes sugiere que el ejemplar PVL 4651 es un individuo senil (ver Discusión).

El m1 sólo preserva la base de la porción más distal del trigónido y el talónido completo, aunque muy desgastado. En vista oclusal el talónido es apenas más largo que ancho, en tanto que la cuenca, que ha perdido el esmalte por abrasión, es apenas cóncava. La crístida oblicua se dirige hacia el borde labial, el hipofléxido está apenas marcado y la entocrístida es recta. El grado avanzado de desgaste impide diferenciar cúspides en el talónido, a excepción de una pequeña elevación situada en la mitad de la longitud total de su borde labial, que podría corresponder al hipocónido.

En el m2 se preserva el trigónido, muy fragmentado, y el talónido casi completo. El trigónido conserva vestigios de la porción lingual de la base del paracónido y del protocónido. La pared distal del trigónido ha sido fuertemente afectada por el desgaste de manera que forma un ángulo aproximado a 140° con la superficie oclusal del talónido. El talónido es ancho y largo y no se observan cúspides en la porción preservada. La superficie oclusal es horizontal y plana, aunque el margen lingual es algo cóncavo. La crístida oblicua se dirige más labialmente que en el m1, el hipofléxido es somero y la entocrístida es recta. El extremo distal del talónido contacta con el borde mesial del m3.

El m3 es el único diente completo aunque

la morfología está fuertemente afectada por el desgaste. El paracónido es más pequeño que el protocónido y su borde mesial forma una cresta flanqueada labialmente por una pequeña incisura cingular (muesca hipoconúlida *sensu* Archer, 1982). El desgaste del borde mesial impide determinar la existencia de la pequeña cúspide ánterobasal (*sensu* Fox, 1975) visible en otros esparasodontes (e.g., *Cladosictis*, *Sipalocyon*, *Stylocynus*). El precingúlido es muy corto y rodea la base del paracónido sin alcanzar el protocónido. La incisura carnífera ("carnassial notch" de la literatura angloparlante) es apenas distinguible debido a la abrasión de las cúspides principales. Al igual que en el m2, la superficie distal del protocónido presenta un severo desgaste y forma un ángulo aproximado a 140° con la superficie oclusal del talónido. El talónido es largo, representa un 40% de la longitud del trigónido y su ancho es igual a la de esta última estructura. La cuenca del talónido es más profunda lingualmente que en los m1 y 2. La crístida oblicua es más baja que la entocrístida y contacta la base del protocónido más lingualmente que en el m2. El hipofléxido es más marcado que en este último molar y la entocrístida es recta. El hipoconúlido, situado en el extremo distolingual del talónido, está parcialmente preservado y contacta con el paracónido del m4. La cara labial del talónido presenta un relieve convexo en la mitad de su longitud que indicaría la presencia del hipocónido. No hay evidencia de entocónido en este molar.

El m4 es el diente más largo de la serie dentaria. Está muy fragmentado y sólo puede distinguirse el paracónido, la incisura cingular, un pequeño fragmento anterior de la base del protocónido y la raíz posterior del diente.

