Estratigrafía y vertebrados (Aves y Mammalia) de la Formación Cerro Bandera, Mioceno Temprano de la Provincia del Neuquén, Argentina

Alejandro Kramarz Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia'-CONICET,

Angel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina agkramarz@macn.gov.ar

Alberto Garrido Museo Carmen Funes, Av. Córdoba 55, 8318 Plaza Huincul,

Neuquén, Argentina algene@copelnet.com.ar

Analía Forasiepi

Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia'- CONICET,
Angel Gallardo 470, C1405DJR, Buenos Aires, Argentina

borhyaena@hotmail.com

Mariano Bond

Museo de La Plata CONICET, Paseo del Bosque s/n 1900, La Plata, Argentina constantino1453@yahoo.com.ar tambussi@museo.fcnym.unlp.edu.ar

Claudia Tambussi

RESUMEN

La Formación Cerro Bandera comprende una serie de pequeños afloramientos aislados, que conforman los relictos de un antiguo relleno aluvial desarrollado sobre pequeños valles locales. Se compone de una sucesión de depósitos piroclásticos reelaborados con intercalaciones de piroclastitas primarias y escasos niveles de areniscas. Estos depósitos fueron originalmente reconocidos en el extremo nordeste de la Barda Negra, sur de Cerro Bandera y noroeste de Sierra del Portezuelo; nuevos afloramientos son reconocidos aquí en la vertiente noroeste del cerro Bayo Mesa, Provincia del Neuquén, Argentina. Los restos fósiles exhumados corresponden a aves (Falconidae) y mamíferos (17 familias), entre los que se destacan *Cramauchenia normalis* Ameghino, *Proadinotherium cf. P. muensteri* Ameghino, *Eosteiromys* sp. y *Caviocricetus lucasi* Vucetich y Verzi, junto con una especie de *Protypotherium* con dentadura más primitiva que las conocidas para la Edad Santacrucense. Esta asociación confirma una Edad Mamífero Colhuehuapense (Mioceno Temprano) para esta unidad. La fauna exhibe marcadas diferencias con la registrada en la sección inferior de la Formación Chichinales, Provincia de Río Negro. El grado de diferenciación faunística entre estas dos unidades posiblemente sincrónicas podría obedecer a diferencias en los factores paleoambientales locales.

Palabras claves: Aves, Mamíferos, Biocronología, Formación Cerro Bandera, Paleoambientes, Mioceno Temprano, Neuquén, Argentina.

Revista Geológica de Chile, Vol. 32, No. 2, p. 273-291, 4 Figs., 1 tabla, Julio 2005.

ABSTRACT

Stratigraphy and vertebrates (Aves and Mammalia) from the Cerro Bandera Formation, Early Miocene of Neuquén Province, Argentina. The Cerro Bandera Formation comprises a series of isolated outcrops that represent the relicts of an old alluvial filling developed on small local valleys. It is composed of a succession of reworked pyroclastic deposits alternating with primary pyroclastic and scant sandstone levels. These deposits were originally recognized at the northeast of Barda Negra, south of Cerro Bandera and northwest of Sierra del Portezuelo; new exposures are herein recognised to the northwestern slope of Cerro Bayo Mesa, Neuquén Province, Argentina. The recovered fossil remains correspond to birds (Falconidae) and 17 families of mammals, among which are remarkable Cramauchenia normalis Ameghino, Proadinotherium cf. P. muensteri Ameghino, Eosteiromys sp. and Caviocricetus lucasi (Vucetich y Verzi), plus a species of Protypotherium with more primitive dentition than those known of the Santacrucian Age. This association confirms a Colhuehuapian SALMA (Early Miocene) for this unit. This fauna is markedly different from that recorded from the lower section of the Chichinales Formation, Río Negro Province. The degree of faunistic differentiation between these probably synchronous units could be a result of local palaeoenvironmental differences.

Key words: Aves, Mammals, Biochronology, Palaeoenvironments, Cerro Bandera Formation, Early Miocene, Neuquén, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Las investigaciones realizadas sobre vertebrados fósiles cenozoicos de la Provincia del Neuquén (Argentina) se han remitido casi exclusivamente a los hallazgos procedentes de los niveles fosilíferos de la Formación Collón Cura (Roth, 1899; Rabassa, 1974; Pascual et al., 1984; Pardiñas, 1991; Albino, 1996; Vucetich et al., 1993), asignados a la Edad Colloncurense (Mioceno Medio). Si bien existen algunas menciones sobre mamíferos cenozoicos más antiguos procedentes del Neuquén (Ameghino, 1889; Gentili, 1950; Kraglievich, 1957; Rubinstein y Zappettini, 1990; Tauber et al., 1999), no se han dado a conocer estudios detallados al respecto.

Gentili (1950) señaló la presencia de dientes de mamíferos, fragmentos de huesos, restos de troncos y de hojas carbonizadas en sedimentitas, adjudicadas a la Edad 'Santacrucense', expuestas en el extremo septentrional de la sierra del Portezuelo (Figs. 1 y 2A). Asimismo, A. Leanza y E. Rolleri recolectaron materiales de mamíferos fósiles en niveles equivalentes en el cerro Bandera (Figs. 1 y 2A) y en el extremo nororiental de Barda Negra (Figs. 1 y 2 B); estos materiales se hallan depositados actualmente en el Museo Olsacher (Zapala). Leanza y Hugo (1997) asignaron estos depósitos a la Formación Cerro Bandera, y la refirieron a la Edad Colhuehuapense (Mioceno Temprano) sobre la base de determinaciones preliminares efectuadas por uno de los autores (MB) de los escasos

restos de mamíferos fósiles allí recolectados.

Recientes trabajos de campo realizados en el sector centro oriental de la Cuenca Neuquina, próximos a las localidades de Cerro Bandera, Barda Negra, Sierra del Portezuelo y Cerro Bayo Mesa (Figs. 1 y 2), dieron lugar a la obtención de una nueva colección de vertebrados fósiles y permitieron efectuar una serie de tareas consistentes en la observación y caracterización litoestratigráfica de la Formación Cerro Bandera,

La presente contribución tiene como objetivos caracterizar litoestratigráficamente los afloramientos conocidos de la Formación Cerro Bandera y analizar su contenido de vertebrados fósiles, destacando su significado biocronológico y paleoambiental. Estos estudios permitirán ampliar el conocimiento de las faunas de vertebrados continentales del Mioceno Temprano de Sudamérica, hasta ahora sólo conocidas de las típicas localidades fosilíferas de las provincias del Chubut (Ameghino, 1900-1902, 1902; Simpson, 1932, 1935; Bordas, 1939; Marshall et al., 1983) y de Río Negro (Windhausen, 1922; Barrio et al., 1989). A estos registros debe sumarse la fauna procedente de la Formación Abanico, Chile central, asignada también al Mioceno Temprano, de acuerdo a las dataciones radiométricas y a estudios bioestratigráficos preliminares (Flynn et al., 1995).

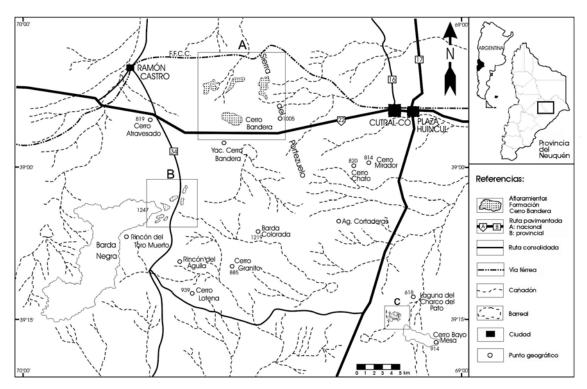


FIG. 1. Mapa de ubicación en figura 2. A- Cerro Bandera y Sierra del Portezuelo Norte; B- Barda Negra; C- Cerro Bayo Mesa.

MATERIALES Y MÉTODOS

La obtención de los materiales fósiles provenientes de la Formación Cerro Bandera se efectuó a partir de la recolección de elementos expuestos en superficie. Dicha tarea fue acompañada con el levantamiento de cuatro perfiles estratigráficos de detalle (escala 1:100) correspondientes a las localidades de Barda Negra, Cerro Bandera, Sierra del Portezuelo (Norte) y sector noroccidental de Cerro Bayo Mesa (Fig. 3). Los códigos de colores empleados en la descripción litológica corresponden a la carta cromática del 'Rock-color Chart Committee' (1991).

