



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Trabajo de Tesis para optar por el título de
Doctor en Ciencias Naturales

**Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación
Ituzaingó (Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de
Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y
paleobiogeografía**

Lic. Gabriela I. Schmidt

Directora: Dra. María Esperanza Cerdeño Serrano.

Co-directora: Dra. Adriana Magdalena Candela.

TOMO I

2013

ÍNDICE

TOMO I

Resumen -----	7
Abstract -----	11
1- INTRODUCCIÓN -----	14
Objetivos -----	21
General -----	21
Específicos -----	21
Hipótesis -----	22
2- MATERIALES Y MÉTODOS -----	23
3- MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO -----	36
Ubicación geográfica de la provincia de Entre Ríos -----	36
Antecedentes geológicos -----	37
La Formación Ituzaingó -----	38
El “conglomerado osífero” y procedencia geográfica de los fósiles -----	40
Perfil estratigráfico de la localidad Toma vieja -----	42
4- RESULTADOS SISTEMÁTICOS -----	51
Orden Litopterna -----	51
Suborden Lopholipterna -----	51
Fam. Proterotheriidae -----	51

Antecedentes -----	51
Subfamilia Proterotheriinae-----	54
Géneros incluidos-----	55
<i>Brachytherium</i> -----	56
<i>Neobrachytherium</i> -----	72
<i>Proterotherium</i> -----	80
<i>Diadiaphorus</i> -----	84
Proterotheriidae indet. -----	87
Análisis filogenético de la familia Proterotheriidae-----	95
Fam. Macraucheniidae -----	109
Antecedentes -----	109
Subfamilia Macraucheniinae -----	113
Géneros incluidos-----	113
<i>Scalabrinietherium</i> -----	114
<i>Oxyodontherium</i> -----	138
<i>Paranauchenia</i> -----	150
<i>Promacrauchenia</i> -----	156
cf. <i>Promacrauchenia</i> -----	162
<i>Cullinia</i> -----	165
Macraucheniinae indet.-----	168
Macraucheniinae indet.-----	171
Análisis filogenético de la familia Macraucheniidae -----	194

Orden Notoungulata	207
Suborden Toxodontia	207
Familia Toxodontidae	207
Antecedentes	207
Subfamilia Toxodontinae	210
Géneros incluidos	211
<i>Dinotoxodon</i>	211
<i>Stenotephanos</i>	230
<i>Haplodontherium</i>	245
cf. <i>Pisanodon</i>	256
Toxodontinae indet.	257
Taxones nominales considerados <i>nomina dubia</i>	261
Análisis filogenético de la familia Toxodontidae	267
Suborden Typotheria	280
Familia Interatheriidae	280
Antecedentes	280
Subfamilia Interatheriinae	281
<i>Protypotherium</i>	282
<i>Munizia</i>	287
5- BIOCRONOLOGÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA	293
6- CONCLUSIONES	310
7- BIBLIOGRAFÍA	317

TOMO II

8- ANEXO -----	4
8.1. Láminas -----	4
Láminas 1-3. <i>Brachytherium cuspidatum</i> -----	4
Lámina 4. <i>Neobrachytherium ameghinoi</i> -----	7
Lámina 5. <i>Proterotherium cervioides</i> -----	8
Lámina 6. <i>Diadiaphorus eversus</i> -----	8
Láminas 7-8. Proterotheriidae indet. -----	9
Láminas 9-10. <i>Scalabrinitherium bravardi</i> -----	11
Lámina 11. <i>Oxydontherium zeballosi</i> -----	13
Lámina 12. <i>Paranauchenia denticulata</i> -----	14
Lámina 13. <i>Promacrauchenia antiqua</i> -----	15
Lámina 14. cf. <i>Promacrauchenia</i> -----	16
Lámina 15. <i>Cullinia</i> sp. -----	17
Láminas 16-18. Macraucheniinae indet. -----	18
Láminas 19-20. <i>Dinotoxodon paranensis</i> -----	21
Láminas 21-22. <i>Stenotephanos plicidens</i> -----	23
Láminas 23-25. <i>Haplodontherium wildei</i> -----	25
Lámina 26. cf. <i>Pisanodon</i> -----	28
Lámina 27. Toxodontinae indet. -----	28
Lámina 28. <i>Protypotherium antiquum</i> y <i>Munizia paranensis</i> -----	29
Lámina 29. Cuadro cronoestratigráfico-geocronológico de Aca. del Sur -----	30
8.2. Tablas de medidas -----	31
8.2.1. Medidas dentarias de Proterotheriidae -----	31
8.2.1.1. Medidas de la dentición superior -----	31
8.2.1.2. Medidas de la dentición inferior -----	33
8.2.2. Medidas del postcráneo de Proterotheriidae -----	37

8.2.3. Medidas craneales de Macraucheniidae -----	41
8.2.4. Medidas dentarias de Macraucheniidae de Entre Ríos -----	42
8.2.4.1. Medidas dentición superior de <i>Scalabrinitherium bravardi</i> -----	42
8.2.4.2. Medidas dentición inferior de <i>Scalabrinitherium bravardi</i> -----	45
8.2.4.3. Medidas dentición superior de <i>Oxydontherium zeballosi</i> -----	48
8.2.4.4. Medidas dentición inferior de <i>Oxydontherium zeballosi</i> -----	49
8.2.4.5. Medidas dentición superior de <i>Paranauchenia denticulata</i> -----	51
8.2.4.6. Medidas dentición inferior de <i>Paranauchenia denticulata</i> -----	51
8.2.4.7. Medidas dentición inferior de <i>Promacrauchenia antiqua</i> -----	51
8.2.4.8. Medidas dentición superior de cf. <i>Promacrauchenia</i> -----	52
8.2.4.9. Medidas dentición superior e inferior de <i>Cullinia</i> -----	53
8.2.4.10. Medidas dentición superior Macraucheniinae indet. -----	54
8.2.4.11. Medidas dentición inferior Macraucheniinae indet. -----	54
8.2.4.12. Medidas dentición sup. Macraucheniidae otras regiones -----	55
8.2.4.13. Medidas dentición inf. Macraucheniidae otras regiones -----	55
8.2.5. Medidas del postcráneo de Macraucheniinae -----	56
8.2.6. Medidas dentarias de Toxodontidae -----	66
8.2.6.1. Medidas dentición superior de <i>Dinotoxodon paranensis</i> -----	66
8.2.6.2. Medidas dentición inferior de <i>Dinotoxodon paranensis</i> -----	70
8.2.6.3. Medidas dentición superior de <i>Stenotephanos plicidens</i> -----	72
8.2.6.4. Medidas dentición inferior de <i>Stenotephanos plicidens</i> -----	74
8.2.6.5. Medidas dentición superior de <i>Haplodontherium wildei</i> -----	76
8.2.6.6. Medidas dentición inferior de <i>Haplodontherium wildei</i> -----	79
8.2.6.7. Medidas dentición superior cf. <i>Pisanodon</i> -----	80
8.2.6.8. Medidas dentición superior Toxodontinae indet. -----	80
8.2.6.9. Medidas dentición inferior Toxodontinae indet. -----	81
8.2.6.10. Medidas de la dentición de otras especies de Toxodontidae----	82
8.2.7. Medidas dentarias de Interatheriidae -----	86

8.2.7.1. Medidas dentición inferior de <i>Protypotherium antiquum</i> -----	86
8.2.7.2. Medidas dentición inferior de <i>Protypotherium attenuatum</i> -----	86
8.3. Gráficos de dispersión -----	87
8.3.1. Gráfico de dispersión molares sup. de <i>S. bravardi</i> -----	87
8.3.2. Gráfico de dispersión molares inf. de <i>S. bravardi</i> -----	87
8.3.3. Gráfico de dispersión molares sup. de <i>O. zeballosi</i> -----	88
8.3.4. Gráfico de dispersión de molares inf. de <i>O. zeballosi</i> -----	88

Resumen

Los estudios paleontológicos más importantes sobre vertebrados del Cenozoico de la provincia de Entre Ríos están focalizados en los peces y mamíferos marinos procedentes de sedimentos de la ingresión marina Paranense, en la Formación Paraná (Tortoniano, Mioceno Tardío), y en las formas continentales presentes en los sedimentos basales de la suprayacente Formación Ituzaingó (Mioceno tardío-Plioceno).

La riqueza de vertebrados fósiles de la base de la Formación Ituzaingó (provincia de Entre Ríos) se conoce desde las primeras décadas del siglo XX y los niveles fosilíferos se denominaron “Conglomerado osífero”. Los fósiles encontrados, especialmente los mamíferos, constituyeron la base de la llamada “fauna mesopotamiense”. Las características de dicha fauna dieron lugar a importantes controversias en cuanto a su significado biocronológico y su relación con las distintas Edades mamífero establecidas para el Cenozoico sudamericano, especialmente en Argentina.

En el caso de los ungulados miocenos entrerrianos, varios autores realizaron valiosos aportes respecto a la sistemática del grupo. No obstante, dado que algunos taxones no se volvieron a analizar desde su fundación e incluso varios fueron creados a partir de dientes aislados o piezas fragmentadas, se impuso la necesidad de emprender un nuevo trabajo de revisión sistemática. En este contexto, se realizó una revisión detallada de dos de los grupos predominantes en la fauna “mesopotamiense”, los Litopterna y los Notoungulata, órdenes de “ungulados nativos” representados por las familias Proterotheriidae y Macraucheniidae, los primeros, y Toxodontidae e Intertheriidae, los segundos. Dentro de estos grupos, muchas de las especies definidas en la Fm. Ituzaingó estaban muy mal caracterizadas y basadas, a veces, en ejemplares muy incompletos. En este sentido se revisaron ejemplares publicados e inéditos, se actualizó la lista de taxones, se enmendaron o realizaron nuevas diagnósis de los géneros y/o especies representados en el “Mesopotamiense” y se analizaron sus relaciones dentro de un encuadre filogenético (excepto la familia Intertheriidae).

Dentro de los Proterotheriidae (Litopterna) se revalidó *Brachytherium cuspidatum* (considerada *nomen dubium* hasta ahora) y se reconoció un dimorfismo sexual entre los ejemplares incluidos en ella a partir de diferencias métricas, pero no morfológicas. Este dimorfismo se vio apoyado por un análisis discriminante. Asimismo, se mantuvieron las especies *Neobrachytherium ameghinoi* y *Proterotherium cervioides*. *Diadiaphorus eversus* fue reclasificada genéricamente.

En el caso de la familia Macraucheniiidae (Litopterna) se reconocieron las especies *Scalabrinitherium bravardi* y *Oxydontherium zeballosi*. Dentro de cada una existen diferencias de talla —pero no morfológicas— que también llevaron a proponer la existencia de un dimorfismo sexual, como en el caso de *Brachytherium*; en esta oportunidad fueron gráficos de dispersión los que apoyaron la separación en dos grupos. También se reconocieron *Paranauchenia denticulata*, *Promacrauchenia antiqua*, cf. *Promacrauchenia* y *Cullinia* sp.

Entre los Notoungulata, la familia Toxodontidae está representada en Entre Ríos por *Dinotoxodon paranensis*, *Stenotephanos plicidens*, *Haplodontherium wildei* y cf. *Pisanodon*. En el caso particular de *Stenotephanos*, se reconoció como nombre válido por sobre el tradicionalmente aceptado *Xotodon*. Otros taxones fundados a partir de piezas fragmentarias, escasas o sin valor diagnóstico, se incluyeron en un apartado como *nomina dubia*.

Para los notoungulados Typotheria de la familia Interatheriidae se mantuvieron las especies *Protypotherium antiquum* y *Munizia paranensis*. En el primer caso, las características distintivas observadas en un calco del MACN (MACN A-1288) acreditaron su validez, aunque no se encontraron nuevos restos. En el caso de *Munizia paranensis*, si bien el ejemplar tipo está perdido, la detallada descripción brindada por el autor original de la especie permitió mantenerlo como un taxón válido.

El análisis filogenético de la familia Proterotheriidae resultó en dos árboles más parsimoniosos donde *Proterotherium cervioides* puede ubicarse como grupo hermano del clado formado por *Picturotherium migueli*, (*Lambdaconus lacerum* y *Paramacrauchenia scamnata*) ó bien aparecer como el taxón más basal.

Brachytherium cuspidatum es el taxón hermano del clado que incluye a las especies del género *Neobrachytherium*, *Thoatheriopsis mendocensis*, *Diadiaphorus majusculus*, *Thoatherium minusculum*, *Eoauchenia primitiva* y *Epitherium laternarium*.

Neobrachytherium ameghinoi aparece formando un clado con *N. ullaumense* al tiempo que las otras dos especies de *Neobrachytherium* se ubican más basalmente.

El análisis filogenético de la familia Macraucheniidae resultó en un árbol más parsimonioso donde *Scalabrinitherium* y *Oxyodontherium* ocupan una posición basal.

“*Theosodon*” *hystatus* forma un grupo monofilético con *Paranauchenia*, lo que apoya la inclusión de esta especie en este género creando la nueva combinación *Paranauchenia hystata*.

Cullinia aparece relacionado al nodo que ubica a *Promacrauchenia* como grupo hermano de los taxones plio-pleistocenos (*Windhausenia*, *Xenorhinotherium*, *Macrauchenia* y *Macrauchenia*).