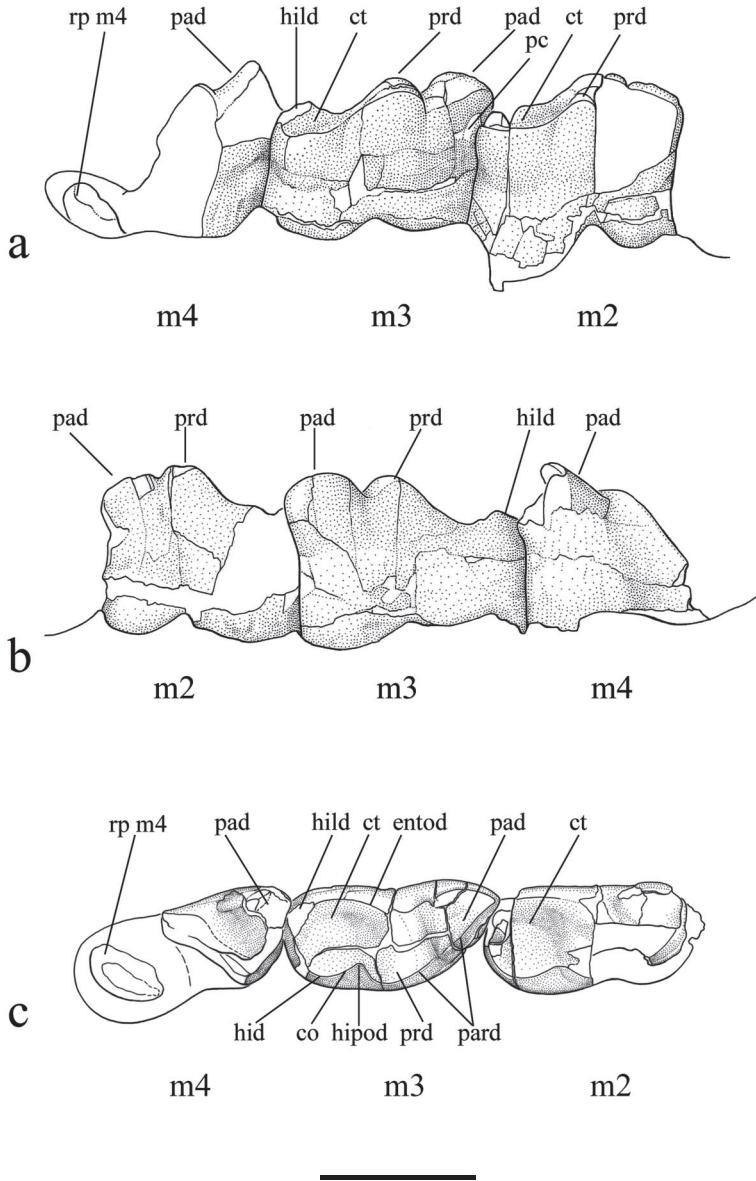
#### COMPARACIÓN

Los rasgos distintivos del espécimen PVL 4651 son la presencia de un talónido grande y acuencado, particularmente en el m3, cuyo ancho es similar al del trigónido. Estos rasgos permiten descartar rápidamente afinidades entre este espécimen y la mayoría de los Sparassodonta, donde el talónido es notable-

mente más corto y angosto que el trigónido.

El borienoideo con el que PVL 4651 muestra especial afinidad es *Stylocynus paranensis* (figura 4), un esparasodonte de tamaño mediano proveniente de la Formación Ituzaingó (Paraná, Entre Ríos; tentativamente

Huayqueriense [Cione *et al.*, 2000]). Ambos ejemplares comparten un tamaño similar de los molares inferiores (en *Stylocynus* son apenas más largos; ver tabla 2), un talónido ancho, acuencado y largo en relación al trigónido y el primer foramen mentonia-



**Figura 3.** PVL 4651, m2-m4 derechos en vistas (a) labial, (b) lingual y (c) oclusal. **Abreviaturas:** co, crístida obliqua; ct, cuenca del talónido; entod, entocrístida; hid, hipocónido; hild, hipoconúlido; hipod, hipofléxido; pad, paracónido; pard, paracrístida; pc, precingúlido; prd, protocónido; rp m4, raíz posterior del m4. Las zonas de desgaste o no preservadas se indican en blanco. Escala: 10 mm.

no de gran tamaño. Otros rasgos comunes entre *Stylocynus* y el ejemplar de India Muerta, aunque compartidos con otros esparosodontes, incluyen el eje mesiolingual del p1 levemente orientado posterolingual-anterolabialmente, un trigónido comprimido transversalmente y con dos cúspides principales (paracónido y protocónido), la paracrística alargada, el precingúlido corto, el hipocónúlido presente al menos en el m3 (no es posible constatar la presencia de esta cúspide en el resto de los molares) y la sínfisis mandibular extendida hasta el punto coincidente con la raíz anterior del p3.

A pesar de las similitudes mencionadas, entre el material de India Muerta y *Stylocynus* se reconocen algunas diferencias en la morfología del dentario y de la dentición. El cuerpo mandibular de PVL 4651 es más bajo, menos robusto posteriormente y su borde ventral es más convexo. En *Stylocynus* el p2 y el p3 presentan una longitud mesiodistal similar (contra Marshall, 1979) mientras que en PVL 4651 el p3 es claramente mayor que el p2 (tabla 2). Además, *Stylocynus* presenta pequeños diastemas entre los premolares y entre estos y los dientes adyacentes (Marshall, 1979), rasgos ausentes en PVL 4651.

En los molares existen diferencias tanto en la morfología del trigónido como en la del talónido. En el trigónido la más conspicua es la presencia de un metacónido vestigial en *Stylocynus* que se une a la base del protocónido en su extremo distolingual (figura 4). En PVL 4651 no se observan evidencias de esta cúspide. En el m3 de este espécimen el desgaste ha afectado la porción oclusal y las paredes lingual y distal del protocónido y, por lo tanto, podría argumentarse que la ausencia del metacónido se debe a los efectos de la abrasión. Si esto fuera válido, esta cúspide tendría que haber tenido una posición apical claramente diferente de la ubicación basal que presenta en *Stylocynus* y otros borienoideos que mantienen un metacónido vestigial. Consideramos este supuesto improbable y por lo tanto interpretamos que el metacónido está ausente en PVL 4651.