La determinación de las piezas recolectadas se efectuó sobre la base de la comparación anatómica con materiales pertenecientes a las colecciones del Museo de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Buenos Aires, del Museo de La Plata y del Museo Egidio Feruglio (Trelew). Los materiales que no se describen o comentan en el texto están en la lista de la tabla 1.

Para la correlación geocronológica de las Eda-

des Mamífero se ha seguido a Flynn y Swisher (1995) y Fleagle et al. (1995). El 'Piso Astrapothericulense' de Ameghino (1900-1902) es considerado más antiguo que la Edad Santacrucense sobre la base del estado evolutivo de su fauna (Bown y Fleagle, 1993; Soria, 2001; Kramarz, 2001a) y asignado al Mioceno Temprano cuspidal -Mioceno Medio temprano (Fleagle et al., 1995). Abreviaturas: MACN: Colección Nacional Ameghino, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia' (Buenos Aires); PVPH: Colección Paleontología de Vertebrados, Museo Municipal Carmen Funes (Plaza Huincul); PV MOZ: Colección Paleontología de Vertebrados, Museo Olsacher (Zapala); MEGP: Museo Educativo de Geología y Paleontología (General Roca); I/i, incisivo superior/inferior; C/c, canino superior/ inferior; P/p, premolar superior/inferior; M/m, molar superior/inferior; DAP, diámetro anteroposterior; DT, diámetro transverso.

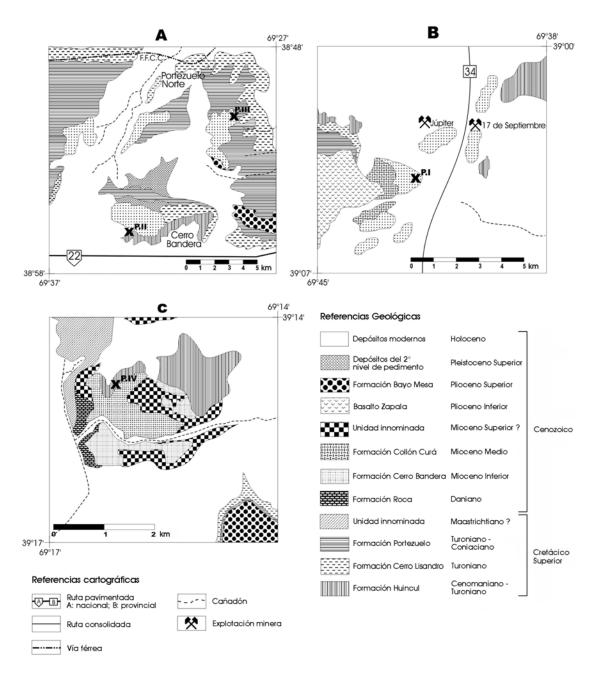


FIG. 2. Mapas geológicos. A- Cerro Bandera y Sierra del Portezuelo Norte; B- Barda Negra; C- Cerro Bayo Mesa.

TABLA 1. LISTA DE MAMÍFEROS FÓSILES EN LA FORMACIÓN CERRO BANDERA, PERO NO COMENTADOS EN EL TEXTO.

Taxón	Material referido	Procedencia	Biocrón	Categoría sistemática
Palaeothentes	PV 6468 MOZ, m1 incompleto	Cerro Bandera, horizonte fosilífero	Des - San	Paucituberculata, Palaeothentidae
Abderites	PVPH 359, M2 y M4 posiblemente asociados	Sierra del Portezuelo Norte	Colh - San	Paucituberculata, Abderitidae
Pitheculites	PVPH 360 y PVPH 361, m1 y P3 aislados	Sierra del Portezuelo Norte	Colh - Lav	Paucituberculata, Abderitidae
Sipalocyon	PVPH 341, fragmento mandibular con p1 - m3	Sierra del Portezuelo Norte	Colh - San	Sparassodonta, Hathliacynidae
Cladosictis	PVPH 342, M1 aislado	Sierra del Portezuelo Norte	Colh - San	Sparassodonta, Hathliacynidae
Proeutatus	PV 6469 MOZ, PVPH 261, 344, 345 y 346, placas, móviles y algunos elementos postcraneanos asociados	Cerro Bandera, horizonte fosilífero inferior, Cerro Bayo Masa y Sierra del	Colh - Coll	Cingulata, Dasypodidae
Stenotatus	PVPH 263, fragmento mandibular con un molariforme	Cerro Bayo Mesa	Des - Coll	Cingulata, Dasypodidae
Astrapothericulus	PV 6331b MOZ, fragmento mandibular con m2- m3	Barda Negra, cantera 'La Victoria'	Colh - Ast	Astrapotheria, Astrapotheriidae
Perimys	PVPH 449 y 450, molariformes aislados	Sierra del Portezuelo Norte	Colh - San	Rodentia, Neoepiblemidae
Astegotherini	PVPH 347, placas móviles aisladas.	Sierra del Portezuelo Norte	lta - Lav	Cingulata, Dasypodidae
Peltephilinae	PVPH 470, placa móvil aislada	Sierra del Portezuelo Norte	Cas - Cha	Cingulata, Dasypodidae
Propalaehoplophorinae	PV 6470 MOZ, PVPH 349, 350 y 358, placas aisladas y elementos postcraneanos asociados	Barda Negra, cantera 'La Victoria' y Sierra del Portezuelo Norte	Mus - Lav	Cingulata, Glyptodontidae
Hegetotheriidae	PV 6466 MOZ, fragmento mandibular con p4?	Cerro Bandera, horizonte fosilífero inferior	Tin - Ens?	Notoungulata, Typotheria
Macraucheniidae	PV 6478, 6480 a y b, 6481 MOZ, elementos postcraneanos aislados	Cerro Bandera, horizontes fosilíferos inferior y superior	Mus - Luj	Litopterna

Abreviaturas: Ita, Edad Itaboraiense; Cas, Edad Casamayorense; Mus, Edad Mustersense; Tin, Edad Tinguiririquense; Des, Edad Deseadense; Colh, Edad Colhuehuapense; Astr, 'Piso Astrapothericulense; San, Edad Santacrucense; Coll, Edad Colloncurense; Lav, Edad Laventense; Cha, Edad Chasiquense; Ens, Edad Ensenadense; Luj, Edad Lujanense.

RESEÑA GEOLÓGICA

La Formación Cerro Bandera fue definida por Leanza y Hugo (1997) en la localidad epónima, situada a 23 km al oeste de la ciudad de Plaza Huincul (Figs. 1 y 2A). Las primeras menciones referentes a sus depósitos fueron efectuadas por A. Roll¹, para el extremo nororiental de Barda Negra y por Herrero Ducloux (1946) para el borde septentrional de la sierra del Portezuelo. Posteriormente, Gentili (1950) y Uliana (1978) efectuaron breves referencias de estos depósitos para las localidades de Barda Negra y Cerro Bandera. Más recientemente Delpino et al. (1995) mapearon los distintos afloramientos de esta unidad con el nombre de Formación La Beatriz, siendo finalmente redefinida por Leanza y Hugo (1997) bajo su actual denominación. Sobre la base de las observaciones de los presentes autores, se adjudicaron también a esta unidad los depósitos tobáceos, bentoníticos y tufíticos que afloran en el extremo noroccidental de Cerro Bayo Mesa (Figs. 1 y 2C), ampliando de esta manera la extensión areal conocida hasta el momento para esta formación.

La Formación Cerro Bandera se presenta como una sucesión de pequeños afloramientos aislados de color blanquecino a pardo amarillentos, dispuestos alineadamente a lo largo de antiguas depresiones y paleovalles labrados en sedimentitas del Cretácico Tardío y del Paleoceno. En el área de estudio, los depósitos de esta unidad sobrevacen en discordancia erosiva a diversas unidades del Grupo Neuguén (formaciones Huincul, Cerro Lisandro y Portezuelo), del Cretácico Tardío, como así también sobre sedimentitas marinas danianas del Grupo Malargüe (Formación Roca). El marcado relieve sobre el que se depositó esta unidad genera una fuerte variación en los espesores de la secuencia con rápidos acuñamientos laterales, registrándose una potencia máxima de 45 m. La fuerte discordancia sobre la que se apoyan estos depósitos ha sido atribuida por Uliana (1978) y Leanza y Hugo (1997) a un periodo de ascenso y erosión acaecido durante la fase diastrófica Pehuénchica (Oligoceno Tardío).