El análisis filogenético de la familia Toxodontidae dio dos árboles más parsimoniosos. En ellos, *Stenotephanos* aparece formando un clado con *Nonotherium* y *Dinotoxodon* agrupado con *Toxodon*.

Pisanodon puede aparecer formando un clado con *Pericotoxodon* o en una posición más basal dentro de los Toxodontinae, relacionado con *Palyeidodon* y *Gyrinodon*. Finalmente, *Haplodontherium* está relacionado con *Paratrigodon* y *Trigodon*.

La revisión sistemática de cada grupo aportó importantes datos que establecieron el carácter sincrónico de la asociación faunística, principal motivo de controversia en los estudios previos. La evidencia paleomastozoológica, apoyada por los ungulados en particular, indicó que la edad de la fauna Mesopotamiense corresponde al Mioceno tardío. Desde el punto de vista paleobiogeográfico, si bien las mayores coincidencias genéricas se dieron con la fauna pampeana de la Fm. Arroyo Chasicó, las diferencias específicas apoyaron la hipótesis de que los

ungulados del noreste argentino evolucionaron de forma independiente a sus afines pampeanos.

Abstract

The most important paleontological studies on vertebrates from the Cenozoic of the Entre Ríos Province are focused on fishes and marine mammals coming from sediments of the marine Paraná Formation, and on continental forms present in basal sediments of the overlying Ituzaingó Formation (late Miocene-Pliocene).

The richness of fossil vertebrates from the base of the Ituzangó Formation (Entre Ríos Province) is known from the first decades of the XX century and the fossiliferous levels were named “Conglomerado osífero”. The fossils, especially the mammals, constituted the base of the so-called “fauna mesopotamiense”. The characteristics of this fauna originated important disagreements about its biochronologic significance and its correlation with the different mammal Ages established for South American Cenozoic, especially in Argentina.

Concerning Miocene ungulates of Entre Ríos, some authors have made valuable contributions about the systematics of the group. However, as some taxa were not revised since its foundation and even other were created from isolated teeth or fragments, it became necessary to undertake a new work of systematic review. In this context, a detailed revision of two of the predominant groups in the “mesopotamiense” fauna was performed, the Litopterna and the Notoungulata, orders of “native ungulates” represented by the Families Proterotheriidae and Macraucheniidae, the first one, and Toxodontidae and Interatheriidae, the second one. Within these groups, many of the species identified in the Ituzaingó Formation were previously poorly characterized and sometimes based on very incomplete specimens. In this sense, published and unpublished specimens were revised, the taxon list was updated, new diagnosis of genera and/or species represented in the “Mesopotamiense” were emended or created, and their relationships in a phylogenetic scheme were analyzed (except the Family Interatheriidae).

Within Proterotheriidae (Litopterna), *Brachytherium cuspidatum* was revalidated (considered *nomen dubium* hitherto) and a sexual dimorphism was

recognized between the specimens included in it from metric, but no morphologic, differences. This dimorphism was supported by a discriminant analysis. Also, the species *Neobrachytherium ameghinoi* and *Proterotherium cervioides* were maintained. *Diadiaphorus eversus* was reclassified at generic level.

In the case of the Family Macraucheniidae (Litopterna), *Scalabrinitherium bravardi* and *Oxydontherium zeballosi* were recognized. Within each one, metric differences –but no morphologic- also led to propose the existence of a sexual dimorphism, like in *Brachytherium*; in this case, scatter plots supported the segregation into two groups. Also *Paranauchenia denticulata*, *Promacrauchenia antiqua*, cf. *Promacrauchenia* and *Cullinia* sp. were recognized.

Among Notoungulata, the Family Toxodontidae is represented in Entre Ríos Province by *Dinotoxodon paranensis*, *Stenotephanos plicidens*, *Haplodontherium wildeji* and cf. *Pisanodon*. In the particular case of *Stenotephanos*, it was recognized as valid name instead of the traditionally accepted *Xotodon*. Other taxa based on fragmentary, poorly or without diagnostic value pieces were considered as *nomina dubia*.

For the Typotheria notoungulates of the Family Interatheriidae the species *Protypotherium antiquum* and *Munizia paranensis* were maintained. In the first case, the distinctive characteristics observed in a cast of the MACN (MACN A-1288) confirmed its validity, despite the fact that new remains were not found. In the case of *Munizia paranensis*, although the type specimen is lost, the detailed description given by its original author allowed keeping it as a valid taxon.

The phylogenetic analysis of the Family Proterotheriidae resulted in two most parsimonious trees where *Proterotherium cervioides* can be placed as a sister group of the clade formed by *Picturotherium migueli*, (*Lambdaconus lacerum* and *Paramacrauchenia scamnata*) or appearing as the most basal taxon.

Brachytherium cuspidatum is the sister taxon of the clade which includes the species of the genus *Neobrachytherium*, *Thoatheriopsis mendocensis*,

Diadiaphorus majusculus, *Thoatherium minusculum*, *Eoauchenia primitiva* and *Epitherium laternarium*.

Neobrachytherium ameghinoi forms a clade with *N. ullaense*, while the other two species of *Neobrachytherium* are located more basally.

The phylogenetic analysis of the Family Macraucheniidae resulted in a most parsimonious tree where *Scalabriniherium* and *Oxyodontherium* occupy a basal position.

“*Theosodon*” *hystatus* forms a monophyletic group with *Paranauchenia*, which supports the inclusion of this species in this genus, creating the new combination *Paranauchenia hystata*.

Cullinia appears related to the node in which *Promacrauchenia* appears as the sister group of the Plio-Pleistocene taxa (*Windhausenia*, *Xenorhinotherium*, *Macraucheniopsis* y *Macrauchenia*).

The phylogenetic analysis of the Family Toxodontidae provided two most parsimonious trees. Within them, *Stenotephanos* appears in a clade with *Nonotherium*, and *Dinotoxodon* is grouped with *Toxodon*.

Pisanodon may appear forming a clade with *Pericotoxodon* or in a more basal position within Toxodontinae, related to *Palyeidodon* and *Gyrinodon*. Finally, *Haplodontherium* is related to *Paratrigodon* and *Trigodon*.

The systematic revision of each group provided important data that allow establishing the synchronic nature of the faunal assemblage, the main reason of controversy in previous studies. The mammal fossil evidence, supported by the ungulates in particular, indicated that the “Mesopotamiense” fauna corresponds to the late Miocene. From a paleobiogeographical view point, although the most generic matches were found with the Pampean fauna from the Arroyo Chasicó Formation, specific differences supported the hypothesis that ungulates from northeast Argentina evolved independently of their Pampean allies.

1- INTRODUCCIÓN

Antecedentes generales

Las barrancas del río Paraná y sus arroyos tributarios, en la provincia de Entre Ríos, fueron motivo de estudio y exploración desde hace mucho tiempo en busca de restos fósiles. Desde principios del siglo XIX, el investigador Alcide D'Orbigny y el naturalista Charles Darwin se cuentan entre los primeros que exploraron el área (Cione *et al.* 2000). D'Orbigny llegó a la “Bajada de Santa Fe” (primer nombre de la ciudad de Paraná) en 1827, realizó las primeras observaciones estratigráficas de los niveles terciarios aflorantes (D'Orbigny, 1842) y logró la primera colección de restos fósiles (Aceñolaza, 1976; Cione *et al.* 2000). Entre dichos fósiles se encontraba una especie de ungulado nativo del género *Toxodon* Owen, descrito por Laurillard (en D'Orbigny, 1842) pero diferente de la especie pampeana *T. platensis* (Cione *et al.* 2000).

Charles Darwin también visitó el área en 1833 y describió la estratigrafía de las barrancas cerca de Paraná. En un nivel cerca de la base de la barranca halló dientes de tiburones e invertebrados pertenecientes a especies extintas e interpretó que su presencia se debía a una gran ingresión marina (Cione *et al.* 2000).

En 1857, Augusto Bravard, un arquitecto francés y paleontólogo aficionado, fue nombrado director del Museo de la Confederación de Entre Ríos y al año siguiente publicó su trabajo “Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná” (Bravard, 1858).

El profesor Pedro Scalabrini, aficionado y gran colector de fósiles, a fines del siglo XIX le envió a Florentino Ameghino, un paleontólogo con notoria popularidad, restos de su colección procedentes de terrenos terciarios entrerrianos para su estudio e identificación.

El suizo Santiago Roth también llevó a cabo exploraciones en las provincias de Entre Ríos y Corrientes entre los años 1890 y 1892, en las que reunió una

importante colección de vertebrados fósiles procedentes del “Conglomerado osífero”, que se encuentra depositada en el Museo de La Plata (Buenos Aires).

Otros coleccionistas particulares que también exploraron las barrancas del río Paraná y alrededores hacia fines del siglo XIX y principios del XX fueron Lelong Thévenet, De Carles, Sors Cirera y Caixo, entre otros, cuyas colecciones están depositadas actualmente en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de la ciudad de Buenos Aires y en el Museo de La Plata, donde llegaron en forma de venta o donación (Delupi de Bianchini y Bianchini, 1971; Cione *et al.* 2000).

Paleontología

Los estudios paleontológicos más importantes sobre vertebrados del Cenozoico de la provincia de Entre Ríos están focalizados en los peces y mamíferos marinos procedentes de sedimentos de la ingresión marina Paranense, en la Formación Paraná (Tortoniano, Mioceno Tardío), y en las formas continentales presentes en los sedimentos basales de la suprayacente Formación Ituzaingó (Mioceno tardío-Plioceno).

Dicho nivel basal es conocido como "Conglomerado osífero" por su excepcional riqueza de vertebrados fósiles, base del denominado "Mesopotamiense" (Frenguelli, 1920b). Esta unidad es de origen fluvial a palustre y tiene una amplia distribución en el subsuelo de la provincia de Entre Ríos, siendo visible sólo en afloramientos saltuarios de la margen izquierda del río Paraná. Los fósiles manifiestan un excelente estado de preservación aunque es frecuente encontrarlos desarticulados y fragmentados. En la literatura moderna, se han presentado importantes trabajos sobre los distintos grupos de vertebrados, cuya información se compiló en una síntesis multidisciplinaria del Cenozoico superior de la región en Cione *et al.* (2000). En la actualidad, la información sobre diferentes grupos de vertebrados “mesopotamienses” ha sido revisada, actualizada a partir de nuevos estudios y está próxima a publicarse (Noriega y Brandoni, en prensa).

La heterogeneidad y la singularidad de la fauna "mesopotamiense" han generado fuertes controversias biocronológicas, al intentar referirla de forma precisa a alguna de las edades mamífero reconocidas para América del Sur. Esto es consecuencia del carácter de "mezcla" de su fauna que, por un lado, incluye formas marinas y continentales y, por otro, dentro de estas últimas, se reconocen formas características de tres edades mamífero diferentes: Chasiquense, Huayqueriense y Montehermosense; es decir, abarcando un lapso temporal amplio, comprendido entre el Mioceno tardío y el Plioceno temprano (Cione *et al.*, 2000, y bibliografía allí citada).

El primer problema parece resuelto al considerar que los fósiles marinos provienen en realidad de la remoción de las sedimentitas subyacentes que se redepositaron secundariamente junto con los sedimentos fluviales (Delupi de Bianchini y Bianchini, 1971).

En cuanto a los fósiles continentales y en especial a los mamíferos, numerosos autores señalan que los elementos faunísticos predominantes indicarían una Edad Huayqueriense (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Scillato-Yané, 1981; Marshall *et al.*, 1983; Vucetich, 1986, entre otros). Sin embargo, el problema que subsiste es discernir si esta asociación de fauna continental es sincrónica o si se trata de una auténtica "mezcla" diacrónica de especies. En este sentido, se ha hipotetizado que los sedimentos conteniendo tan particular asociación fosilífera se depositaron durante el lapso Chasiquense-Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) a medida que el delta del río "pre-Paraná" se desarrollaba de norte a sur (Herbst, 2000); o bien que el carácter diacrónico de la misma fue producto de remoción y redepositación a partir de áreas vecinas con sedimentos de las edades involucradas (Reig, 1957; Pascual y Odreman Rivas, 1971). Estas hipótesis explicativas de la "mezcla" diacrónica de faunas en los sedimentos del "Mesopotamiense" no están suficientemente avaladas por los datos empíricos.

La hipótesis alternativa consiste en considerar al "Mesopotamiense" como una asociación faunística sincrónica muy particular, desarrollada durante el Mioceno tardío, en la que convivieron formas idénticas o muy emparentadas con

otras que se registraban en momentos anteriores y posteriores en otras áreas geográficas del actual territorio argentino (Cozzuol, 1993; Cione *et al.*, 2000), en virtud de su especial situación geográfica que podría haber estado vinculando a faunas de distinta estirpe y a especies extinguidas en otras latitudes.

Para resolver estas controversias, se requieren estudios paleontológicos detallados y actualizados que aporten nuevos datos. Recientemente se efectuaron estudios parciales sobre algunos grupos de la fauna “mesopotamiense” como roedores y xenartros (Vucetich *et al.*, 2005; Nasif *et al.*, 2004; Brandoni, 2005; Candela y Nasif, 2006), pero faltan revisiones sistemáticas adecuadas en el caso de los ungulados, objeto de estudio de la presente Tesis doctoral.