El talónido del ejemplar estudiado difiere de aquél de *Stylocynus* por ser apenas más

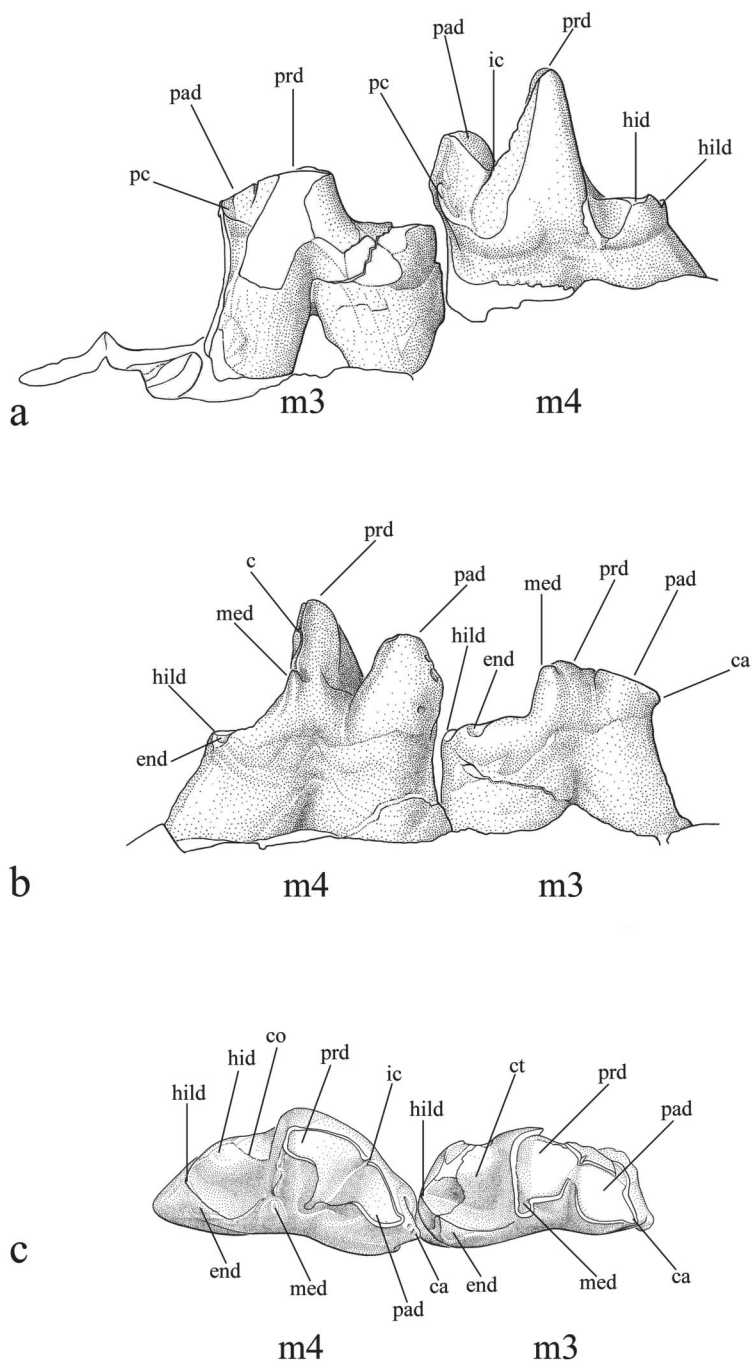
angosto y de contorno subcircular. Además el entocónido está ausente y el hipoconúlido se ubica en el extremo distolingual. En *Stylocynus*, el margen distal del talónido es anguloso (determinado por la ubicación más distal y central del hipoconúlido) y el entocónido constituye una estructura claramente distinguible (figura 4).

El ejemplar PVL 4651 presenta también algunas similitudes con *Hondadelphys fieldsi*, un borienoideo proveniente del Mioceno medio de Colombia (ver Marshall, 1976; Marshall *et al.*, 1990; Goin, 1997; Forasiepi, 2006). *Hondadelphys* y PVL 4651 comparten la presencia de un talónido ancho respecto del trigónido y con una cuenca profunda. Estas particularidades son uno de los rasgos que Marshall (1976) destacó en la diagnosis de la especie y que posteriormente señaló como similar a *Stylocynus* (Marshall, 1979: 40). Sin embargo, algunos rasgos presentes en *Hondadelphys* permiten descartar afinidades estrechas con el espécimen de India Muerta. Estos son: la mandíbula y la serie dentaria notablemente más cortas, el borde ventral del cuerpo mandibular recto, el talónido más ancho que el trigónido, la presencia de metacónido y entocónido y la ausencia del primer foramen mentoniano agrandado, entre otros.