Los eventos diastróficos correspondientes a las fases Quéchuica (Mioceno Tardío) y Diaguítica (Plioceno Tardío) (Leanza y Hugo, 1997) han sido

los principales responsables de la erosión y remoción de los depósitos de la Formación Cerro Bandera, quedando reducidos a pequeños cuerpos relictuales. Finalmente, cubren a esta unidad en discordancia erosiva, depósitos clásticos del Neógeno y del Cuaternario.

Litológicamente, la Formación Cerro Bandera se compone de una alternancia de depósitos piroclásticos primarios y secundarios (en el sentido de Teruggi *et al.*, 1978), con abundantes cuerpos bentoníticos e intercalaciones de niveles epiclásticos en su tramo superior. Los rasgos sedimentarios primarios de estos depósitos se presentan frecuentemente enmascarados por la alteración de sus componentes vítreos, imprimiendo a la secuencia un aspecto texturalmente homogéneo.

Estudios estratigráficos previos (Leanza y Hugo, 1997) y observaciones propias sugieren una génesis asociada a un ambiente fluvial de baja sinuosidad y moderada energía, con cuerpos lacustres más o menos estables confinados arealmente hacia los sectores centrales de los paleovalles, con predominio de un marcado desarrollo de paleosuelos en los sectores topográficamente más elevados. El contenido principalmente tobáceo y tufítico de esta unidad se habría producido a partir de un aporte intermitente de material piroclástico procedente desde el sector andino bajo la forma de lluvia de cenizas (Leanza y Hugo, 1997), que dio lugar al paulatino relleno y planización del paleorrelieve.

LOCALIDADES FOSILÍFERAS

Los yacimientos fosilíferos conocidos en la Formación Cerro Bandera están constituidos por concentraciones aisladas de restos fósiles parcialmente expuestos en superficie por efecto de aguas pluviales y acción eólica. En general, los restos fósiles suelen hallarse en mayor abundancia en aquellos sectores donde la secuencia presenta una menor alteración. Posiblemente, los mismos factores que contribuyeron a la alteración y desvitrificación de las piroclastitas influyeron también en la degradación de los materiales óseos. En este sentido, las piezas dentarias parecen ser las más resistentes, habiéndose encontrado en algunos

¹ 1939. La cuenca de los Estratos con Dinosaurios al sur del río Neuquén (Inédito), Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Gerencia de Exploraciones, 112 p. Buenos Aires.

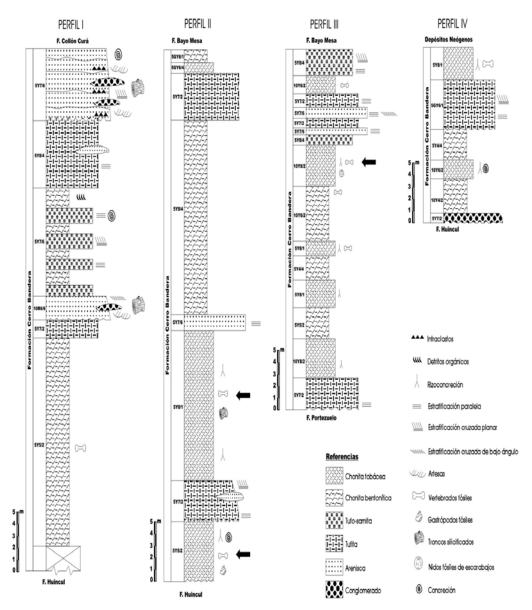


FIG. 3. Perfiles estratigráficos de la Formación Cerro Bandera. Perfil II: Barda Negra; Perfil III: Cerro Bandera; Perfil III: Sierra del Portezuelo Norte; Perfil IV: Cerro Bayo Mesa.

casos partes de series dentarias en posición correcta dentro del sedimento, aunque faltando por completo cualquier resto óseo.

En la localidad tipo de la Formación Cerro Bandera (38°55'4"S/69°34'31"W), la sucesión se halla conformada por depósitos dominantemente choníticos (piroclastita consolidada de granulometría muy fina, inferior a los 0,062 mm, sensu Teruggi et al., 1978) y tufíticos (Fig. 3, Perfil II). En este afloramiento fueron encontrados dos horizon-

tes fosilíferos dentro de depósitos correspondientes a chonitas tobáceas fuertemente pedoturbadas (paleosuelos). El horizonte fosilífero inferior corresponde a los depósitos basales de esta unidad, en la que se encontraron restos de pequeños vertebrados junto con gastrópodos de agua dulce. El horizonte fosilífero superior se ubica dentro del segundo nivel chonítico, *ca.* 17 m de la base del perfil.

Sobre el faldeo nororiental de Barda Negra (39°02'02"S/6940'56"W), la Formación Cerro Bandera exhibe una secuencia granocreciente, con predominancia de depósitos bentoníticos (lacustres) en la base, gradando paulatinamente hacia el techo a depósitos con mayor contenido epiclástico (tufitas con lentes arenosas), donde dominan areniscas fluviales con lentes conglomerádicas portadoras de troncos silicificados (Fig. 3, Perfil I). En esta localidad, los depósitos bentoníticos basales son explotados comercialmente en varias pertenencias mineras (canteras La Victoria, 17 de Septiembre y Júpiter III), de donde se han extraído algunos restos dentarios y óseos, junto con troncos fósiles pobremente preservados.

En la localidad de Sierra del Portezuelo Norte (38°52'52"S/69°28'22"W) la unidad está formada por una alternancia de tufitas, chonitas bentoníticas y chonitas tobáceas, con intercalaciones de delgados bancos arenosos hacia el techo del perfil (Fig.

3, Perfil III). En la misma localidad se han reconocido al menos cuatro horizontes fosilíferos, de los cuales sólo el tercer horizonte, ubicado aproximadamente a 21 m desde la base del perfil, ha aportado material fosilífero lo suficientemente significativo para este análisis. Este horizonte se ubica en depósitos pedoturbados de chonitas tobáceas, los que aportaron numerosos restos de mamíferos junto con escasos nidos de escarabajos pobremente preservados.

Finalmente, una cuarta localidad fosilífera ha sido encontrada en la vertiente noroccidental del cerro Bayo Mesa (39°15'55"S/69°16'55"W), sitio en el cual no había sido reconocida anteriormente la Formación Cerro Bandera (Leanza y Hugo, 1997). Esta unidad se presenta allí como una sucesión dominantemente chonítica y tufítica de escaso espesor (Fig. 3, Perfil IV), con un horizonte fosilífero único, localizado ca. 13 m desde la base del perfil, en niveles de chonitas tobáceas pedogenisadas.

DESCRIPCIONES SISTEMÁTICAS

Clase Aves Linnaeus, 1758 Orden Ciconiiformes Garrod, 1874 Familia Falconidae Vigors, 1824 Falconidae indet.

Materiales: PVPH 465, falange 1 dedo 3. Procedencia: Cerro Bayo Mesa (Fig. 3, Perfil IV). Descripción y comparación: la falange es alargada y fuertemente comprimida; en vista lateral, la articulación distal es redondeada y se presenta profunda y ampliamente excavada como en los Polyborinae pero menos que en los Strigidae. Esta morfología permite una rotación muy amplia de la falange articular correspondiente a un tipo de pata raptora.

Comentarios: el registro fósil de estas aves es escaso durante la mayor parte del Cenozoico de América del Sur. La única especie fósil hasta ahora

reconocida es *Badiostes patagonicus* Ameghino, 1894a (Santacrucense) de la que no se conocen falanges. Chiappe (1991) señaló la presencia de un Falconidae en el Mioceno Temprano - Medio de la Formación Pinturas ('Piso Astrapothericulense'). Recientemente, Tambussi *et al.* (2003) dieron a conocer los restos de Falconidae más antiguos hasta ahora conocidos para América continental, procedentes de capas de Edad Colhuehuapense (Mioceno Temprano) de la Provincia del Chubut. Dichos restos corresponden a un ejemplar de tamaño significativamente mayor que el PVPH 465.