Litopterna y Notoungulata de Entre Ríos

Durante casi todo el período Terciario, América del Sur estuvo aislada del resto del continente. Como consecuencia de ese extenso aislamiento, se desarrolló en esta región una fauna terrestre única dominada por grupos autóctonos (Marshall *et al.*, 1979; 1983; Simpson, 1980; Cifelli, 1985, 1993; Bond, 1986; Bond *et al.*, 1995a). Estos grupos incluyen, además de ciertas aves corredoras y algunas estirpes de marsupiales y xenartros, los denominados “ungulados nativos sudamericanos” que comprenden ciertas familias del orden Condylarthra y los órdenes Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria (incluyendo Trigonostylopoidea), Xenungulata, Pyrotheria y Notopterna (Bond *et al.*, 1995a; Vucetich *et al.*, 2007). Todos ellos son órdenes sin representantes actuales que, en su momento, constituyeron elementos notables entre los mamíferos herbívoros sudamericanos, alcanzando su máxima diversificación en el Paleógeno, para disminuir en el Neógeno hasta extinguirse a fines del Pleistoceno (Bond *et al.*, 1995a).

En Argentina, los ungulados nativos tuvieron una amplia distribución geográfica y temporal. En la provincia de Entre Ríos, en sedimentos del “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero” (Mioceno tardío; Cione *et al.*, 2000),

se registran los órdenes Litopterna (familias Macraucheniidae y Proterotheriidae) y Notoungulata (familias Toxodontidae e Interatheriidae).

Los representantes de la familia Macraucheniidae tenían cuello y miembros largos y pies tridáctilos. Representaban formas cursoriales, de alimentación posiblemente del tipo ramoneador-pastador o mayoritariamente pastador (Bond *et al.*, 1995a; Bond, 1999). Se caracterizaron por la morfología dentaria en serie continua y por la peculiar posición de la abertura nasal que en su forma más derivada (*Macrauchenia* Owen) llegó a alcanzar el nivel de los frontales. Algunos autores sostienen que la retracción de las fosas nasales pudo haber dado origen a una proboscis, sumado a la presencia en *Macrauchenia* de depresiones en los frontales para la inserción muscular (Kraglievich, 1930; Cartelle y Lessa, 1988; Pascual *et al.* 1966; Paula Couto, 1979 entre otros). Sefve (1925), sin embargo, se oponía a la presencia de una proboscis y sostenía que las depresiones centrales de los frontales alojaban sacos de aire y las laterales, glándulas secretoras cuya secreción tornaba impermeable al agua al cierre de las narinas (Paula Couto, 1979).

Los Proterotheriidae eran litopternos cursoriales de pequeña a mediana talla, caracterizados por la reducción de los dígitos laterales II y IV y por haber adquirido una monodactilia funcional similar a la de los équidos Anchitheriinae extintos o incluso más extrema que en los Equidae vivientes (Ubilla *et al.* 2011). Uno de los géneros de esta familia, *Thoatherium* (Kraglievich, 1930; Soria, 2001), llegó a perder totalmente los dedos laterales, logrando una monodactilia estructural. Los proterotéridos han sido considerados como pseudo-caballos y, a veces, mencionados como ejemplos clásicos de evolución convergente con los representantes holárticos (Scott, 1937; Villafañe, 2005; Villafañe *et al.* 2006). Este grupo alcanzó un pico de riqueza taxonómica durante el Mioceno temprano (Edad Mamífero Santacrucense), con 13 especies y 7 géneros, y en el Mioceno tardío (Edad Mamífero Huayqueriense) con 10 especies y 7 géneros (Villafañe *et al.* 2006; Ubilla *et al.* 2011).

Los toxodóntidos eran un grupo de mamíferos herbívoros de tamaño grande a muy grande (MacFadden, 2005). Tenían un cráneo corto, masivo y alto, miembros cortos, pies tridáctilos, dentición completa con I2 e i3 de crecimiento continuo (transformados en defensas) y molares hipsodontes. *Toxodon platensis* del Cuaternario de Argentina tenía una masa corporal estimada entre 1,2 y 1,6 toneladas (Fariña *et al.*, 1998), similar a la de algunos megaherbívoros existentes, tales como el bisonte americano (*Bison bison* de 1,4 toneladas aproximadamente) y el rinoceronte negro africano (*Diceros bicornis*, 1-1,8 toneladas), y menor que el hipopótamo (*Hippopotamus amphibious*, 3-4,5 toneladas) con el que se lo compara con frecuencia (MacFadden, 2005). Desde una perspectiva ecológica, *Toxodon* ha sido relacionado con ambientes abiertos, cercanos a cuerpos de agua, y se le han asignado hábitos pastadores (Miño Boilini *et al.*, 2006 y bibliografía allí citada).

Los interatéridos (Notoungulata, Typotheria) eran pequeños mamíferos herbívoros, de aspecto rodentiforme, con características peculiares: además de su pequeño tamaño, equivalente al del conejo (*Oryctolagus cuniculus*, Lagomorpha) o incluso menor, una de sus características remarcables es su dentición completa en serie cerrada. Los miembros más primitivos de la familia (Notopithecinae) poseían dientes de corona relativamente baja, pero las últimas formas (Interatheriinae) desarrollaron una dentición hipsodonte e hipselodonte con una extrema simplificación de las coronas (Hitz *et al.* 2000; Scarano *et al.*, 2011).

Varios autores han realizado valiosos aportes respecto a la sistemática de los ungulados miocenos entrerrianos. Se reconocen los trabajos de Bravard (1858), Ameghino (1883a, b, 1885, 1886, 1889, entre otros), Burmeister (1885, 1891), Frenguelli (1920a), Kraglievich (1931, 1934), Pascual y Odreman Rivas (1971), Delupi de Bianchini y Bianchini (1971), Bond en Cione *et al.* (2000) y Soria (2001).

Dado que algunos taxones no se volvieron a analizar desde su fundación e incluso varios fueron creados a partir de dientes aislados o piezas fragmentadas, se impuso la necesidad de emprender un nuevo trabajo de revisión sistemática. En este contexto, se llevó a cabo un estudio detallado de dos de los grupos predominantes en la fauna “Mesopotamiense”, los Litopterna y los Notoungulata. Dentro de estos grupos, muchas de las especies definidas en la Fm. Ituzaingó estaban imperfectamente caracterizadas y basadas generalmente en materiales muy incompletos. La revisión sistemática, dentro de un encuadre filogenético de cada grupo, aportaría importantes datos para establecer el carácter sincrónico o diacrónico de la asociación faunística y, desde el punto de vista paleobiogeográfico, permitiría establecer las similitudes y/o diferencias entre el elenco faunístico “mesopotamiense” y otras áreas hacia fines del Mioceno. Para llevar a cabo este trabajo se plantearon los siguientes objetivos e hipótesis:

Objetivo General

Llevar a cabo la revisión sistemática de los Litopterna y los Notoungulata procedentes de la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos y analizar los resultados desde el punto de vista biocronológico y paleobiogeográfico.

Objetivos Específicos

- a) Esclarecer el estatus taxonómico de los géneros y especies de Litopterna y Notoungulata reconocidos para la Fm. Ituzaingó, a partir de la revisión de materiales existentes y de nuevas colecciones.
- b) Establecer las relaciones filogenéticas de los taxones de ungulados de la Fm. Ituzaingó dentro de las respectivas familias a partir de análisis filogenéticos previos.
- c) Evaluar la diversidad y el significado biocronológico de los Litopterna y Notoungulata presentes en la Fm. Ituzaingó en base a la información sistemática.
- d) Establecer la sincronía o diacronía de la asociación faunística del “Mesopotamiense” a partir del significado biocronológico de los taxones estudiados y su posición en el esquema de las edades mamífero sudamericanas.
- e) Interpretar la historia biogeográfica de la fauna “Mesopotamiense” para dilucidar los posibles eventos históricos que afectaron a esta biota hacia fines del Mioceno.

Hipótesis

1. Existe una sobreestimación en el número de especies de Litopterna y Notoungulata reconocidos para el “Mesopotamiense” de la provincia de Entre Ríos.

2. El conjunto faunístico “mesopotamiense” constituye una asociación sincrónica particular, desarrollada durante el Mioceno tardío, en la que convivieron formas idénticas o muy próximas a las presentes anterior o posteriormente en otras áreas geográficas.

3. Durante el Mioceno tardío, los ungulados nativos del NE argentino (Fm. Ituzaingó = “Mesopotamiense”) evolucionaron en forma independiente a sus afines pampeanos.

2- MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares pertenecientes a los órdenes Litopterna y Notoungulata del “Mesopotamiense” de Entre Ríos, estudiados en esta Tesis, están depositados actualmente en diferentes instituciones del país. Parte del material se encuentra en la Colección de Paleontología de Vertebrados del Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP PV) de Diamante, Entre Ríos, y el resto se reparte en las siguientes entidades: Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Profesor Antonio Serrano” (MAS PALEO-VERT) de Paraná, Entre Ríos; Museo de La Plata (MLP), Buenos Aires; Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional Ameghino (MACN-A), Buenos Aires; Museo Argentino Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional de Paleontología Vertebrados (MACN-PV); y Fundación Casa del Pueblo, Museo de Paleontología, Mineralogía y Arqueología (FCP-V-M), ciudad de Firmat, Santa Fe. Asimismo, se revisó la colección privada del señor R. Kemer (CPK), aficionado colector de fósiles oriundo de la ciudad de Diamante (Entre Ríos). Otros ejemplares utilizados como material de comparación, a través de fotografías, pertenecen a: Museo de Historia Natural, Departamento de Geología, Universidad Nacional de San Luis (MHIN-UNSL), San Luis; Museo Regional Provincial Padre M. Jesús Molina (MPM-PV), Río Gallegos, Argentina; Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago, EEUU; American Museum of Natural History (AMNH), New York, EEUU, Yale Peabody Museum, Vertebrate Paleontology Princeton University Collection (YPM-VPPU), New Haven, EEUU; MCN-PV, Museu de Ciências Naturais of Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Paleovertebrates Collection, Porto Alegre, Brasil; Loomis collection of the Amherst College Museum of Natural History (ACM), Amherst, EEUU; Colección del Paleontología del Museo Paleontológico “Egidio Feruglio” (MPEF-PV) de Trelew, Argentina; Departamento de Geociencias, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica (CRILAR Pv), Anillaco, Argentina; Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo (PVL), Tucumán, Argentina; Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), Montevideo, Uruguay;

Colección de Vertebrados Fósiles, Facultad de Ciencias (FC-DPV), Montevideo, Uruguay, Museo Nacional de Historia Natural, (MNHN ACH), La Paz, Bolivia.

Para cada uno de los taxones, los ejemplares estudiados se detallan en su sección correspondiente.

La metodología empleada en el estudio de los restos (craneales y postcraneales) consistió en una descripción detallada de cada ejemplar, acompañada de la ilustración gráfica y la medición del mismo con calibre Mitutoyo (precisión 0,01 mm). Los valores se registraron en milímetros.

Para la descripción del material dentario de la familia Protheroheriidae (Litopterna) se utilizaron fundamentalmente los trabajos de Delupi de Bianchini y Bianchini (1971), Soria (2001), Kramarz y Bond (2005) y Villafañe *et al.* (2012). La bibliografía utilizada para la descripción del material postcraneano incluyó a Scott (1910), Soria (2001) y Scherer *et al.* (2009), entre otros.

La descripción del material dentario de la familia Macraucheniidae (Litopterna) se realizó utilizando la nomenclatura de los trabajos de Pascual *et al.* (1966), Soria (1981, 1986) y Cartelle y Lessa (1986), entre otros.

Para la descripción del material postcraneano de la familia Macraucheniidae se siguieron los trabajos de Scott (1910), Frailey (1986), Anaya y MacFadden (1995) y Dozo y Vera (2010), entre otros.

La morfología dentaria de los notoungulados fue descrita utilizando como base fundamentalmente los trabajos de Madden (1990, 1997), Nasif *et al.* (2000) y Bond *et al.* (2006).

Para cada uno de los grupos, se efectuó un estudio comparado – morfológico y métrico– estableciendo semejanzas y diferencias entre ellos y con taxones contemporáneos de otras regiones geográficas, lo cual llevó a su determinación taxonómica.

El conjunto de material estudiado incluyó alrededor de 900 restos entre inéditos y publicados.

A los fines de visualizar las posibles correlaciones entre los taxones entrerrianos reconocidos en el miembro inferior de la Fm. Ituzaingó

(“conglomerado osífero”) y los de otras unidades geológicas pertenecientes al Mioceno tardío de Argentina, se confeccionó un cuadro comparativo (ver apartado Biocronología y paleobiogeografía).

Abreviaturas dentarias

I/i: incisivo superior/inferior, C/c: canino superior/inferior, DP/dp: premolar deciduo superior/inferior, P/p: premolar superior/inferior, M/m: molar superior/inferior.

Medidas dentarias consideradas

Las medidas dentarias superiores e inferiores de los Litopterna (Protheroheriidae y Macraucheniidae, Figs. 1 y 2) consisten en el diámetro anteroposterior (Largo) y el diámetro transverso máximo (Ancho). En el caso de los Notoungulata (Toxodontidae, Fig. 3), para los molares superiores se consideraron cuatro medidas: 1) largo total, 2) largo desde el protocono al borde anterior, 3) ancho total y 4) ancho del protocono. Para los molares inferiores se tuvo en cuenta: 1) largo total, 2) ancho del trigónido y 3) ancho del talónido.