#### AFINIDADES TAXONÓMICAS

El espécimen PVL 4651 presenta características particulares que lo diferencian claramente de la mayoría de los miembros del Orden Sparassodonta. Entre estos rasgos se incluyen la presencia de un talónido marcadamente acuencado y largo y ancho en relación al trigónido y de un primer foramen mentoniano de gran tamaño, tanto absoluto como relativo. Estos caracteres son compartidos con *Stylocynus paranensis*; sumados a otras semejanzas menores en la dentición y en la mandíbula, permiten considerar el material de India Muerta afín a este taxón. Sin embargo, el alto grado de desgaste de los molares de PVL 4651 y algunas diferencias respecto de *S. paranensis* (e.g., la ausencia de metacónido y entocónido, la forma subcircular del talónido), impiden asignar





**Figura 4.** *Stylocynus paranensis* MLP 11-94 (holotipo), m3-m4 izquierdos en vistas **(a)** labial, **(b)** lingual y **(c)** oclusal. **Abreviaturas:** **c**, cresta; **ca**, cúspide ánterobasal; **co**, cristida obliqua; **ct**, cuenca del talónido; **end**, entocónido; **hid**, hipocónido; **hild**, hipoconúlido; **ic**, incisura carnicera; **med**, metacónido; **pad**, paracónido; **pc**, precingúlido; **prd**, protocónido. Las zonas de desgaste o no preservadas se indican en blanco. Escala: 10 mm.

inequívocamente el espécimen estudiado al género *Stylocynus*. Por lo tanto, se decide mantener una hipótesis taxonómica abierta.

#### DISCUSIÓN

El patrón generalizado de la dentición inferior que se observa en borienoideos basales (e.g., *Allkoqirus*, *Patene*, *Nemolestes*) incluye un metacónido pequeño pero conspicuo, una paracrístida corta que forma un ángulo relativamente abierto con el eje de la hilera dentaria y el talónido cuspidado (con hipocónido, hipoconúlido y entocónido), acuencado, y largo y ancho en relación al trigónido (Marshall, 1978; Goin *et al.*, 1986; Marshall *et al.*, 1990; Muizon y Lange-Badré, 1997; Muizon, 1998; Babot, 2005; Forasiepi, 2006). En borienoideos derivados (e.g., *Borhyaena*, *Arctodictis*, *Callistoe*, *Achlysictis*) el molar inferior sufre fuertes modificaciones que implican el estrechamiento transversal del trigónido, el alargamiento de la paracrístida, la reducción o pérdida de cúspides (metacónido, entocónido) y una extrema reducción del talónido que llega a transformarse en una pequeña saliente distal del molar (Marshall, 1978; Goin y Pascual, 1987; Marshall *et al.*, 1990; Muizon y Lange-Badré, 1997; Muizon, 1998; Babot *et al.*, 2002; Babot, 2005; Forasiepi, 2006).

Los molares inferiores de *Stylocynus paransis* y del espécimen de Tucumán combinan rasgos tanto derivados como primitivos en el marco de la filogenia de los borienoideos. La presencia de un pequeño metacónido en *Stylocynus* indica la retención de un rasgo primitivo, mientras que su ausencia en PVL 4651, sumada a la ausencia de entocónido, revelan en este ejemplar una morfología más derivada. Los caracteres generalizados relacionados al tamaño del talónido y a la presencia de la cuenca presentes en *Stylocynus* y en PVL 4651 sugieren afinidades con los borienoideos más basales, aunque algunas diferencias elocuentes minimizan estas similitudes generales. En *Nemolestes*, por ejemplo, el talónido es más corto que el trigónido, mientras que en *Stylocynus* y en PVL 4651 ambas estructuras alcanzan una longitud similar. Otra diferencia conspicua se encuentra en el

ancho del talónido. En los taxones basales el talónido es ancho aunque sin alcanzar el tamaño del trigónido, como se observa en *Stylocynus* y PVL 4651. Con respecto a la cuenca, en los borienoideos primitivos está presente y es somera mientras que en *Stylocynus* y PVL 4651 está marcadamente desarrollada. Esta particular morfología del talónido podría considerarse derivada respecto de aquella presente en los taxa basales.