Clase Mammalia Linnaeus, 1758 Subclase Metatheria Huxley, 1880 Orden Sparassodonta Ameghino, 1894b Familia Hathliacynidae Ameghino, 1894b Hathliacynidae indet.

Materiales: PVPH 343, un M1 derecho incompleto. **Procedencia:** Sierra del Portezuelo Norte (Fig. 3, Perfil III).

Comentarios: este ejemplar presenta un marcado desarrollo anterior de la región parastilar, rasgo

poco frecuente entre los hatliacínidos hasta ahora conocidos, sólo observado en formas del Mioceno Tardío (Edades Huayqueriense y Chasiquense) de las provincias de Buenos Aires, La Pampa y Catamarca (Marshall, 1981).

Familia Borhyaenidae Ameghino, 1894b Borhyaenidae indet.

Materiales: PVPH 362, un canino inferior izquierdo. **Procedencia:** Sierra del Portezuelo Norte (Fig. 3, Perfil III).

Comentarios: aunque no es posible una determi-

nación taxonómica más precisa, este ejemplar revela la presencia de grandes metaterios carnívoros en la Formación Cerro Bandera.

Subclase Eutheria Gill, 1872 Orden Cingulata Illiger, 1811 Familia Dasypodidae Bonaparte, 1838 Género *Prozaedyus* Ameghino, 1891

Especie tipo: *Euphractus exilis* Ameghino, 1887b. Edad Santacrucense (Mioceno Medio). Provincia de Santa Cruz, Argentina.

Prozaedyus sp.

Materiales: PV 6471 MOZ, dos fragmentos de placas móviles y dos del escudo pelviano, PVPH 262, tres fragmentos de placas móviles y dos del escudo pelviano y PVPH 348, dos placas móviles y una fija, aisladas.

Procedencia: PV 6471 MOZ proviene de Cerro Bandera, horizonte fosilífero inferior (Fig. 3, Perfil II); PVPH 262, de Cerro Bayo Mesa (Fig. 3, Perfil IV); PVPH 348, de Sierra del Portezuelo Norte (Fig. 3, Perfil III).

Comentarios: estos ejemplares difieren de *P. humilis* Ameghino (única especie descrita para la Edad Colhuehuapense) y coinciden con las especies santacrucenses del género (Scott, 1903) por presentar un menor número de tubérculos laterales y de forámenes pilíferos sobre el borde posterior de la placa. Sin embargo, materiales de nuevas colecciones del MACN procedentes de niveles colhuehuapenses de la Formación Sarmiento frente a la localidad de Gaiman (Provincia del Chubut), no difieren mayormente en la morfología de los ejemplares de la Formación Cerro Bandera. El género *Prozaedyus* se registra desde la Edad Deseadense (Oligoceno Tardío) hasta la Edad Colloncurense (Mioceno Medio).

Orden Notoungulata Roth, 1903 Familia Interatheriidae Ameghino, 1887a Género *Protypotherium* Ameghino, 1885

Especie tipo: *Protypotherium antiquum* Ameghino, 1885. Edad 'Mesopotamiense' (Huayqueriense?, Mioceno Tardío). Provincia de Entre Ríos, Argentina.

Protypotherium sp.

(Fig. 4A)

Materiales: PV 6465 MOZ, dos fragmentos de molariformes inferiores aislados; PV 6467 MOZ, un fragmento de molariforme aislado; PVPH 265, un fragmento mandibular con un molar, un molar inferior y un premolar superior aislados; PVPH 354, 8 molares superiores, 2 molares inferiores y un incisivo inferior, aislados; PVPH 351, un fragmento mandibular derecho con dp?2 - dp?4, m1 - m2; PVPH 352, un fragmento mandibular derecho con parte de la rama ascendente e i1 - m2.

Procedencia: PV 6465 MOZ y PV 6467 MOZ provienen de Cerro Bandera, horizonte fosilífero inferior (Fig. 3, Perfil II); PVPH 265, de Cerro Bayo Mesa (Fig. 3, Perfil IV); PVPH 351, 352 y 354, de Sierra del Portezuelo Norte (Fig. 3, Perfil III).

Descripción: todos los dientes presentan una espesa cobertura de cemento; p3 y p4 tienen el diámetro anteroposterior del talónido más corto que el del trigónido, p1 y p2 son cortos y no molariformes. Los dientes son de menor tamaño que los de *P. australe* Ameghino, pero mayores

que los de *P. praerutilum* Ameghino y *P. attenuatum* Ameghino (todos de Edad Santacrucense) (Ameghino, 1887a; Sinclair, 1909). Los premolares inferiores posteriores presentan diámetro bucolingual del talónido proporcionalmente más grande que en las especies santacrucenses.

Comentarios: la presencia de cemento en los molariformes y los caracteres de los premolares mencionados anteriormente permiten su asignación al género Protypotherium y que lo diferencian claramente de Cochilius Ameghino (Edad Colhuehuapense y Deseadense). La única especie de Protypotherium descrita para la Edad Colhuehuapense es P. minor Bordas, de la que sólo se conoce su dentadura superior (Bordas, 1939). Sin embargo, materiales inéditos depositados en el MACN procedentes de estratos colhuehuapenses de la Formación Sarmiento en la barranca sur del Río Chubut (Gaiman) también presentan premolares inferiores posteriores con el talónido al menos tan ancho como el trigónido, lo que constituye una condición más primitiva con relación a sus contrapartes santacrucenses (Reguero et al., 2003). El género Protypotherium se registra desde la Edad Colhuehuapense (Mioceno Temprano) hasta la Colloncurense (Mioceno Medio) de Patagonia, y en el 'Mesopotamiense' (Mioceno Tardío) de la Provincia Entre Ríos, Argentina.

Familia Toxodontidae Gervais, 1847 Género *Proadinotherium* Ameghino, 1895

Especie tipo: *Proadinotherium leptognathum* Ameghino, 1895. Edad Deseadense (Oligoceno Tardío). Patagonia, Argentina.

Proadinotherium cf. P. muensteri Ameghino, 1902 (Fig. 4B)

Materiales: PV 6460 MOZ, un fragmento de premaxilar derecho con el alvéolo del I1 y la raíz del I2 y premaxilar izquierdo con raíz del I2, un P4

derecho y un M3 derecho, incompleto, posiblemente asociados; PVPH 356, dos molares superiores derechos incompletos, asociados.

Procedencia: PV 6460 MOZ proviene de Barda Negra, cantera '17 de Septiembre' (Fig. 3, Perfil I); PVPH 356, de Sierra del Portezuelo Norte (Fig. 3, Perfil III).

Descripción y comparación: los dientes son de tamaño mayor que los de *P. leptognathum* Ameghino (Deseadense) y de coronas más altas que en

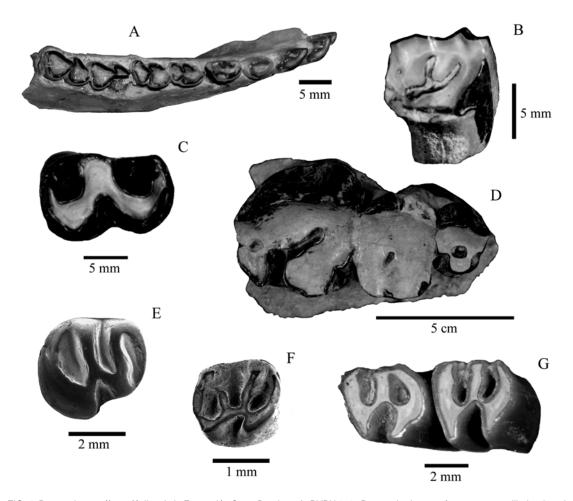


FIG. 4. Restos de mamíferos fósiles de la Formación Cerro Bandera. A: PVPH 352, *Protypotherium* sp., fragmento mandibular derecho con i1 - m2 en vista oclusal. B: PV 6460 MOZ, *Proadinotherium* cf. *P. muensteri*, P4 derecho en vista oclusal. C: PVPH 353, *Cramauchenia normalis*, m3 izquierdo en vista oclusal. D: PV 4082b MOZ, Astrapotheriidae gen. et sp. nov. fragmento de maxilar derecho con P4-M2. E: PVPH 453, *Eosteiromys* sp., molariforme inferior derecho incompleto en vista oclusal. F: PVPH 454, *Caviocricetus lucasi*, molar superior derecho en vista oclusal. G: PVPH 367, Cephalomyidae gen. et sp. nov., m1 - m2 izquierdos en vista oclusal.

este taxón, pero comparativamente más bajas que en *Adinotherium* (Santacrucense-Friasense). El PV 6460 MOZ presenta el P4 de sección cuadrangular; el esmalte cubre la cara labial, parte de la cara anterior y un pequeño sector de la cara posterior. La cara labial presenta la arista del paracono bien marcada; la anterior muestra un cíngulo bien definido, que coincide con lo conocido para

Proadinotherium muensteri Ameghino (Colhuehuapense).