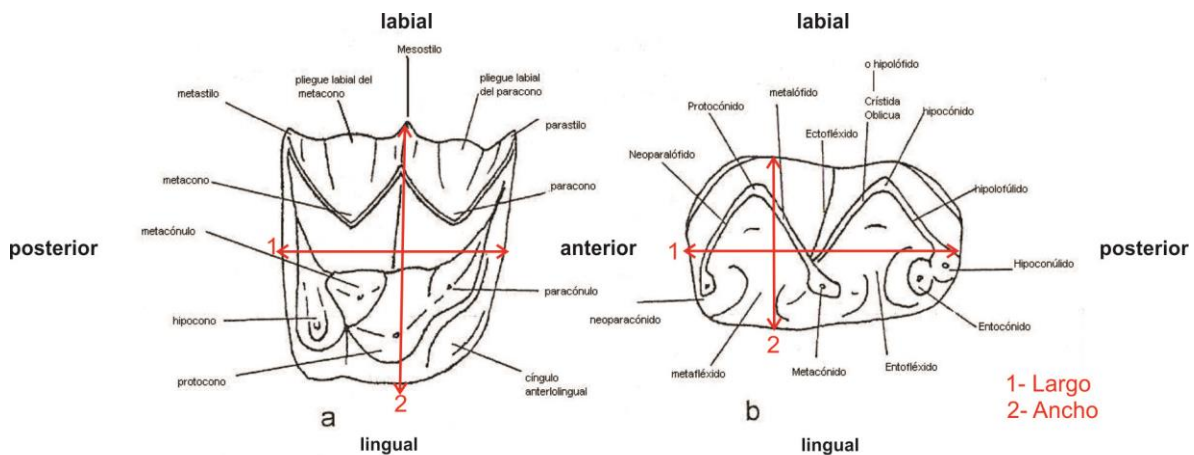


Fig. 1. Esquemas de un molar superior (a) y uno inferior (b) de Protheroheriidae, con nomenclatura de las cúspides, lófos/lófid y medidas consideradas. (Modificado de Soria, 2001).

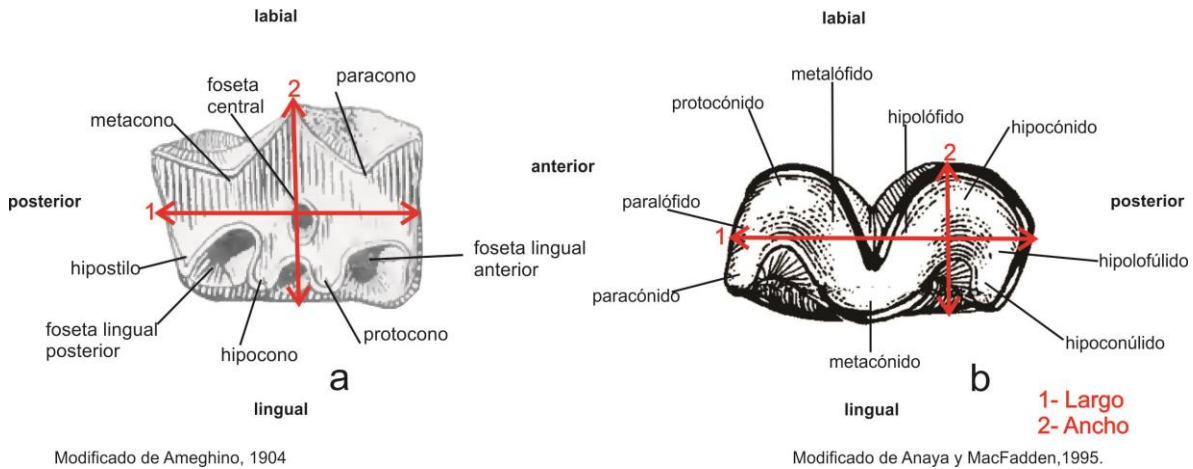


Fig. 2. Figuras de un molar superior (a) e inferior (b) de *Macraucheniiidae*, con nomenclatura de las cúspides, lófidos y medidas consideradas.

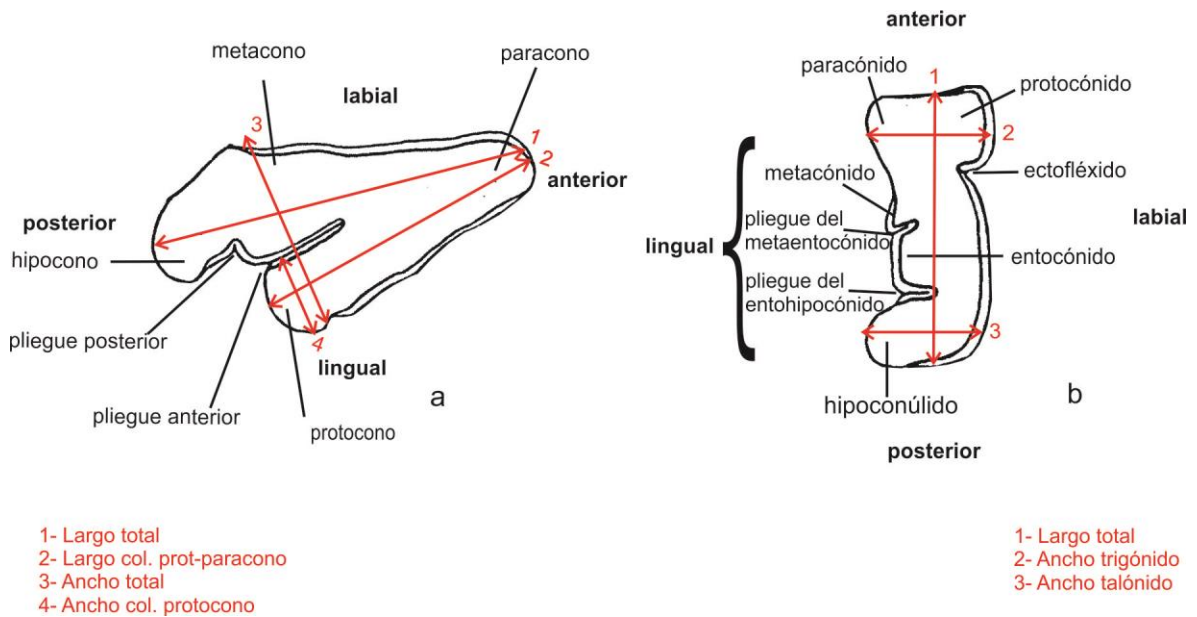


Fig. 3. Esquemas de un molar superior (a) e inferior (b) de *Toxodontidae*, con nomenclatura de las cúspides y medidas consideradas. (Esquemas modificados de Saint-André, 1993; nomenclatura de Madden, 1990).

Medidas craneales y postcraneales

Las medidas craneales consideradas de los Macraucheniidae estudiados son (fig. 4): 1) largo total (LT), 2) largo del rostro (LR), 3) largo del cráneo (LC), 4) altura de la órbita (Al-O), 5) ancho de la órbita (AO), 6) ancho máximo (AM) (a nivel de la arcada cigomática), 7) largo desde la sutura de los incisivos hasta el final del paladar (L inc-fpal), 8) largo de la fosa nasal (LFN), 9) ancho máximo de la fosa nasal (AFN), 10) distancia entre las apófisis postglenoideas (DAP), 11) distancia entre los cóndilos occipitales (DCO), 12) largo desde la sutura incisiva hasta el borde posterior del M3 (L inc-M3), 13) ancho del paladar entre los caninos (APC), 14) ancho del paladar entre los P1 (APP1), 15) ancho del paladar entre P3 (APP3), 16) ancho del paladar entre los M1 (APM1) y 17) ancho del paladar entre los M3 (APM3).

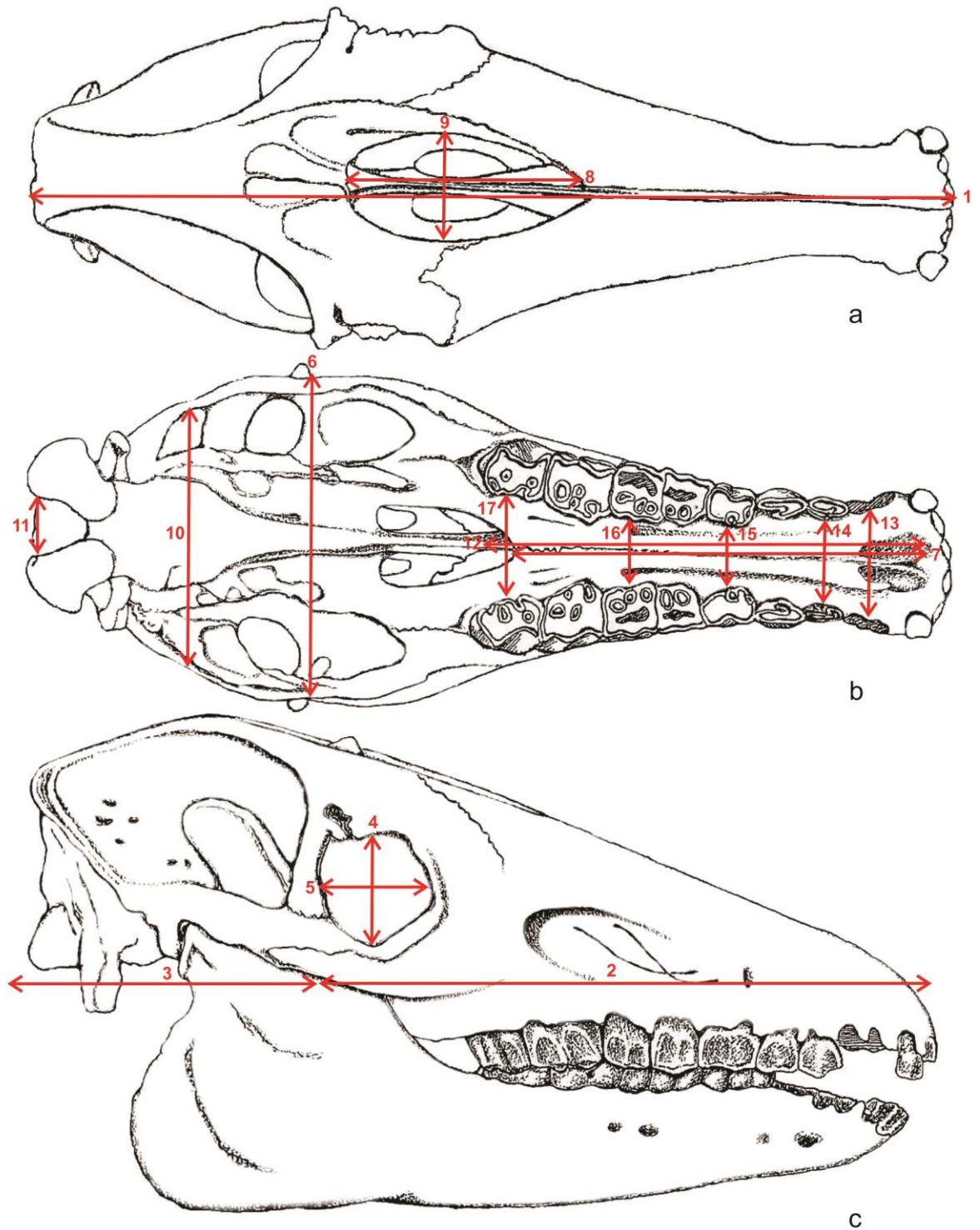


Fig. 4. Cráneo de Macraucheniiidae; a, vista dorsal; b, vista ventral; c, vista lateral derecha. (Modificado de Paula Couto, 1979).