Desde el punto de vista funcional, el patrón generalizado de los molares ha sido asociado a mecanismos de corte ("two-blade system" de la literatura angloparlante) y trituración ("pestle and mortar system") relacionados en conjunto a una dieta omnívora (Butler, 1946; Crompton y Hiiemae, 1970; Savage, 1977; Marshall, 1981; Goin *et al.*, 1986). El patrón derivado de la dentición de los borienoideos implica el aumento de superficies de corte y la notable disminución de superficies de trituración (Marshall, 1978, 1979; Goin y Pascual, 1987; Muizon y Lange-Badré, 1997; Muizon, 1998; Babot *et al.*, 2002; Babot, 2005; Forasiepi, 2006) que se corresponden con una dieta principalmente carnívora (Butler, 1946; Van Valen, 1967; Van Valkenburgh, 1989; Biknevičius y Van Valkenburgh, 1989; Goin *et al.*, 1992). La particular morfología de los molares inferiores de PVL 4651, *Stylocynus* y *Hondadelphys*, en la que coexisten estructuras asociadas a corte y trituración en un mismo molar podría considerarse análoga a la de cánidos y algunos mustélidos actuales donde el trigónido actúa como estructura de corte y el talónido ancho como estructura de trituración (Riley, 1985; Biknevičius y Van Valkenburgh, 1989; Van Valkenburgh, 1989). De hecho, éstas y otras similitudes generales han llevado a considerar a estos carnívoros euterios equivalentes ecológicos de aquellos borienoideos cuya morfología dentaria sugiere una dieta omnívora (Goin, 1989; Forasiepi *et al.*, 2003; Forasiepi *et al.*, 2007).

El espécimen PVL 4651, *Stylocynus* y *Hondadelphys* fueron hallados en sedimentos miocénicos. Específicamente, *Hondadelphys* proviene de afloramientos asignados a la Edad Mamífero Laventense (Mioceno medio;

Madden *et al.*, 1997) y PVL 4651 y *Stylocynus* de sedimentos asignados a la Edad Mamiífero Huayqueriense (Mioceno tardío; Bossi, 1969, 1984; Bossi *et al.*, 1998; Cione *et al.*, 2000). Las adaptaciones hacia una condición de omnivoría inferidas para estos tres taxones contrastan con aquéllas inferidas para el resto de los esparasodontes que evolucionaron durante el Mioceno en América del Sur. Durante este período la riqueza de este grupo estuvo representada, además, por formas de tamaño corporal muy pequeño e incipientes adaptaciones dentarias hacia la carnivoría (e.g., *Notictis*, *Borhyaenidium*) y otras de gran tamaño y adaptaciones extremas para una dieta carnívora (e.g., *Eutemnodus* [ver Forasiepi *et al.*, 2007], *Achlysictis*). En este contexto, PVL 4651, *Stylocynus* y *Hondadelphys* constituyen un tipo morfológico único representado principalmente en el Mioceno. La aparición en el registro fósil de este morfotipo fue tentativamente relacionada al aumento de la estacionalidad (y la consecuente disponibilidad de recursos diferentes entre estaciones; ver Goin, 1989; Forasiepi *et al.*, 2003) que habría caracterizado al clima del continente con posterioridad al Oligoceno (Pascual *et al.*, 1996). Sin embargo, la presencia o ausencia de omnívoros en ambientes actuales no sólo es reflejo de las condiciones climáticas sino también de factores históricos (i.e., extinción) así como de la interacción ecológica con otros taxones (Van Valkenburgh, 1989).

La faceta de desgaste de la cara distal del protocónido es un rasgo llamativo de los molares inferiores de PVL 4651. Según Crompton y Hiiemae (1970), en *Didelphis* la superficie distal del trigónido presenta en el protocónido una faceta generada por el contacto con la porción mesial del molar superior (preparacrista y/o paracángulo) y otra en el metacónido, generada por el contacto con la cresta preparaonular y la preprotocrista. Ambas facetas confluyen en estadios avanzados de desgaste de los molares (Crompton y Hiiemae, 1970). En el espécimen PVL 4651 el metacónido está ausente y por lo tanto la única faceta de desgaste de la superficie distal del trigónido es aquélla co-

rrespondiente al protocónido. En el m3 esta faceta es muy amplia, abarca toda la superficie distal de esta cúspide y es confluyente con las superficies de desgaste mesial y apical del protocónido y de la cuenca del talónido. Esta faceta es oblicua (i.e., se orienta mesioapicalmente-distobasalmente) y forma un ángulo de aproximadamente 140° con el plano horizontal del talónido. Su formación podría estar vinculada a movimientos oclusales particulares durante la masticación (e.g., supresión del movimiento hacia delante que caracteriza el ciclo masticatorio en *Didelphis*; Crompton y Hiiemae, 1970) o a factores ontogenéticos, es decir, senilidad del individuo.