Medidas: DAP P4: 15,6 mm; DT P4: 15,7 mm. Comentarios: Proadinotherium muensteri Ameghino sólo era conocido de rocas de Edad Colhuehuapense de la barranca sur del lago Colhue Huapi, localidad tipo de la Edad Colhuehuapense (Simpson, 1940).

Orden Litopterna Ameghino, 1889 Familia Proterotheriidae Ameghino, 1887b Proterotheriidae indet.

Materiales: PV 6483 MOZ, un astrágalo izquierdo. **Procedencia**: Cerro Bandera, horizonte fosilífero superior (Fig. 3, Perfil II).

Descripción y comparación: el astrágalo presenta la tróclea estrecha y bien marcada, y la cabeza se encuentra algo desplazada medialmente, condición propia de los proterotéridos y distinta de la de los macrauquénidos. El astrágalo es de tamaño algo mayor que el de *Thoatherium* Ameghino, pero a diferencia de éste, y de los restantes proterotéridos santacrucenses conocidos, el cuello es compara-

tivamente más largo, pero igual que en astrágalos aislados procedentes de niveles colhuehuapenses de la Formación Sarmiento (MACN A 52-263) asignados por B. Patterson (*in schedula*) a esta familia

Comentarios: de acuerdo con Soria (2001), la mayor longitud del cuello astragalar del ejemplar de Cerro Bandera revela una condición más primitiva que aquella de los Proterotheriidae santacrucenses conocidos.

Familia Macraucheniidae Gill, 1872 Género *Cramauchenia* Ameghino, 1902

Especie tipo: *Cramauchenia normalis* Ameghino, 1902. Edad Colhuehuapense (Mioceno Temprano). Patagonia, Argentina.

Cramauchenia normalis Ameghino, 1902 (Fig. 4 C)

Lectotipo: MACN A 52-119; porción derecha del cráneo con dentición.

Materiales: PVPH 353, un m3 izquierdo, porción mandibular derecha con m1? izquierdo muy desgastado, porción mandibular derecha con las raíces del m3 y varios fragmentos mandibulares y poscraneanos muy probablemente asociados; PVPH 357, dos molares inferiores aislados; PV 6464 MOZ, un fragmento de molariforme superior derecho.

Procedencia: PVPH 353 y 357 provienen de Sierra del Portezuelo Norte (Fig. 3, Perfil III) y PV 6464 MOZ, de Cerro Bandera, horizonte fosilífero superior

(Fig. 3, Perfil II).

Descripción y comparación: los dientes inferiores disponibles coinciden en forma y tamaño con los del paralectotipo de *C. normali*s Ameghino (MACN 52-220). El PVPH 353 coincide además con el paralectotipo por carecer de entocónido y entolófido (*sensu* Soria, 1981) en el m3 y sólo difiere de éste por el menor desarrollo de los cíngulos posterolingual y labial, lo que podría corresponder a simples variaciones individuales.

Comentarios: el género *Cramauchenia* sólo era conocido hasta ahora para los estratos colhuehuapenses de la Formación Sarmiento, Provincia del Chubut (Ameghino, 1902; Soria, 1981). De acuerdo con Windhausen (1922), *Cramauchenia* también se registra en los estratos fosilíferos de la Formación Chichinales, Provincia de Río Negro, asignados a la Edad Colhuehuapense (Barrio *et al.*, 1986).

Orden Astrapotheria Lydekker, 1894 Familia Astrapotheriidae Ameghino, 1887b Género *Parastrapotherium* Ameghino, 1895

Especie tipo: Parastrapotherium holmbergi Ameghino, 1895. Edad Deseadense (Oligoceno Tardío). Patagonia, Argentina.

Parastrapotherium sp.

Materiales: PV 6331 a MOZ, fragmento mandibular derecho con parte de la raíz posterior del p3, p4 incompleto y m1; PV 6461 MOZ: un fragmento de un canino superior izquierdo; PV 6462a MOZ: un fragmento de un canino inferior izquierdo, PV 6462b MOZ, un fragmento de un M2? izquierdo y PV 6485 MOZ, un molar inferior incompleto, i1, i2 y ambos caninos inferiores asociados.

Procedencia: PV 6331 MOZ proviene de Barda Negra, cantera 'La Victoria'; PV 6461 MOZ, de Barda Negra, cantera 'Júpiter III' (Fig. 3, Perfil I); PV 6462 a y b MOZ y PV 6485 MOZ, de Cerro Bandera, horizonte fosilífero superior (Fig. 3, Perfil II).

Comentarios: estos materiales corresponden a un gigantesco Astrapotheriidae de tamaño comparable al de *Parastrapotherium martiale* Ameghino (Edad Deseadense) y *Parastrapotherium herculeum* Ameghino (Edad Colhuehuapense) y, por lo tanto, mayor que el de las especies del género *Astrapotherium* Burmeister (Edad Colhuehuapense a

Edad Friasense). Además, la presencia de p3 e incisivos de base muy ancha son caracteres distintivos del género *Parastrapotherium* (Ameghino, 1895). El registro de este género se extiende desde la Edad Deseadense (Oligoceno Tardío) hasta la Edad Colhuehuapense (Mioceno Temprano) de Patagonia, Argentina.

Astrapotheriidae gen. et sp. nov. (Fig. 4D)

Materiales: PV 4082 a, b y d MOZ, fragmento maxilar derecho con P4-M2, fragmento maxilar izquierdo con M1-M3 y un canino superior, asociados.

Procedencia: Barda Negra, cantera 'La Victoria' (Fig. 3, Perfil I).

Comentarios: el material disponible corresponde a un individuo de tamaño ligeramente menor que el del holotipo de *Astrapothericulus iheringi* (Ameghino); los molariformes presentan cíngulos labiales y bucales mucho menos marcados; carece de P3 y el canino superior es escasamente curvo. Esta combinación de caracteres sugiere que se trata de un taxón distinto de todos los Astrapotheria conocidos.

Orden Rodentia Bowdich, 1821 Suborden Hystricognathi Tullberg, 1899 Familia Erethizontidae Thomas, 1897 Género *Eosteiromys* Ameghino, 1902

Especie tipo: *Eosteiromys homogenidens* Ameghino, 1902. Edad Colhuehuapense (Mioceno Temprano). Provincia del Chubut, Argentina.

Eosteiromys sp. (Fig. 4E)

Materiales: PVPH 453, un molariforme inferior aislado, incompleto.

Procedencia: Cerro Bayo Mesa (Fig. 3, Perfil IV). **Descripción y comparación:** el único diente disponible es braquiodonte, de corona muy baja y

tetralofodonte. Su tamaño (diámetro transverso anterior=4,8 mm) es mucho menor que el de *E. homogenidens* Ameghino (Colhuehuapense) y que el de la especie santacrucense *Steiromys detentus* Ameghino, 1887b. Sin embargo, coincide en tamaño y morfología con los de algunos ejemplares (MACN Pv CH1890-1910) procedentes de estratos colhuehuapenses de la Formación Sarmiento de la barranca sur del Río Chubut (Gaiman) asignados a una nueva especie del género *Eosteiromys* (Candela, 2000).

Comentarios: esta última especie también se registra en estratos colhuehuapenses de la Formación Sarmiento en la barranca sur del lago Colhue

Huapi, de donde aún no se conocen molares inferiores (Candela, 2000).

Familia Echimyidae Miller y Gidley, 1918 Género *Caviocricetus* Vucetich y Verzi, 1996

Especie tipo: Caviocricetus lucasi Vucetich y Verzi, 1996. Edad Colhuehuapense (Mioceno Temprano). Patagonia, Argentina.