Para el postcráneo de los Protheriidae y Macraucheniidae se consideraron las siguientes medidas: **axis** (fig. 5): 1) largo total (LT), 2) largo del cuerpo (LC), 3) diámetro transversal máximo (DTM). **Húmero** (fig. 6): 1) largo total (LT), 2) diámetro anteroposterior de la diáfisis (DAPD), 3) diámetro transversal de la diáfisis (DTD), 4) diámetro anteroposterior de la epífisis proximal (DAPEP), 5) diámetro transversal de la epífisis proximal (DTEP), 6) diámetro transversal de la epífisis distal (DTED), 7) longitud de la cresta deltoidea (LCD), 8) diámetro transversal anterior de la tróclea (DTAT), 9) diámetro transversal posterior de la tróclea (DTPT), 10) diámetro anteroposterior del epicóndilo lateral (DAPEL), 11) diámetro anteroposterior del epicóndilo medial (DAPEM), 12) altura del epicóndilo medial (AEM), 13) diámetro transversal de la extremidad distal (DTED), 14) diámetro transversal inferior de la tróclea (DTIT). **Ulna** (fig. 7): 1) largo total (LT), 2) altura de la cavidad sigmoidea (ACS), 3) diámetro anteroposterior del olecranon (DAPO), 4) diámetro transversal del olecranon (DTO), 5) diámetro anteroposterior de la epífisis proximal (DAPEP), 6) diámetro anteroposterior de la diáfisis (DAPD), 7) diámetro transversal de la diáfisis (DTD), 8) diámetro anteroposterior de la epífisis distal (DAPED), 9) diámetro transversal de la epífisis distal (DTED). **Radio** (fig. 8): 1) largo total (LT), 2) diámetro transversal de la epífisis proximal (DTEP), 3) diámetro anteroposterior de la epífisis proximal (DAPEP), 4) diámetro transversal del cuello (DTC), 5) diámetro anteroposterior del cuello (DAPC), 6) diámetro anteroposterior de la diáfisis (DAPD), 7) diámetro transversal de la diáfisis (DTD), 8) diámetro transversal de la epífisis distal (DTED), 9) diámetro anteroposterior de la articulación distal (DAPAD), 10) diámetro transversal de la articulación distal (DTAD), 11) diámetro transversal de la faceta radial (DTFR) (en el esquema no están representadas todas las medidas). **Fémur** (fig. 9): 1) largo total (LT), 2) diámetro transversal de la cabeza (DTC), 3) diámetro anteroposterior de la diáfisis (DAPD), 4) diámetro transversal de la diáfisis (DTD), 5) diámetro anteroposterior de la epífisis proximal (DAPEP), 6) diámetro transversal de la epífisis proximal (DTEP), 7) diámetro transversal de la epífisis distal (DTED), 8) diámetro intercondiliano (DI), 9) diámetro anteroposterior del cóndilo lateral (DAPCL), 10) altura del cóndilo lateral (ACL), 11) diámetro anteroposterior del cóndilo medial

(DAPCM), 12) diámetro transverso superior de la tróclea (DTST), 13) diámetro transverso inferior de la tróclea (DTIT), 14) distancia desde la parte inferior del tercer trocánter hasta el extremo superior del trocánter mayor (DTT-TM). **Tibia** (fig. 10): 1) largo total (LT), 2) diámetro anteroposterior de la epífisis proximal (DAPEP), 3) diámetro transverso de la epífisis proximal (DTEP), 4) diámetro anteroposterior de la diáfisis (DAPD), 5) diámetro transverso de la diáfisis (DTD), 6) diámetro transverso de la epífisis distal (DTED), 7) diámetro anteroposterior de la articulación distal (DAPAD), 8) diámetro transverso de la articulación distal (DTAD). **Fíbula**: 1) diámetro anteroposterior de la diáfisis (DAPD), 2) diámetro transverso de la epífisis distal (DTED). **Astrágalo** (fig. 11): 1) longitud total (LT), 2) distancia entre crestas (DC), 3) ancho de la cabeza (AC), 4) ancho del cuello (ACu), 5) distancia entre la concavidad de la polea y la cabeza (DCP-C). **Calcáneo** (fig. 12): 1) largo total (LT), 2) diámetro transverso de la tuberosidad (DTT), 3) diámetro anteroposterior de la tuberosidad (DAPT), 4) diámetro transverso máximo del calcáneo (DTM), 5) diámetro anteroposterior máximo debajo de la polea fibular (DAPdpf). **Navicular**: 1) diámetro transverso máximo (DTM), 2) diámetro anteroposterior máximo (DAPM), 3) altura máxima (AM). **Metápodos y falanges** (fig. 13): 1) largo total (LT), 2) diámetro anteroposterior de la epífisis proximal (DAPEP), 3) ancho proximal (AP), 4) diámetro anteroposterior de la epífisis distal (DAPED), 5) ancho distal (AD), 6) diámetro anteroposterior de la articulación proximal (DAPAP), 7) diámetro transverso de la articulación proximal (DTAP), 8) diámetro anteroposterior de la articulación distal (DAPAD), 9) diámetro transverso de la articulación distal (DTAD) 10) diámetro anteroposterior de la diáfisis (DAPD), 11) diámetro transverso de la diáfisis (DTD) (No todas las medidas están representadas en el esquema). En el caso de las falanges de los macrauquénidos, cuando en las tablas aparecen dos valores en una misma celda el primero corresponde a la 1ª falange y el segundo a la 2ª.

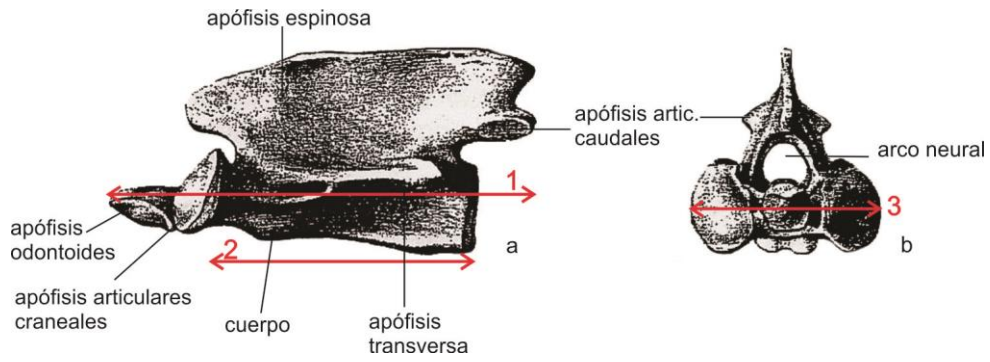


Fig. 5. Axis de Macraucheniidae, a. vista lateral; b. vista anterior. (Modificado de Scott, 1910).

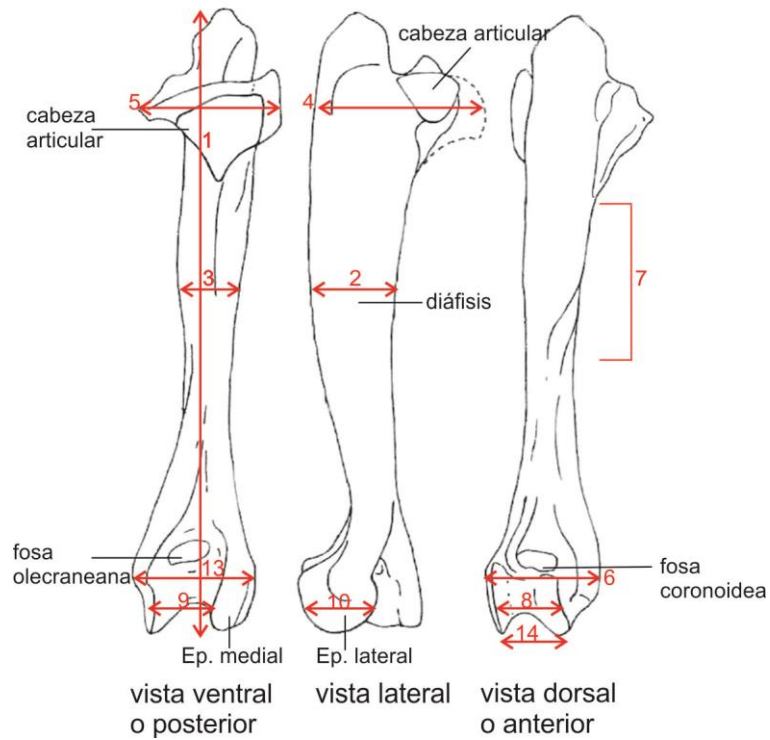


Fig. 6. Húmero de Proterotheriidae. (Modificado de Soria, 2001).

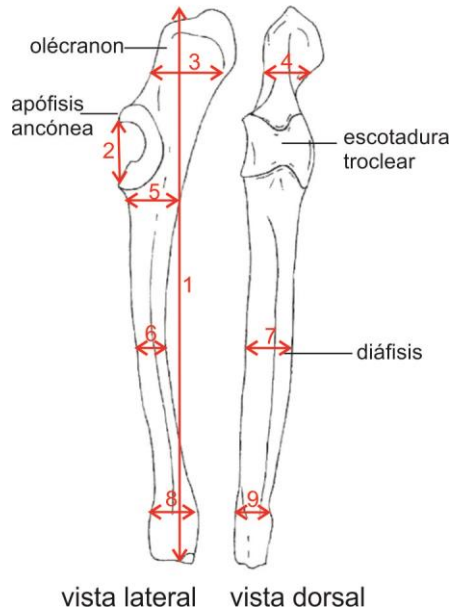


Fig. 7. Ulna de Protheroetheriidae. (Modificado de Soria, 2001).

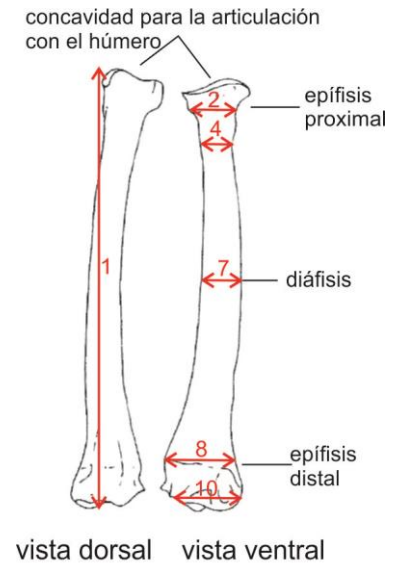


Fig. 8. Radio de Protheroetheriidae. (Modificado de Soria, 2001).

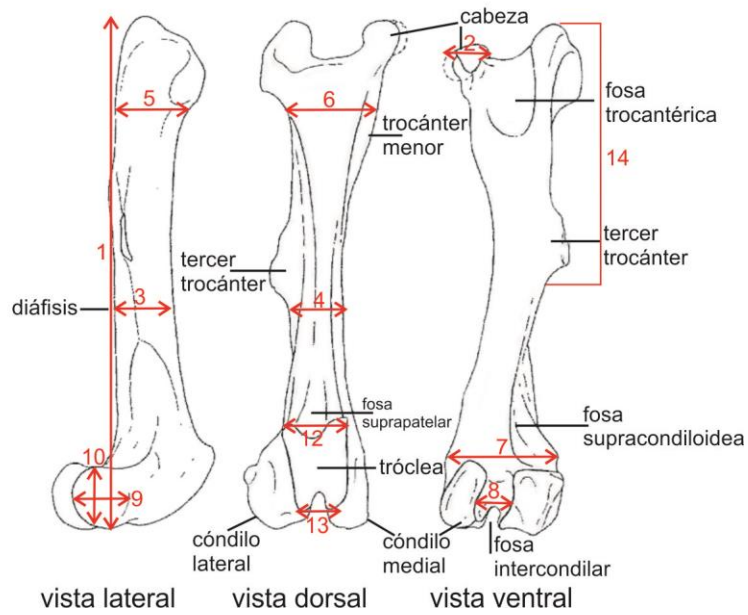


Fig. 9. Fémur de Protheroetheriidae. (Modificado de Soria, 2001).

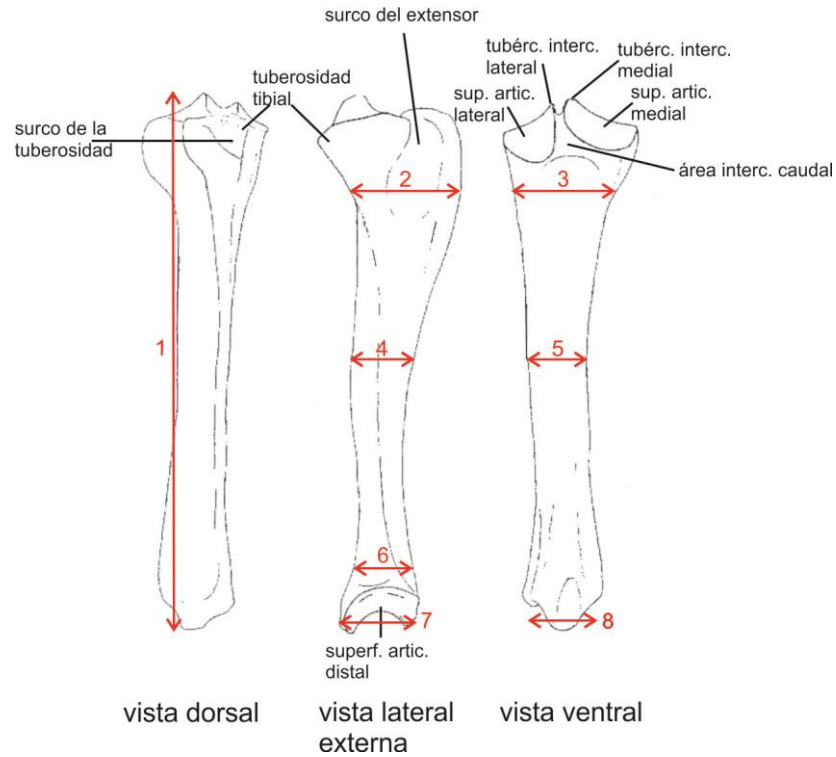


Fig. 10. Tibia de Proterotheriidae. (Modificado de Soria, 2001).