Estudios detallados de los movimientos masticatorios en *Didelphis* (Crompton y Hiiemae, 1970) indican que en la fase tardía de oclusión se produce un desplazamiento anterior de la mandíbula que separa el contacto inicial entre el paracono y la pared distal del protocónido y genera el contacto de la postmetacrista con la paracristida. Es probable que la ausencia del componente anterior del movimiento masticatorio implique un contacto más prolongado entre el paracono y la cara distal del protocónido que podría generar una superficie de desgaste extendida en la pared distal del trigónido. La segunda posibilidad supone que la faceta de desgaste distal al protocónido de PVL 4651 es consecuencia de la senilidad del individuo. Al analizar diferentes estadios de desgaste en los molares inferiores de individuos actuales de *Didelphis albiventris* se observa que en las etapas iniciales el desgaste se limita al ápice de las cúspides (ver Crompton y Hiiemae, 1970), en las intermedias avanza hacia las caras mesial y distal de las cúspides principales y en las etapas tardías el desgaste genera una única y amplia superficie formada por un extenso contacto entre las facetas de las cúspides principales del trigónido y la cuenca del talónido. En este estadio la cara distal del trigónido está fuertemente erosionada y forma un ángulo obtuso con la cara oclusal del talónido. Sobre la base de estas observaciones, parece probable que la morfología del trigónido en

PVL 4651 haya sido generada por el desgaste. Sin embargo, el hallazgo de restos craneales y de molares superiores, el análisis detallado de la ubicación y la forma de las facetas de desgaste y el estudio de los movimientos oclusales en otros esparasodontes y en series ontogenéticas fósiles y actuales permitirán poner a prueba esta hipótesis y la planteada en párrafos anteriores.

### CONCLUSIONES

El borienoideo coleccionado en sedimentos de la Formación India Muerta presenta características particulares que lo diferencian de la mayoría de los miembros del Orden Sparassodonta. Tales rasgos son la presencia de un talónido marcadamente acuencado y largo y ancho en relación al trigónido y un primer foramen mentoniano de gran tamaño, tanto absoluto como relativo. Estas características están presentes en *Stylocynus paranensis*, un borienoideo de tamaño corporal similar hallado en sedimentos de edad Huayqueriense de la provincia de Entre Ríos. Estas similitudes y otras semejanzas menores de la dentición y de la mandíbula llevan a considerar el espécimen de India Muerta como una forma afín a *Stylocynus paranensis*. No obstante, el desgaste de los molares en PVL 4651 y diferencias en la morfología del trigónido y talónido impiden referir este espécimen al género *Stylocynus*.

La presencia de un talónido acuencado, largo y ancho en relación al trigónido es compartida también con *Hondadelphys fieldsi*. Sin embargo, la hilera dentaria claramente más corta, el primer foramen mentoniano pequeño y la presencia de metacónido y entocónido en los molares inferiores permiten distinguir a esta especie de PVL 4651.

La morfología de los molares de PVL 4651 sugiere una alimentación de tipo omnívora que ha sido inferida también para *Stylocynus* y *Hondadelphys*. Esta morfología contrasta claramente con la de otros esparasodontes de probables hábitos carnívoros que evolucionaron en el Mioceno.

La faceta de desgaste desarrollada en la superficie distal del protocónido podría atri-

buirse a la senilidad del espécimen PVL 4651. Sin embargo, otros factores (e.g., movimientos mandibulares con escaso o nulo desplazamiento anterior del dentario durante la oclusión) podrían haber generado esta particular morfología.

El espécimen hallado en la Formación India Muerta constituye el primer registro de esparasodontes en la provincia de Tucumán. Su aparición en afloramientos de superficie muy reducida sugiere la probabilidad de que nuevos restos sean hallados en otros y más extensos yacimientos fosilíferos miocénicos del noroeste de Argentina. Este hallazgo abre, además, nuevas perspectivas sobre la diversidad morfológica y la riqueza taxonómica de esparasodontes en esta región.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Jaime Powell por poner a disposición el espécimen PVL 4651, cuyo hallazgo es producto de diversos viajes de prospección por él dirigidos y realizados. Daniel García López y Hugo Carrizo leyeron críticamente el manuscrito y realizaron valiosos comentarios. Graciela Esteban y Norma Nasif contribuyeron con información relacionada a otras unidades de edad Huayqueriense del noroeste de Argentina. Los dibujos fueron realizados por Enrique Guanuco (Fundación Miguel Lillo). En la realización de las figuras agradecemos la colaboración de Daniel García López. La Fundación Miguel Lillo, el Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Tucumán (CIUNT) y la Facultad de Ciencias Naturales, posibilitaron la concreción de este trabajo con el apoyo económico e infraestructura.

### BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1891. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240-259.
- Ameghino, F. 1894. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259-452.