Caviocricetus Iucasi Vucetich y Verzi, 1996 (Fig. 4F)

Materiales: PVPH 454, un molariforme superior

Procedencia: Sierra del Portezuelo Norte (Fig. 3,

Descripción: el único molar disponible coincide en

tamaño y morfología con los ejemplares referidos a *C. lucasi* (Vucetich y Verzi, 1996) por ser radiculado, de corona muy baja, más larga que ancha; las cúspides labiales son más altas y aguzadas, en especial el paracono, por lo que la superficie oclusal es fuertemente aterrazada, y el mesolofo se dispone oblicuo y dirigido hacia el metacono.

Medidas: DAP = 1,625 mm; DT = 1,55 mm.

Comentarios: el género *Caviocricetus* hasta ahora era conocido únicamente en el Miembro Trelew de la Formación Sarmiento (Edad Colhuehuapense), Provincia del Chubut (Vucetich y Verzi, 1996).

Familia Cephalomyidae Ameghino, 1897

Cephalomyidae gen. et sp. nov. (Fig. 4G)

Materiales: PVPH 363, M1 o M2 derecho aislado; PVPH 364, un M1 o M2 izquierdo aislado; PVPH 365, un M3 derecho aislado; PVPH 366, un m1 o m2 derecho aislado; PVPH 367, un fragmento mandibular izquierdo con m1 y m2; PVPH 368, un m1 o m2 derecho aislado; PVPH 369, un p4 derecho aislado; PVPH 370, 13 molares superiores, aislados; PVPH 448, 4 molares inferiores, aislados; PV 6832 MOZ, M1 o M2 derecho, aislado; PV 6833 MOZ, M1 o M2 derecho aislado; PV 6834 MOZ, DP4 derecho aislado; PV 6835 MOZ, m1 o m2 derecho, aislado; PV 6836 MOZ, m1 o m2 derecho, aislado; PV 6838 MOZ, 4 molares superiores, aislados; PV 6838 MOZ, 3 molares inferiores, aislados.

Procedencia: PVPH 363-370 y 448 provienen de Sierra del Portezuelo Norte (Fig. 3, Perfil III); PV 6832 MOZ-PV 6838 MOZ, de Cerro Bandera, horizonte fosilífero inferior (Fig. 3, Perfil II).

Descripción y comparación: los molariformes son hipsodontes, de corona más baja que los de Cephalomys Ameghino (Deseadense) y sin discontinuidades en la cobertura del esmalte. Los molares superiores presentan una marcada hipsodoncia unilateral; en estadios juveniles presentan cuatro o cinco crestas transversales, pero con el desgaste el patrón oclusal se simplifica y se insinúa un patrón bilobulado. Los molares inferiores son tetralofodontes en estados juveniles, pero con el desgaste adquieren un patrón oclusal trilofodonte que no guarda una correlación morfológica con el de los molares superiores. Esta falta de simetría entre la morfología oclusal de los dientes superiores e inferiores es característica de los Cephalomyidae (Kramarz, 2001c).

Comentarios: este Cephalomyidae corresponde a un nuevo género y especie sólo conocido para la Formación Cerro Bandera y es el más abundante de los mamíferos registrados en esta unidad.

Familia Chinchillidae Bennett, 1833 Género *Eoviscaccia* Vucetich, 1989

Especie tipo: *Eoviscaccia boliviana* Vucetich, 1989. Edad Deseadense (Oligoceno Tardío). Bolivia.

Eoviscaccia australis Vucetich, 1989

Material: PVPH 451, tres molariformes, aislados; PVPH 452, cuatro molariformes, aislados.

Procedencia: PVPH 451 proviene de Sierra del

Portezuelo Norte (Fig. 3, Perfil III); PVPH 452, de Cerro Bayo Mesa (Fig. 3, Perfil VI).

Comentarios: *E. australis* Vucetich es conocida en niveles de Edad Deseadense de la Formación Sarmiento, Provincia del Chubut, sólo por dos molares aislados, uno de ellos el holotipo (Vucetich, 1989), pero es abundante en capas de Edad Colhuehuapense de esa unidad (Kramarz, 2001b).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

EDAD DE LA FORMACIÓN CERRO BANDERA

Las sedimentitas actualmente asignadas a la Formación Cerro Bandera fueron originalmente referidas por A. Roll¹ a una edad 'eoterciaria' y adjudicadas más tarde por Herrero Ducloux (1946) a una Edad 'Santacruceana-Colloncurense'. Posteriormente, Gentili (1950) consideró que estos depósitos correspondían a una Edad 'Santacrucense', aunque sin entregar mayores fundamentos. Uliana (1978) asignó a esta unidad una Edad 'Friasense' sobre la base de elementos fósiles, mientras que Delpino et al. (1995) propusieron para la misma una edad oligoceno - miocena inferior. Finalmente, Leanza y Hugo (1997) asignaron a la Formación Cerro Bandera una Edad Colhuehuapense sobre la base de escasos restos de mamíferos identificados en forma preliminar por uno de los autores (MB).

La naturaleza aislada de los afloramientos de la Formación Cerro Bandera, el marcado cambio lateral de facies en estos depósitos y la ausencia de niveles guías no permiten realizar correlaciones internas o de capas entre las distintas exposiciones de la unidad. No obstante, sobre la base de sus relaciones estratigráficas y de similitudes en sus atributos litológicos, faciales y ambientales, se asignan los distintos afloramientos estudiados a una misma unidad litoestratigráfica. Este criterio, seguido por autores previos que trabajaron en el área (Gentili, 1950; Delpino *et al.*, 1995; Leanza y Hugo, 1997), permitió asignar al conjunto de estos afloramientos a un mismo intervalo temporal de depositación.

Entre los taxones registrados en la Formación Cerro Bandera se destacan Cramauchenia normalis Ameghino, Proadinotherium cf. P. muensteri Ameghino, Caviocricetus Iucasi Vucetich y Verzi y Eosteiromys sp. El primero es conocido de la Barranca sur del Lago Colhue Huapi, localidad tipo de la Edad Colhuehuapense (Simpson, 1940), y de acuerdo con Soria (1981) provendría del Miembro Colhue Huapi de la Formación Sarmiento (Spalleti y Mazzoni, 1979). El segundo es claramente afín a Proadinotherium muensteri Ameghino, conocido también en dicha localidad (Ameghino, 1902). Caviocricetus Iucasi Vucetich y Verzi sólo era conocido hasta ahora para el Miembro Trelew de la Formación Sarmiento (Mendía y Bayarsky, 1981) en la barranca sur del Río Chubut (Gaiman) (Vucetich y Verzi, 1996), asignado también a la Edad Colhuehuapense (Simpson, 1940; Soria, 1981; Bown y Fleagle, 1993). Eosteiromys es conocido para la Edad Colhuehuapense (Ameghino, 1902; Candela, 2000) y para el 'Piso Astrapothericulense' (Kramarz, 2001a), pero el ejemplar de la Formación Cerro Bandera es asignable a la misma especie reconocida por Candela (2000) para los estratos colhuehuapenses de la Formación Sarmiento en la Provincia del Chubut. Se suma a estas evidencias los caracteres dentarios presentes en los materiales disponibles de Protypotherium, más primitivos que los de las especies conocidas para la Edad Santacrucense. Estos registros permiten confirmar una Edad Colhuehuapense (Mioceno Temprano) para el grupo de localidades donde aflora la Formación Cerro Bandera, coincidiendo así con lo sugerido por Leanza y Hugo (1997). Los restantes taxones identificados tienen biocrones extensos y no permiten precisar la edad de esta unidad, aunque ninguno de ellos contradice la Edad Colhuehuapense inferida más arriba.

Considerando la Edad Colhuehuapense para la Formación Cerro Bandera, el registro de un Falconidae en esta unidad constituiría el más antiguo de la familia para América continental junto con el reportado recientemente por Tambussi *et al.* (2003) en el Miembro Trelew de la Formación Sarmiento en la barranca sur del río Chubut (Gaiman).