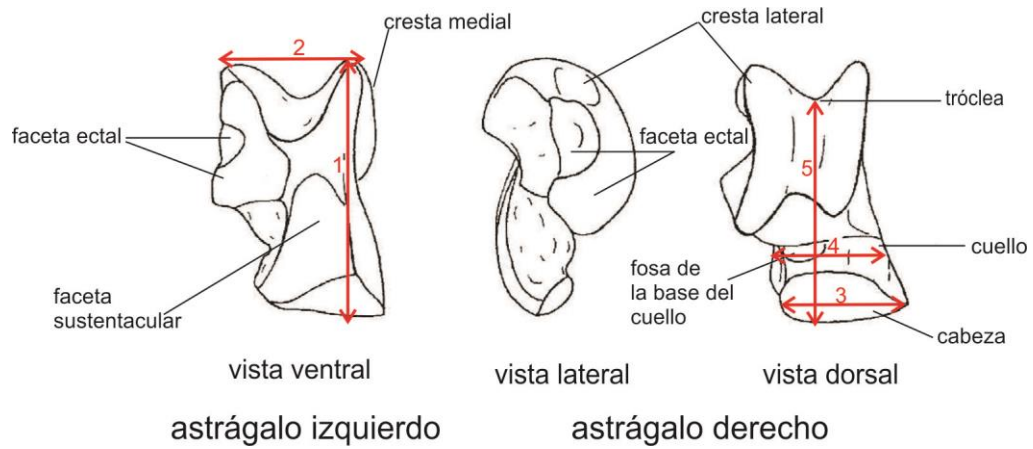


Fig. 11. Astrágalo de Proterotheriidae. (Modificado de Soria, 2001).

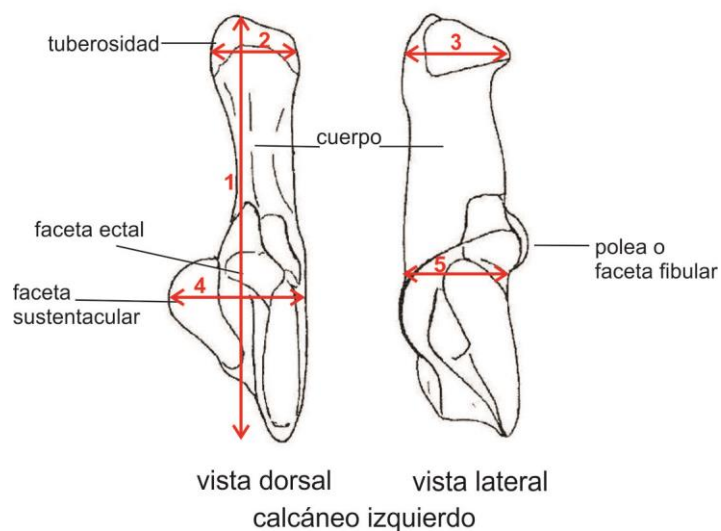


Fig. 12. Calcáneo de Proterotheriidae. (Modificado de Soria, 2001).

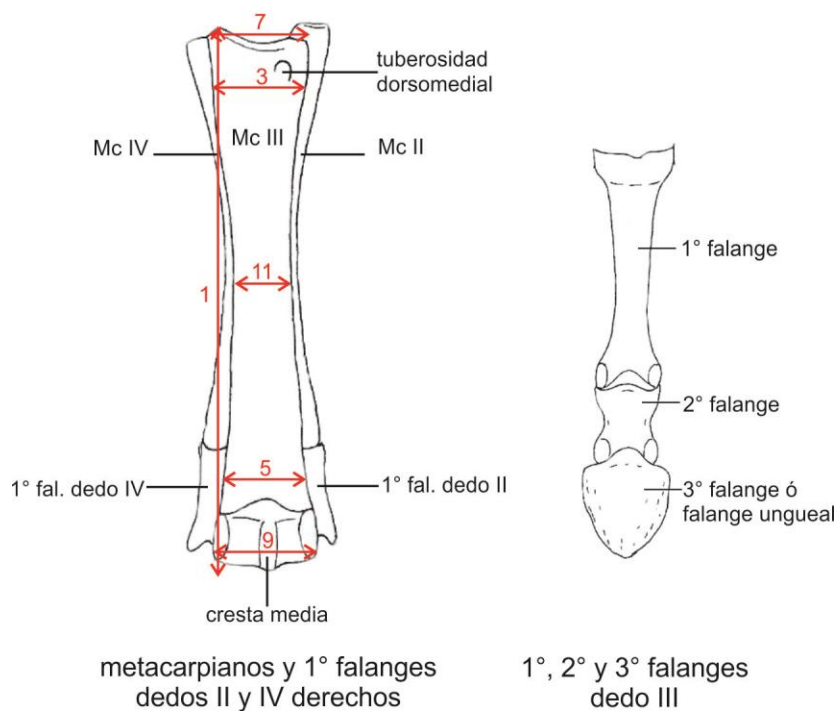


Fig. 13. Metacarpo y falanges de Proterotheriidae. (Modificado de Soria, 2001).

Técnicas estadísticas

Como técnicas estadísticas se utilizaron **análisis discriminantes y gráficos de dispersión**. El primero se encarga de segregar, en base a las variables métricas seleccionadas, grupos definidos *a priori* y representar las observaciones en un espacio donde las diferencias entre grupos sean máximas. El programa estadístico utilizado para representar las variables fue **InfoStat/Profesional**.

Los gráficos de dispersión realizados con el soporte Excel (Microsoft Office) se utilizaron para mostrar y comparar valores numéricos separados en dos grupos como una serie de coordenadas xy.

Análisis filogenético

La inferencia filogenética es el proceso por el cual, mediante la aplicación de un conjunto determinado de técnicas y metodologías, se obtiene una hipótesis sobre las relaciones genealógicas o evolutivas entre los organismos objeto de estudio. Dicha hipótesis de relación se presenta en forma de diagrama arborescente, al que se denomina árbol filogenético o filogenia (Arnedo, 1999).

Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo mediante metodología cladística que opera bajo el principio de parsimonia (Farris, 1982; Goloboff, 2003) a través del programa **TNT** (Tree analysis using New Technology) (Goloboff *et al.* 2008). Según este principio, los árboles con el menor número de transformaciones de caracteres representan hipótesis más adecuadas para reconstruir las relaciones filogenéticas.

3- MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

Ubicación geográfica de la provincia de Entre Ríos

La Mesopotamia es una extensa región geográfica del noreste argentino integrada por las provincias de Entre Ríos, Corrientes y Misiones. Abarca una superficie de 200.000 km² y está limitada al noroeste por el río Paraná y al este por el río Uruguay.

El término “Mesopotamia” (*Meso*: medio, entre medio; *potamos*: río: o sea, lo que queda entre dos ríos) se utiliza para definir el espacio geográfico determinado por los dos principales cauces fluviales de la Argentina (Aceñolaza, 2007).

La provincia de Entre Ríos cubre un área de aproximadamente 70.000 km² en la Mesopotamia argentina. Está ubicada entre las latitudes de 28° y 32° S, y entre las longitudes de 58° y 60° 30' O. El paisaje general está determinado por la morfología resultante de la acción de los ríos principales: Paraná y Uruguay y sus tributarios. Entre los últimos debe destacarse el río Gualeguay que divide el territorio en dos regiones: la occidental, donde la Cuchilla de Montiel cumple la función de divisoria de aguas, y la oriental, en la que la Cuchilla Grande cumple la misma función (Aceñolaza, 2007; Iriondo, 1998) (Fig. 14).



Fig. 14: mapa de ubicación de la Mesopotamia al NE de la República Argentina. (Modificado de Aceñolaza, 2007).

Antecedentes geológicos

Los primeros estudios geológicos en la provincia de Entre Ríos fueron realizados por el geólogo francés Alcide D'Orbigny (1842), quien describió los sedimentos cenozoicos y reconoció la existencia de una ingresión marina que asignó al Mioceno en base a estudios realizados en las barrancas del río Paraná. Posteriormente, numerosos investigadores como Darwin (1838), Bravard (1858), Burmeister (1858), Ameghino (1906), Bonarelli y Nágera (1913), Kantor (1925) y Scartascini (1954-1959) también aportaron sus conclusiones respecto a la geología

de la región. Sin embargo, uno de los trabajos más detallados sobre las barrancas de los alrededores de la ciudad de Paraná fue el de Frenguelli (1920b), donde expuso un análisis geo-paleontológico de los sedimentos cenozoicos, con especial interés en aquellos que afloran entre Bajada Grande y La Vieja Toma de agua de la ciudad de Paraná.

Varios autores se dedicaron a resolver los problemas estratigráficos y geológicos de estos afloramientos como Aceñolaza (1976), Aceñolaza y Sayago (1980), Iriondo y Rodríguez (1973), Iriondo y Scotta (1978), Iriondo (1980, 1994, 1996) y Bidegain (1991, 1993).

El marco geológico regional descrito por los autores precedentes involucra, desde los niveles inferiores a los superiores, una serie de unidades estratigráficas empezando por la Formación Paraná (Mioceno medio?-tardío), seguida por la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío-Plioceno), la que es recubierta por una sucesión de diversas formaciones de edad pliocena?-cuaternaria (Pleistoceno *s.l.* /Holoceno). El conjunto es portador de abundantes niveles fosilíferos que no solo sirven para efectuar ajustes en la cronoestratigrafía, sino también para inferir las condiciones paleoambientales y paleoecológicas imperantes durante su depositación.

Formación Ituzaingó

El nombre Formación Ituzaingó fue propuesto por De Alba (1953) para una unidad que se extiende a lo largo de 800 km entre Paraná (Entre Ríos) e Ituzaingó (Corrientes). La localidad tipo se ubica en la cercanía de Ituzaingó (al noreste de Corrientes), donde aflora una pequeña sección de la unidad (12 m) que es suficientemente representativa si se le suman, además, dos perforaciones de aproximadamente 53 m en el Rincón de Santa María y en la cercana isla de Apipé (Corrientes) (Herbst, 2000). Sus sedimentos se localizan formando una estructura deltaica que cubre una amplia región que va desde la zona de Ituzaingó, la cuenca del Iberá y el oeste de Corrientes, penetrando en el subsuelo de Entre Ríos hasta

parte de las provincias de Chaco y Santa Fe (Aceñolaza, 1976, 2007; Iriondo, 1998; Herbst, 2000).

Desde los investigadores más antiguos hasta los más modernos están de acuerdo en considerar la unidad como de origen fluvial en función de sus estructuras sedimentarias (Herbst, 2000; Aceñolaza, 2007). La depositación de la Formación Ituzaingó se produjo en los valles al desarrollarse una gran cuenca hídrica –con los principales cursos de agua aportando desde el área brasílica– luego de la retracción del mar durante el Mioceno Superior (Aceñolaza, 2004; Cione *et al.*, 2005).

Desde el punto de vista paleontológico, los fósiles no son frecuentes en las secciones correntinas, habiéndose hallado principalmente restos de plantas, invertebrados dulceacuícolas y palinomorfos (Herbst, 2000; Franco *et al.*, en prensa; Brunetto *et al.*, en prensa). En cuanto a los vertebrados fósiles, éstos proceden de los niveles inferiores de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, en especial de los estratos basales informalmente conocidos como “Mesopotamiense” o “Conglomerados osíferos, arenas fluviales y medanosas” (Frenguelli, 1920; Brunetto *et al.*, en prensa).

Litología. Arenas cuarzosas de colores variables desde blanquecino-amarillentas a rojizas y pardo-rojizas. En general se presentan sueltas, aunque es frecuente observar una cementación parcial tanto de carácter silíceo como ferruginoso. Las estructuras entrecruzadas, indicadoras de una sedimentación fluvial, tienen un carácter dominante en todos los afloramientos donde es posible observar esta unidad. También son frecuentes intercalaciones de bancos de arcillas verdosas o grises como, asimismo, niveles conglomerádicos o de gravas en las que los clastos dominantes son cuarzo, calcedonia y ópalo (Aceñolaza, 2007).

Tras un estudio sedimentológico, Jalfin (1988) concluyó que la Formación Ituzaingó representa un “paleorío entrelazado arenoso de baja sinuosidad homologable al modelo de sedimentación actual del río Platte (USA)”. Señaló,

además, que el paleorío habría sido el antecesor del actual río Paraná, poseyendo una pendiente regional similar a la de éste, con un posible control estructural que habría limitado la margen izquierda de la planicie entrelazada. Estos datos también fueron analizados por Chebli *et al.* (1989) quienes señalaron: “se trata, sin dudas, del lento relleno de una cuenca de escasa subsidencia, lejana con respecto al área de aporte y solo afectada por movimientos epirogénicos poco relevantes. Es probable que los cambios climáticos hayan influido significativamente en el tipo y volumen de los depósitos que, evidentemente, son más conspicuos en climas con importante descarga pluvial”.

El “conglomerado osífero”

El denominado “conglomerado osífero” (miembro inferior de la Fm. Ituzaingó, Brunetto *et al.*, en prensa) es un nivel areno-arcilloso y conglomerádico asociado a la discordancia erosiva que lo separa de la Formación Paraná. Se ubica en la base de la Formación Ituzaingó y presenta afloramientos saltuarios a lo largo de la margen izquierda del río Paraná (Fig. 15). Contiene niveles de gravillas cuarzosas, clastos de arcilla y calcedonia, así como huesos y dientes, a menudo fragmentados y disociados, pertenecientes en su mayoría a vertebrados continentales y marinos. El material que los cementa es una arcilla arenosa impregnada de óxidos de hierro y manganeso, que le otorga un color amarillento a ocráceo (Frenquelli, 1920b). Los fósiles son pesados, duros, están impregnados por infiltraciones silíceas y ferruginosas y manchados por el óxido de manganeso. Muy raramente se presentan enteros, articulados o asociados, demostrando un importante grado de desgaste y rotura de sus bordes por transporte.