- Ameghino, F. 1902. Notices préliminaires sur les mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba 17: 5-70.
- Archer, M. 1982. A review of Miocene thylacinids (Thylacinidae, Marsupialia), the phylogenetic position of the Thylacinidae and the problem of apriorisms in character analysis. En: Archer, M. (Ed.), Carnivorous marsupials: 445-476. The Royal Society of New South Wales, Sydney.
- Babot, M. J. 1999. Marsupiales carnívoros del Noroeste argentino: hallazgo de un Prothylacyninae (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta, Borhyaenidae) del Mioceno superior. I<sup>o</sup> Simposio Brasileiro de Paleontología de Vertebrados. Porto Alegre, Brasil. Resúmenes: 25.
- Babot, M. J. 2005. Los Borhyaenoidea (Mammalia, Metatheria) del Terciario inferior del Noroeste argentino. Aspectos filogenéticos, paleobiológicos y bioestratigráficos. Tesis doctoral Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán (inédita), 454 pp.
- Babot, M. J., Powell, J. E. y Muizon, C. de. 2002. *Callistoe vincei*, a new Proborhyaenidae (Borhyaenoidea, Metatheria, Mammalia) from the early Eocene of Argentina. Geobios 35: 615-629.
- Bikevicius, A. R. y Van Valkenburgh, B. 1989. Design for killing: craniodental adaptation of predators. En: Gittleman, J. H. (Ed.), Carnivore behaviour, ecology and evolution: 393-428. Chapman and Hall, London.
- Bossi, G. E. 1969. Geología y estratigrafía del sector sur del Valle Choromoro. Acta Geológica Lilloana 10: 17-64.
- Bossi, G. E. 1984. Terciario. En: Aceñolaza, F. G., Toselli, A. y Bossi, G. E. (Eds.), Geología de Tucumán: 67-80. Colegio de Graduados Ciencias Geológicas, Tucumán.
- Bossi, G. E., Gavrilloff, I. J. C. y Esteban, G. 1998. Terciario. Estratigrafía, bioestratigrafía y paleogeografía. En: Gianfrancisco, M., Puchulu, M. E., Durango de Cabrera, J. y Aceñolaza, F. G. (Eds.), Geología de Tucumán: 87-108. Publicación Especial del Colegio de Graduados Ciencias Geológicas, Tucumán.
- Bown, T. M. y Kraus, M. J. 1979. Origin of the tribosphenic molar and metatherian and eutherian dental formulae. En: Lillegraven, J. A., Kielan-Jaworowska, Z. y Clemens, W. A. (Eds.), Mesozoic mammals. The first two-thirds of mammalian history: 172-181. University of California Press, Berkeley.
- Butler, P. M. 1946. Evolution of carnassial dentition in the Mammalia. Proceedings of the Zoological Society of London 116: 198-220.
- Case, J. A., Goin, F. J. y Woodburne, M. O. 2004. "South American" marsupials from the Late Cretaceous of North America and the origin of marsupial cohorts. Journal of Mammalian Evolution 11 (3, 4): 223-255.
- Cifelli, R. L. 1993. Theria of Metatherian-Eutherian grade and the origin of marsupials. En: Szalay, F. S., Novacek, M. J. y McKenna, M. C. (Eds.), Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therian and marsupials, 1: 205-215. Springer-Verlag, Nueva York.
- Cione, A. L., Azpelicueta, M. M., Bond, M., Carlini, A. A., Casciotta, J., Cozzuol, M., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F. J., Noriega, J., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Tonni, E. P., Verzi, D. y Vucetich, M. G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos, eastern Argentina. En: Aceñolaza, E. G. y Herbst, R. (Eds.), El Mio-Plioceno Argentino: 191-237. Serie Correlación Geológica 14, Instituto Superior de Correlación Geológica, Tucumán.
- Crompton, A. W. y Hiemae, F. L. S. 1970. Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. Zoological Journal of the Linnean Society 49: 21-47.
- Evans, H. E. y Christensen, G. C. 1979. Anatomy of the dog. Saunders Philadelphia, 941 pp.
- Forasiepi, A. M. 2006. Anatomy of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria) and the phylogenetic relationships of Sparassodonta, large carnivores of the Cenozoic of South America. Tesis Doctoral Departamento de Ciencias Anatómicas y Neurobiología, Universidad de Louisville, Kentucky (inédita), 395 pp.
- Forasiepi, A. M., Goin F. J. y di Martino, V. 2003. Una nueva especie de *Lycopsis* (Metatheria, Prothylacyninae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. Ameghiniana 40 (2): 249-253.
- Forasiepi, A. M., Goin, F. J. y Tauber, A. A. 2004. Las especies de *Arctodictis* Mercerat, 1891 (Metatheria, Borhyaenidae), grandes carnívoros del Mioceno de América del Sur. Revista Española de Paleontología 19: 1-22.
- Forasiepi, A. M., Martinelli, A. G. y Goin, F.