PALEOAMBIENTE

La disposición y arquitectura de los estratos de la Formación Cerro Bandera revelan la presencia

de un marcado paleorrelieve, conformado por un grupo de valles relativamente angostos, surcados axialmente por pequeños cursos de agua de carácter entrelazado y de moderada energía. Los frecuentes niveles bentoníticos adjudicados a depósitos de sedimentación subácuea (Leanza y Hugo, 1997) marcarían la existencia de cuerpos de agua tanto estables como semipermanentes. Paleosuelos bien desarrollados, briznas y restos carbonosos junto a troncos silicificados de gran tamaño señalan la presencia de una importante vegetación. La presencia de eretizóntidos, cefalómidos mesodontes, junto con gastrópodos pulmonados asignables a la familia Strophocheilidae (MCF-PIPH: 102; Fig. 3, Perfil II), estarían indicando condiciones cálidas y húmedas (Maury, 1935; Patterson y Pascual, 1972; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

COMPARACIÓN CON LOS VERTEBRADOS DE LA FORMACIÓN CHICHINALES

Los niveles fosilíferos de la sección inferior de la Formación Chichinales en la zona de Paso Córdova (Provincia de Río Negro) constituían hasta ahora la expresión más septentrional conocida de la Edad Colhuehuapense (Barrio et al., 1989). Esta asignación temporal está basada en el registro del género Colpodon (Notoungulata, Leontinidae) y Cramauchenia, y es reafirmada por la presencia del género Willidewu (Rodentia, Echimyidae), también representado en el Miembro Trelew de la Formación Sarmiento en la Provincia del Chubut (Vucetich y Verzi, 1991).

Las localidades fosilíferas de la Formación Cerro Bandera son latitudinalmente equivalentes a la de Chichinales. Sin embargo, existen marcadas diferencias entre sus composiciones faunísticas conocidas. Según los registros reportados por Windhausen (1922) y Barrio et al. (1989) para la Formación Chichinales, los únicos géneros compartidos por ambas unidades son Cladosictis, Proeutatus, Stenotatus, Protypotherium, y Cramauchenia. A ello debe sumarse el reciente hallazgo de restos de Eoviscaccia (MEGP 004-1) en la Formación Chichinales. En esta unidad son sumamente abundantes los restos de tortugas, notoungulados hegetotéridos y leontínidos; mientras

que en la Formación Cerro Bandera no se conocen aún restos de tortugas, los interatéridos predominan sobre los hegetotéridos y los grandes ungulados herbívoros están mayormente representados por los astrapoterios. Además, la presencia de al menos dos géneros novedosos sólo conocidos para la Formación Cerro Bandera (correspondientes a las familias Cephalomyidae y Astrapotheriidae), permite inferir cierto grado de diferenciación faunística respecto no sólo de la Formación Chichinales, sino también de las típicas localidades colhuehuapenses del centro de Patagonia.

Las evidencias sedimentológicas y paleontológicas aportadas por la Formación Chichinales sugieren la existencia de ambientes abiertos con escaso relieve, áreas arboladas restringidas con cuerpos de agua temporarios y clima templado cálido, en concordancia con otras localidades colhuehuapenses de la Provincia del Chubut (Barrio et al., 1989). Bajo este contexto, es posible interpretar, al menos tentativamente, que las diferencias entre el conjunto de taxones representados en la Formación Cerro Bandera y los de la Formación Chichinales obedecen a contrastes entre las condiciones ambientales locales de cada unidad más que a diferencias de rango temporal. Es probable que

tales diferencias sean resultado de las particulares condiciones que predominaron en la región neuquina durante el Mioceno Temprano, las cuales serían consecuencia de su proximidad a la zona andina más que de su ubicación latitudinal.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. H. Leanza (SEGEMAR, Argentina) por aportar valiosa información geológica acerca de las localidades aquí estudiadas. Al profesor R. Coria (Museo Carmen Funes, Neuquén) por su permanente e imprescindible apoyo. A G. Scillato, F. Goin, M. Reguero y A. Abello (Museo de La Plata, Argentina) por su colaboración en la determinación de algunas piezas fósiles. Al Dr. R. Madden (Duke University, Durham, EE.UU) por sus oportunas sugerencias y correcciones. Al técnico S. Saldivia (Museo Carmen Funes,

Neuquén, Argentina), a A. Martinelli (Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Buenos Aires, Argentina) y a A. Tauber (Universidad Nacional de Córdoba) por su colaboración en los trabajos de campo. La presente contribución forma parte del proyecto 'Paleontological Exploration of Patagonia', organizado por el 'American Museum of Natural History', Nueva York, EE.UU, bajo el financiamiento de la Fundación Antorchas, Argentina.

REFERENCIAS

- Albino, A. 1996. Snakes from the Miocene of Patagonia. Part I: The Booidea. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. *Abhandlungen* **199** (3): 417-434.
- Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 8: 5-207.
- Ameghino, F. 1887a. Observaciones generales sobre el orden de mamíferos extinguidos Sud-Americanos llamados toxodontes (Toxodontia) y sinopsis de los géneros y especies hasta ahora conocidos. *Anales del Museo de La Plata* (Entrega especial, 1936): 1-66.
- Ameghino, F. 1887b. 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. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 6: 1-1027.
- Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. Revista Argentina de Historia Natural 1 (5): 289-328.
- Ameghino, F. 1894a. Sur les oiseax fossiles de Patagonie et la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*.

- Boletín Instituto Geográfico Argentino **15** (11-12): 501-660.
- Ameghino, F. 1894b. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba 13: 259-452.
- Ameghino, F. 1895. Prémière contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches a *Pyrotherium. Boletín Instituto Geográfico Argentino* **15**: 306-660.
- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium. Boletín Instituto Geográfico Argentino* **18:** 406-429, 431-521.
- Ameghino, F. 1900-1902. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. Anales de la Sociedad Científica Argentina **50**: 109-131, 145-165, 209-229; **51**: 20-39, 65-91; **52**: 198-197, 244-250; **54**: 161-180, 220-240, 283-342.
- Ameghino, F. 1902. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Colpodon. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 17: 71-138.
- Barrio, C.; Carlini, A.A.; Goin, F.J. 1989. Litogénesis y antigüedad de la Formación Chichinales de Paso Córdoba (Río Negro, Argentina). *In Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, No. 4, 1986, Actas* **4**: 149-156. Mendoza, Argentina.
- Bennett, E.T. 1833. On the family of Chinchillidae, and on