El “conglomerado osífero” aflora desde la localidad de Pueblo Brugo, al norte, hasta la ciudad de Paraná, al sur, y en sus principales arroyos tributarios de la margen izquierda. Las localidades o parajes como Curtiembre, arroyo El Chapetón, Bajada La Celina, Villa Urquiza y Toma Vieja se encuentran entre las más prospectadas y han aportado la mayoría de los especímenes colectados (Fig. 16).

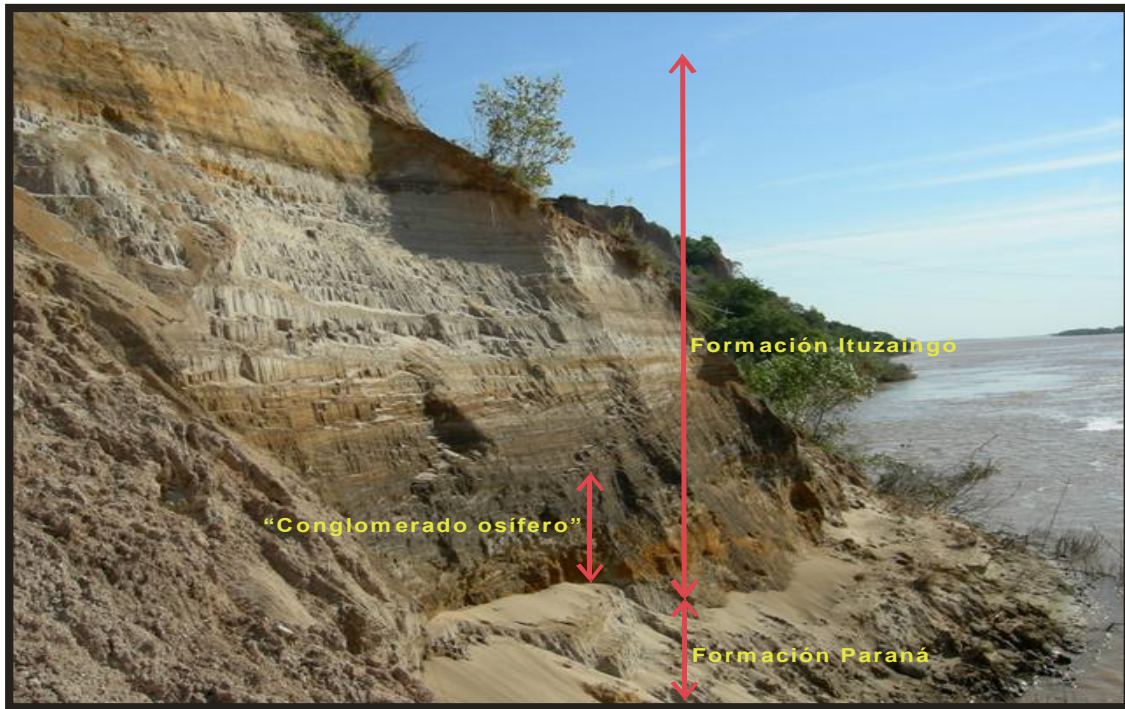


Fig. 15. Fotografía de la barranca del río Paraná en la localidad Toma Vieja.

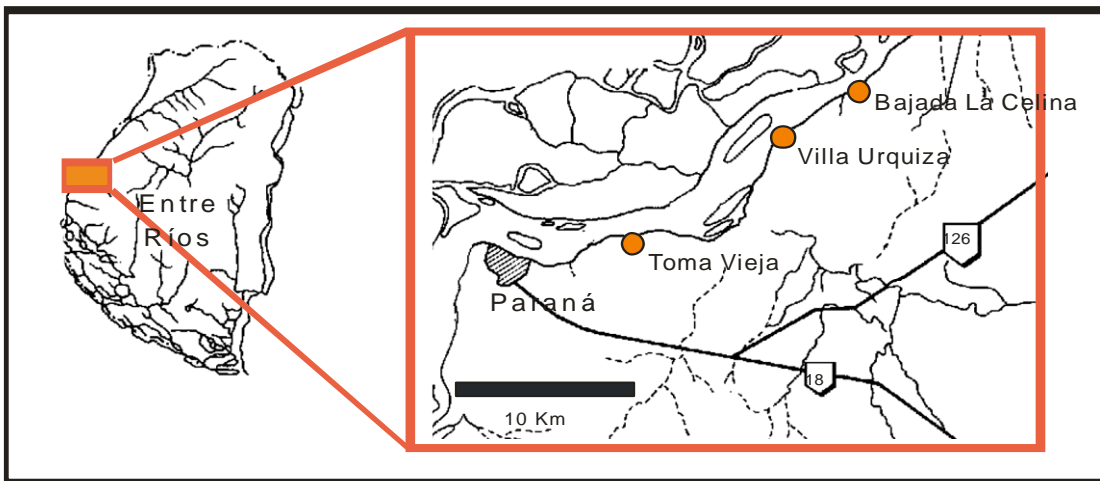


Fig. 16. Algunas localidades sobre la costa del río Paraná donde aflora el "Conglomerado osífero".

Perfil estratigráfico de la localidad Toma vieja.

Brunetto *et al.* (en prensa), en base a observaciones de campo y ensayos granulométricos, identificaron en la localidad Toma Vieja ($31^{\circ}42'10.1''\text{S}$, $60^{\circ}28'35.4''\text{O}$) una sucesión de unidades litológicas y litofacies separadas por discontinuidades. La Fm. Ituzaingó se apoya en disconformidad sobre la facies de arenas estratificadas del tope de la Fm. Paraná. Los sedimentos lagunares de la Fm. Puerto Alvear se depositaron en paraconformidad sobre la Formación Ituzaingó (Fig. 17).

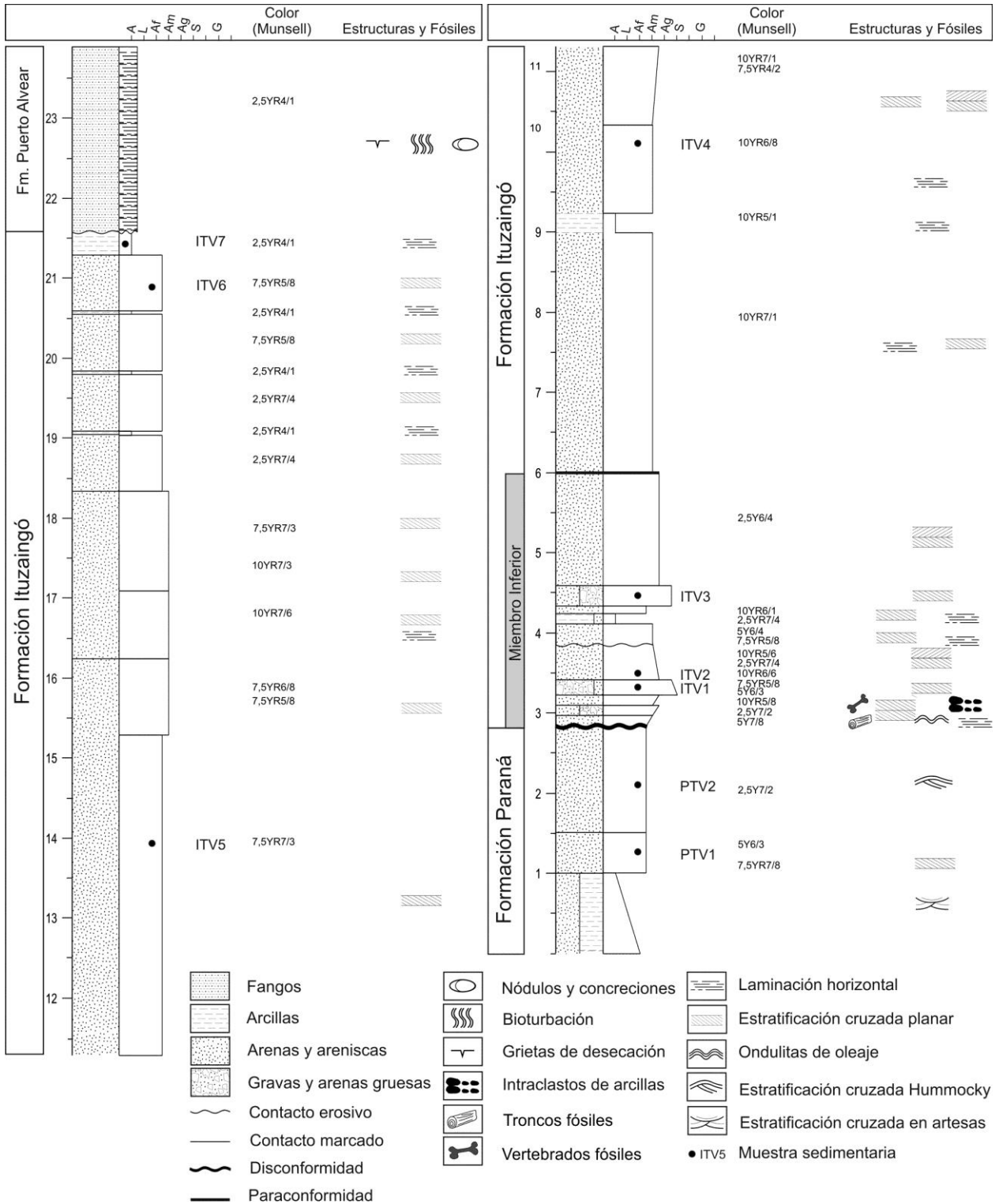


Fig. 17. Perfil estratigráfico de la localidad Toma vieja. (Tomado de Brunetto *et al.*, en prensa).

Formación Paraná

Brunetto *et al.* (en prensa) reconocen dos niveles distintos en esta Formación:

Niveles de arcillas laminadas. Sobre el nivel del río Paraná afloran 50 cm de la parte superior de un estrato de arcillas verdes estructuradas en láminas horizontales muy planas.

Niveles de arenas finas a medias. Sobre las anteriores se apoya un estrato de 2 m compuesto por arenas finas a medias con estratificación paralela dominante y estratificación cruzada planar de bajo ángulo subordinada. En este depósito alternan colores amarillos y ocreos. Más arriba, las arenas finas están dominadas por estratificación cruzada sigmoidal y es menos frecuente la estratificación cruzada planar de bajo ángulo. En ellas alternan colores amarillos, grises y negros. El límite superior de estos sedimentos es una discordancia erosiva señalada por un contacto en parte paraconcordante, en parte disconforme.

Formación Ituzaingó

Brunetto *et al.* (en prensa) reconocen dos niveles distintos en esta Formación:

Niveles de gravas finas estratificadas, arenas seleccionadas y estratificadas y lentes pelíticos (= Miembro inferior). La base del perfil de la Fm. Ituzaingó en Toma Vieja está caracterizada por sucesiones repetidas de sedimentos arenosos gruesos y estructuras de estratificación de diferentes escalas. Cada conjunto tiene aproximadamente 1,5 m de potencia y muestra una tendencia general grano-decreciente hacia arriba. Dichos paquetes se repiten a lo largo del perfil de 3 m de altura.

Se observan estructuras de escala media (10 cm) que forman una sucesión de sets y cosets de arenas estratificadas. Estos sets y cosets están constituidos en la base por sedimentos gruesos caracterizados por abundantes intraclastos arcillosos y arenas sabulosas gruesas a medias. Éstos presentan estratificación cruzada planar grosera de bajo ángulo. Los sedimentos gruesos son moderadamente a pobremente seleccionados y están formados por sábulos e intraclastos de fango de hasta 2,5 cm, contenidos en una matriz de arenas cuarzosas gruesas a medias. Los intraclastos son frecuentes en los sets de la base del perfil y muestran una tendencia grano-decreciente hacia arriba. Son frecuentes las concreciones ferruginosas.

Brunetto *et al.* (en prensa) observan además sets de estratos inclinados de gran escala (1 m) formados por capas planas de bajo ángulo. Estos depósitos pasan hacia arriba a cosets de arenas gruesas a medias (ITV2) bien seleccionadas con estratificación cruzada planar de alto ángulo, planar tangencial y horizontal o planar de bajo ángulo. Las orientaciones de las capas frontales son variables. En el tope de las sucesiones se apoyan lentes de arcillas con laminación horizontal muy fina.

Los sets de estratos compuestos por sedimentos gruesos, cerca del contacto basal, aportaron abundantes restos fósiles marinos retransportados desde la Fm. Paraná. A su vez, de los mismos sedimentos inferiores provienen los restos de vertebrados continentales (Cione *et al.* 2000) y troncos fósiles (Brea y Zucol, 2007; Franco, 2009) reportados hasta la actualidad.

En los sets de estratos superiores se observa una selección granulométrica en las capas frontales, con alternancia de capas gruesas (sábulos y arenas gruesas a medias) de colores claros y capas finas integradas por arenas finas y fangos de colores oscuros. Las capas cruzadas varían de planares a tangenciales y están separadas por superficies de reactivación. También se observan sets de estratos inclinados de gran escala (50 cm) con buzamientos variables.

El contacto superior de este paquete sedimentario basal es neto y está evidenciado por un marcado contraste en la granulometría, en el grado de consolidación que le confiere mayor resistencia a la erosión y en los colores de los

sedimentos. Estas características litológicas indican la presencia de una discontinuidad importante en la Fm. Ituzaingó en forma de paraconcordancia.