- J. 2007. Revisión taxonómica de *Parahyaenodon argentinus* Ameghino y sus implicancias en el conocimiento de los grandes mamíferos carnívoros del Mioceno de América del Sur. *Ameghiniana* 44 (1): 143-159.
- Fox, R. C. 1975. Molar structure and function in Early Cretaceous mammal *Pappotherium*: evolutionary implications for Mesozoic Theria. *Canadian Journal of Sciences* 12: 412-442.
- Goin, F. J. 1989. Late Cenozoic South American marsupial and placental carnivores. Changes in predator-prey evolution. 5<sup>th</sup> International Theriological Congress, Abstracts: 271-272, Roma.
- Goin, F. J. 1997. New clues for understanding Neogene marsupial radiations. En: Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. y Flynn, J. J. (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*: 187-206. Smithsonian Institution Press.
- Goin, F. J. y Pascual, R. 1987. News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (Late Tertiary of Argentina). *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 39: 219-246.
- Goin, J. F., Palma, R. M., Pascual, R. y Powell, J. E. 1986. Persistencia de un primitivo Borhyaenidae (Mammalia, Marsupialia) en el Eoceno temprano de Salta (Fm. Lumbrales, Argentina). *Aspectos geológicos y paleoambientales relacionados*. *Ameghiniana* 28 (1-2): 47-55.
- Goin, F. J., Velázquez, C. y Scaglia, O. 1992. Orientación de las crestas cortantes en el molar tribosfénico. Sus implicancias funcionales en didelfoideos (Marsupialia) fósiles y vivientes. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Sección Paleontología* 9: 183-198.
- Huxley, J. S. 1880. On the application of the law of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particular to the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 43: 649-662.
- Madden, R. H., Guerrero, J., Kay, R. F., Flynn, J. J., Swisher III, C. C., y Walton, A. H. 1997. The Laventan stage and Laventan age: new chronostratigraphic and geochronologic units for the Miocene of South America. En: Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. y Flynn, J. J. (Eds.), *Vertebrate paleontology in the Neotropics*: 499-519. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Marshall, L. G. 1976. New didelphine marsupials from the La Venta fauna (Miocene) of Colombia, South America. *Journal of Paleontology* 50 (3): 402-418.
- Marshall, L. G. 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. *University of California Publications in Geological Sciences* 117: 1-88.
- Marshall, L. G. 1979. Review of the Prothylacyninae, an extinct subfamily of South American "dog-like" marsupials. *Fieldiana Geology New Series* 3: 1-50.
- Marshall, L. G. 1981. Review of the Hathlyacyninae, an extinct subfamily of South American "dog-like" marsupials. *Fieldiana Geology New Series* 7: 1-120.
- Marshall, L. G., Case, J. A. y Woodburne, M. O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. *Current Mammalogy* 2: 433-505.
- McKenna, M. C. y Bell, S. K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, 631 pp.
- Mercerat, A. 1917. Notas sobre algunos carnívoros fósiles y actuales de la América del Sud. R. Herrando y Co., Buenos Aires, 21 pp.
- Muizon, C. de. 1994. A new carnivorous marsupial from the Paleocene of Bolivia and the problem of marsupial monophyly. *Nature* 370: 208-211.
- Muizon, C. de. 1998. *Mayulestes ferox*, a borhyaenoid (Metatheria, Mammalia) from the Paleocene of Bolivia. *Phylogenetic and palaeobiologic implications*. *Geodiversitas* 20 (1): 19-142.
- Muizon, C. de y Lange-Badré, B. 1997. Carnivorous dental adaptation in tribosphenic mammals and phylogenetic reconstruction. *Lethaia* 30: 353-366.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. *Münchner Geowissenschaftlichen Abhandlungen (A)* 30: 265-319.
- Riggs, E. S. 1933. Preliminary description of a new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predaceous marsupials. *Field Museum of Natural History, Geology Series* 6: 61-66.
- Riley, M. A. 1985. An analysis of masticatory form and function in three mustelids (*Martes americana*, *Lutra canadensis*, *Enhydra lutra*). *Journal of Mammalogy* 66: 519-528.
- Rougier, G. W., Wible, J. R. y Novacek, M. J. 1998. Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history. *Nature* 396: 459-462.

- Savage, R. J. G. 1977. Evolution in carnivorous mammals. *Palaeontology* 20 (2): 237-271.
- Smith, J. B. y Dodson, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (1): 1-12.
- Van Valen, L. 1967. Evolution of dental growth and adaptation in mammalian carnivores. *Evolution* 23: 96-117.
- Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. En: Gittleman, J. H. (Ed.), *Carnivore behaviour, ecology and evolution*: 410-436. Chapman and Hall, London.
- Wible, J. R. 2003. On the cranial osteology of the short-tailed opossum *Monodelphis brevicaudata* (Didelphidae, Marsupialia). *Annals of Carnegie Museum* 72 (3): 137-202.