- a new genus referrible to it. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 57-60.
- Bonaparte, C.L.J.L. 1838. Synopsis vertebratorum systematis. *Nuovi Annales Scientiae Naturae, Bologna* **2**, anno 1: 105-133.
- Bordas, A.F. 1939. Diagnosis sobre algunos mamíferos de las capas con *Colpodon* del valle del río Chubut (República Argentina). *Physis* **14** (46): 413-433.
- Bowdich, T.E. 1821. An analysis of the natural classifications of Mammalia for the use of students and travelers. *J. Smith*: p. 115. Paris.
- 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.
- Candela, A.M. 2000. Los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) fósiles de Argentina. Sistemática e historia evolutiva y biogeográfica. Tesis Doctoral (Inédito), Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo: 357 p.
- Chiappe, L. 1991. Fossil birds from the Miocene Pinturas Formation of Southern Argentina. *Journal of Vertebrate Palaeontology* **11**, supplement (3): 21A-22A.
- Delpino, D.; Giusiano, A.; Deza, M. 1995. Mapa Geológico del Departamento Zapala. *Dirección Provincial de Minería*. Zapala, Neuquén, Argentina.
- Fleagle, J.G.; Bown, T.M.; Swisher, C.; Buckley, G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz formations. *In Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, No. 6, Actas*: 129-135. Trelew.
- Flynn, J.J.; Swisher, C.C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. Geochronology Times Scales and Global Stratigraphic Correlation. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication **54**: 317-333.
- Flynn, J.J.; Wyss, A.R.; Charrier, R.; Swisher, C.C. 1995. An Early Miocene anthropoid skull from Chilean Andes. *Nature* **373**: 603-607.
- Garrod, A.H. 1874. On certain muscles of the thigh of birds and on their value in classification, part II. Proceedings of the Zoological Society of London: 111-123
- Gentili, C.A. 1950. Descripción Geológica de la Hoja 35c, Ramón Castro (Neuquén). Boletín de la Dirección General de Industria y Minería 72: 1-48.
- Gervais, H. 1847. Observation sur les mammifères fossiles du midi de la France. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* **3** (8): 203-224.
- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **11** (1): 1-98.
- Herrero Ducloux, A. 1946. Contribución al conocimiento geológico del Neuquén extraandino. *Boletín de Informaciones Petroleras* **23** (226): 245-281.
- 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.
- Illiger, C. 1811. Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriudque classis. C. Salfeld: p. 301. Berlin.
- Kraglievich, J.L. 1957. Sobre la presencia de *Carolozittelia* cf. *tapiroides* Ameghino en la Formación La Balsa de Neuquén. *Ameghiniana* 1 (3): 22-26.
- Kramarz, A.G. 2001a. Estudio de la fauna de roedores de la Formación Pinturas, Mioceno Medio temprano de la Provincia de Santa Cruz. Tesis Doctoral (Inédito), Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales: 183 p.
- Kramarz, A.G. 2001b. Revision of the family Cephalomyidae (Rodentia, Caviomorpha) and new cephalomyids from the Early Miocene of Patagonia. *Palaeovertebrata* **30** (1-2): 51-88.
- Kramarz, A.G. 2001c. Registro de Eoviscaccia (Rodentia, Chinchillidae) en estratos colhuehuapenses de Patagonia, Argentina. Ameghiniana 38 (3): 237-242.
- Leanza, H.A.; Hugo, C.A. 1997. Hoja geológica 3969-III Picun Leufú. Servicio Geológico Minero, Boletín (218): 1-135. Buenos Aires.
- Linnaeus, C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. *Editio Decima, reformata. Laurentii Salvii*: p. 824. Stockholm.
- Lydekker, R. 1894. Contribution to the knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. 3. A study of extinct Argentine ungulates. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina* 2: 1-91.
- Marshall, L.G. 1981. Review of the Hathliacyninae, an extinct of South American 'dog-like' marsupials. *Fieldiana Geology* (new series) **7**: i-viii + 1-120.
- Marshall, L.G.; Hoffstetter, R.; Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of continental mammals-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata*, *Mémoire Extraordinaire*: 1-93. Montpellier.
- Maury, C.J. 1935. New genera and new species of fossil terrestrial Mollusca from Brazil. *American Museum Novitates* (764): 1-15.
- Mendía, J.E.; Bayarsky, A. 1981. Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del Río Chubut. *In Congreso Geológico Argentino, No. 8, Actas* **3:** 593-606. San Luis.
- Miller, G.S.; Gidley, J.W. 1918. Synopsis of the suprageneric groups of rodents. *Journal of the Washington Academy of Science* **8** (13): 431-448.
- Pardiñas, U.F.J. 1991. Primer registro de primates y otros vertebrados para la Formación Collón Cura (Mioceno medio) del Neuquén, Argentina. Ameghiniana 28 (1-2): 197-199.
- Pascual, R.; Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* **19**: 23-60.
- Pascual, R.; Bondesio, P.; Vucetich, M.G.; Scillato Yané, G.J.; Bond, M.; Tonni, E.P. 1984. Vertebrados fósiles

- cenozoicos. In Congreso Geológico Argentino, No. 9, Relatorio 2: 436-461. Buenos Aires.
- Patterson, B.; Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. *In* Evolution, mammals and Southern Continents (Keast, A.; Erck, F.C.; Glass, B.; editors). *State University of New York Press*: 247-309. Albany.
- Rabassa, J. 1974. Geología superficial de la región de Pilcaniyeu-Comallo, Provincia de Río Negro. Tesis Doctoral 331 (Inédito), Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo: 119 p.
- Reguero, M.; Ubilla, M.; Perea, D. 2003. A new species of Eopachyrucos (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) from the Late Oligocene of Uruguay. Journal of Vertebrate Paleontology 23 (2): 445-457.
- Rock Color Chart Committee. 1991. Rock Color Chart. Geological Society of America, Special Publication: 16 p. Boulder.
- Roth, S. 1899. Apuntes sobre la geología y paleontología de los territorios de Río Negro y Neuquén (diciembre de 1895 a junio de 1896). Revista del Museo de La Plata: 9: 141-197.
- Roth, S. 1903. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo de La Plata* (Sección Paleontología) **5**: 1-36.
- Rubinstein, N.; Zappettini, E.O. 1990. El Cenozoico del sector sudoriental de la Sierra de Huantraico, provincia del Neuquén. Revista de la Sociedad Geológica Argentina 45 (1-2): 120-128.
- Scott, W.B. 1903. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Edentata. 1. Dasypoda. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 5. E. Schweizerbart sche Verlagshandlung (E. Nägele): 1-106. Stuttgart.
- Simpson, G.G. 1932. Some new or little-known mammals from the *Colpodon* beds of Patagonia. *American Museum Novitates* (575): 1-12.
- Simpson, G.G. 1935. Early and middle Tertiary Geology of the Gaiman region, Chubut, Argentina. American Museum Novitates (775): 1-29.
- Simpson, G.G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. Proceedings of the American Philosophy Society: 83 (5): 649-709.
- Sinclair, W.J. 1909. Mammalia of the Santa Cruz beds. Typotheria of the Santa Cruz beds. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 6, Part 1. E. Schweizerbart sche Verlagshandlung (E. Nägele): 1-110. Stuttgart.
- Soria, M.F., Jr. 1981. Los Liptoterna del Colhuehuapense (Oligoceno Tardío) de la Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Serie Paleontología 3 (1): 1-54.
- Soria, M.F., Jr. 2001. Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales (1): 1-167.

- Spalletti, L.A.; Mazzoni, M.M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la Barranca Sur del lago Colhue-Huapi, Provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* **34** (4): 271-281.
- Tambussi, C.; Agnolin, F.; Cozzuol, M. 2003. Un nuevo depredador en el elenco de aves de los ecosistemas miocénicos patagónicos. In Jornadas Argentinas de Paleontología Vertebrados, No. 19, Resúmenes: p. 30. Buenos Aires.
- Tauber, A.; Garrido, A.; Tambussi, C.; Kramarz, A.; Saldivia, S. 1999. Una nueva localidad con vertebrados continentales del Mioceno, Departamento de Picún Leufú, Neuquén. Ameghiniana 36, suplemento (4): p. 22R.
- Teruggi, M.E.; Mazzoni, M.M.; Spalletti, L.A.; Andreis, R.R. 1978. Rocas piroclásticas. Interpretación y sistemática. Asociación Geológica Argentina, Publicaciones Especiales, Serie B (Didáctica y Complementaria) (5): 1-36.
- Thomas, O. 1897. On the genera of rodents: an attempt to bring up to date the current arrangement of the order. Proceedings of the Zoological Society of London: 1012-1028.
- Tullberg, T. 1899. Ueber das System der Nagethiere: eine phylogenetische Studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 3 (18): 1-514.
- Uliana, M. 1978. Estratigrafía del Terciario. Geología y Recursos Naturales del Neuquén. In Congreso Geológico Argentino, No. 7, Relatorio: 67-83. Buenos Aires.
- Vigors, N.A. 1824. Observations on the natural affinities that connect the orders and families of birds. *Transaction Linnean Society* (14): 395-517.
- Vucetich, M.G. 1989. Rodents (Mammalia) of the Lacayani fauna revisited (Deseadan, Bolivia). Comparison with new Chinchillidae and Cephalomyidae from Argentina. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4th sér. 11, section C (4): 233-247. Paris.
- Vucetich, M.G.; Mazzoni, M.M.; Pardiñas, U.F.J. 1993. Los roedores de la Formación Collón Cura (Mioceno medio), y la ignimbrita Pilcaniyeu. Cañadón del Tordillo. Neuquén. Ameghiniana 30 (4): 361-381.
- Vucetich, M.G.; Verzi, D.H. 1991. Un nuevo Echimyidae (Rodentia, Hystricognathi) de la Edad Colhuehuapense de Patagonia y consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana* **28** (1-2): 67-74
- Vucetich, M.G.; Verzi, D.H. 1996. A peculiar octodontoid (Rodentia, Caviomorpha) with terraced molars from the lower Miocene of Patagonia (Argentina). *Journal* of Vertebrate Paleontology 16 (2): 297-302.
- Windhausen, A. 1922. Estudios geológicos en el valle superior del Río Negro. *Boletín de la Dirección General de Minas, Geología e Hidrología* (Serie B Geología) (29): 13-91.