La sedimentología descrita corresponde a una sucesión fluvial. Los depósitos gruesos basales estructurados en capas horizontales o planares cruzadas de bajo ángulo señalan transporte de carga de fondo de alto régimen de flujo en un ambiente de canal fluvial erosionado.

Brunetto *et al.* (en prensa) sostienen que los sets de estratos de arenas bien seleccionadas indicarían una dinámica de flujo estable que permitió el desarrollo de formas de migración de lecho del canal de mediana escala, tales como dunas subacuáticas. Estas formas son propias de los estadios de nivel bajo y de flujos estables, por debajo del nivel de bancos. A su vez, la presencia de dunas gravosas en la base y de dunas que muestran selección granulométrica en las capas frontales (de avalancha) con alternancia de capas de arenas gruesas y capas de arenas finas y fangos señalan variaciones en la carga transportada y, por lo tanto, en el régimen de flujo (Bridge, 2003). A tasas de transporte más bajas, la selección granulométrica en forma de capas diferenciadas de materiales gruesos y finos es más efectiva (Bridge, 2003). Por lo tanto, la textura de las capas estratificadas cruzadas de la parte superior de la sucesión descrita sugiere que fue depositada bajo un régimen de flujo bajo y estable.

Brunetto *et al.* (en prensa) señalan que la asociación de texturas granulométricas y estructuras sedimentológicas sugieren la ocurrencia de fenómenos de erosión-depositación debido a una dinámica de flujo variable, con cambios en la tensión de corte sobre el lecho del canal y la tasa de sedimentación (Bridge, 2006). A gran escala, dicha secuencia de litofacies puede ser interpretada como ciclos de depositación acumulados por migración de barras compuestas. En la base de ciclo sedimentario el registro presenta depósitos de barras inferiores conformados por capas gravosas y capas arenosas (generadas bajo régimen de flujo alto) y hacia arriba depósitos de barras superiores, constituidos por granulometrías más finas (Bridge, 2003). La presencia en el tope de lentes pelíticos estructurados con laminación horizontal indica sedimentación a partir de carga en suspensión y podría interpretarse como los restos preservados de los

depósitos cuspidales de las barras, acumulados durante la fase de desaceleración de las corrientes (Bridge, 2006). Posteriormente, estas lentes fangosas pudieron ser erosionadas parcialmente por reactivación del flujo. Además, la orientación variable de estratos inclinados evidencia la sinuosidad del canal que generó la acumulación de depósitos de barras con componentes de acreción lateral y de acreción en dirección aguas abajo (Bridge, 2003, 2006). La estratificación cruzada planar de alto ángulo correspondería al desarrollo de barras transversales y la estratificación cruzada de bajo ángulo sugiere migración de barras longitudinales.

En síntesis, Brunetto *et al.* (en prensa) interpretan que los depósitos de la columna inferior de la Fm. Ituzaingó se acumularon mediante ciclos fluviales con variaciones de los caudales y, por lo tanto, de las velocidades del flujo. De esta manera, pueden discriminarse paquetes sedimentarios repetidos a lo largo de la sucesión fluvial, conformados por depósitos gruesos pobremente seleccionados en la base, arenas bien seleccionadas en los niveles intermedios y arenas finas y fangos finamente laminados en el tope.

Los flujos variables permitieron la migración y depositación de sedimentos en formas de lecho de pocos centímetros de altura (ondulitas, dunas de crestas rectas y dunas de crestas onduladas) durante estadios de nivel bajo y flujo estable, sobreimpuestas sobre otras formas de lecho de escala mayor, con alturas menores a 1 m, tales como barras longitudinales y transversales. Éstas fueron acumuladas durante episodios de inundación del canal. La gran variabilidad de orientaciones de capas frontales señala un cauce de sinuosidad moderada con desarrollo de barras de canal. Sumado a lo anterior, el escaso desarrollo de facies de valle de inundación (facies de overbank) y la sedimentación relativamente escasa de materiales finos en las facies de canal permiten a Brunetto *et al.* (en prensa) interpretar la sucesión sedimentaria como parte de un sistema fluvial entrelazado, con avulsiones frecuentes y menor grado de migraciones laterales (Nichols, 2009).

Niveles de arenas finas a medias muy bien seleccionadas. Apoyadas sobre la sucesión anterior, estas facies integran una potente columna de 15 m de espesor

caracterizada por arenas finas a medias muy bien seleccionadas, estructuras homogéneas y variaciones de colores vinculadas a la intensidad de los procesos posdepositacionales, principalmente de segregación de óxidos de hierro. Es una sucesión monótona caracterizada por granulometrías y estructuras sedimentarias homogéneas.

En la parte inferior, estos sedimentos están compuestos por 3 m de arenas medias a finas cuarzosas muy bien seleccionadas, de colores blanquecinos a gris claro, con estratificación fina paralela y cruzada planar de bajo ángulo. Hay delgados niveles oscuros, aislados y poco frecuentes.

Se intercala un estrato tabular horizontal continuo de 25 cm de espesor formado por pelitas laminadas de color gris. En él alternan láminas de tonos claros y oscuros. Este estrato presenta una gran continuidad lateral de decenas de metros a lo largo del perfil.

Sigue un espesor de 1,10 m de arenas medias muy bien seleccionadas, de color amarillo parduzco, con estratificación fina paralela.

Se apoya sobre las anteriores un estrato de 95 cm de arenas medias muy bien seleccionadas, de color gris claro, con estratificación cruzada de alto ángulo y orientación variable. Éstas presentan selección granulométrica en capas cruzadas de colores claros formadas por las arenas que alternan con delgadas capas de limos y arcillas de color pardo grisáceo oscuro.

Suprayacen 4 m de arenas bien seleccionadas de color rosado, con estratificación cruzada de bajo ángulo, que presentan finas laminaciones cruzadas de color oscuro.

Luego se depositó un espesor de 95 cm de arenas medias de color amarillo rojizo. En ese sedimento hay una costra de color pardo intenso formada por segregación de hierro.

Siguen arenas medias ocre formando un set de 80 cm de espesor. Alternan niveles de 1–2 cm cubiertos por pátinas de óxidos de Mn, cuya frecuencia disminuye hacia arriba.

En la parte cuspidal de la unidad afloran niveles que muestran selección granulométrica en las capas frontales, con alternancia de capas más gruesas

(arenas medias) de colores claros y capas finas compuestas por fangos de colores oscuros. Las capas cruzadas varían de planares a tangenciales y están separadas por superficies de reactivación.

Estos depósitos que presentan notable homogeneidad sedimentológica pueden interpretarse como depósitos generados por migración de formas de lecho arenoso de diferentes escalas, principalmente formas menores de ondulitas, dunas subacuáticas de crestas rectas y sinuosas y formas mayores de barras simples de canal (Brunetto *et al.*, en prensa). Todas estas morfologías fluviales señalarían regímenes de flujo estable, de baja energía y menor variabilidad en las condiciones de flujo. Posiblemente estos depósitos formen parte de un sistema fluvial de mayores dimensiones y, en los perfiles analizados en la provincia de Entre Ríos, sólo puede observarse el registro de las facies de canal de un sistema de dimensiones similares al actual río Paraná. Según Brunetto *et al.* (en prensa) los paquetes sedimentarios que componen esta parte del perfil, compuestos principalmente por arenas finas, coronadas por pequeños estratos tabulares de fangos laminados y separados por discontinuidades de menor jerarquía que pueden detectarse a partir de cambios menores en las características sedimentológicas, sugieren que la acumulación se produjo por frecuentes avulsiones y relleno de un canal fluvial de gran magnitud (Bridge, 2006; Nichols, 2009).

Formación Puerto Alvear

Brunetto *et al.* (en prensa) indican que sobre la Formación Ituzaingó se depositaron en discontinuidad limos arcillosos que varían a arcillas limosas, de color marrón claro con variaciones al oliva claro y al amarillo, correspondientes a la Fm. Alvear. Estos depósitos presentan laminación plana difusa y están parcialmente revestidos por abundantes pátinas negras de sesquióxidos de hierro y manganeso. La característica distintiva es la presencia de una red carbonática de origen freático, formada por placas horizontales de forma ondulada, unidas por

tabiques verticales. Esta unidad ha sido interpretada como un sedimento de origen palustre, que ocupaba una faja fluvial abandonada por el río Paraná y era alimentada por la descarga del agua freática. Ésta aportaba aguas bicarbonatadas que precipitaron en la zona de surgencia (Iriondo y Kröhling, 2008).

4- RESULTADOS SISTEMÁTICOS

Orden Litopterna Ameghino 1889

Suborden Lopholipterna Cifelli 1983

Familia Proterotheriidae Ameghino 1887

Antecedentes

La cita más antigua de un resto asignable a la familia Proterotheriidae corresponde a Bravard (1858) (Ameghino, 1886; 1889; Delupi de Bianchini y Bianchini, 1971; Soria, 2001). Se trata de un molar aislado procedente de los “terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná”, perteneciente, según este autor, a la familia Anoplotheriidae y que denominó *Anoplotherium americanum*. Este mismo ejemplar fue figurado por Burmeister (1885) y por Ameghino (1889); si bien el primero dudó de la determinación de Bravard, no planteó una alternativa e incluyó a *A. americanum* en una misma entidad sistemática junto a *Brachytherium* y *Proterotherium*, procedentes también del Terciario de Entre Ríos. Soria (2001) indicó que el material estaba perdido, pero sostuvo que su morfología, a partir de las figuras publicadas, era comparable a la de los Macraucheniidae de edad Deseadense descritos por Cifelli y Soria (1983), excluyéndolo, por tanto, de la familia Proterotheriidae. Dado que Bravard (1858) no describió ni ilustró el espécimen, fue considerado *nomen nudum* por autores posteriores (Ameghino, 1886; Soria, 2001).

En 1879, Burmeister describió una especie procedente de los terrenos santacruceses, *Anchitherium australe* (holotipo, MACN PV 2417), relacionándola entonces con un género de équidos europeo, pero reconocido por Soria (2001) como un Proterotheriidae *sensu stricto*.

Los primeros restos de proterotéridos procedentes de terrenos terciarios entrerrianos, encontrados por Pedro Scalabrini, fueron descritos y publicados por Ameghino (1883a, b), quien fundó las especies *Proterotherium cervioides* (que consideró un antecesor de los cervinos actuales) y *Brachytherium cuspidatum* (que clasificó como un Anoplotheriidae).

En otra contribución sobre el estudio de los fósiles entrerrianos, Ameghino (1885) volvió a referirse a los taxones anteriores e incluyó a *Proterotherium* dentro de un grupo con categoría taxonómica indeterminada, “Protocervina”, y a *Brachytherium* lo consideró un “Anoplotheridea” (*sic*). Burmeister (1885), por su parte, revisó los ejemplares de *Anchitherium australe* publicados previamente por él mismo (Burmeister, 1879) y los identificó como un nuevo género: *Anisolophus*.

En 1886, Ameghino reivindicó a *Proterotherium* -que ubicó en el grupo Protoruminantia- y determinó que *Anisolophus australis* y *Anoplotherium americanum* eran especies de ese género, junto a *P. cervioides*. A *Brachytherium* lo siguió clasificando dentro de la familia “Anoplotheridea” (*sic*) dentro de los Artiodactyla.

Las ilustraciones de los materiales tipo de los taxones *Proterotherium* y *Brachytherium* se compilaron en la obra de Ameghino de 1889. Posteriormente, Ameghino separó la familia Proterotheriidae en dos subfamilias (*sic*) [Proterotherini (*sic*) y Brachytherini (*sic*)] en base a la presencia o ausencia, respectivamente, de un tercer lóbulo desarrollado en el m3 (Ameghino, 1891d). Esta subdivisión no la volvieron a mencionar ni Ameghino ni autores posteriores, pasando al olvido.

Según Soria (2001), Zittel (1893) asignó las especies procedentes de las barrancas del río Paraná y *Anisolophus australis* al género *Proterotherium*, aunque no examinó los ejemplares respectivos.

Si bien otros autores mencionaron los taxones reconocidos para el “Mesopotamiense” (Kraglievich, 1931, 1934; Pascual y Odreman Rivas, 1971), la obra de Delupi de Bianchini y Bianchini (1971) constituyó el primer trabajo donde se abordaron en forma particular los proterotéridos de esta región geográfica.

Cione *et al.* (2000) llevaron a cabo un estudio sobre los vertebrados miocenos de Entre Ríos, incluyendo seis especies de proterotéridos en la lista faunística.

Miguel F. Soria (h) desarrolló su Tesis doctoral sobre la sistemática, el origen y la filogenia de la familia Proterotheriidae. Si bien la misma se realizó en la década de 1980, su publicación se concretó en 2001 a modo de homenaje a este

investigador cuyo fallecimiento, acaecido como consecuencia de un accidente automovilístico en 1989, dejó inconcluso su trabajo.

Recientemente, Villafañe *et al.* (2006) analizaron los cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Proterotheriidae en general y mantuvieron, para Entre Ríos, las cinco especies reconocidas por Soria (2001): *Proterotherium cervioides* Ameghino 1883b, *Neobrachytherium ameghinoi* Soria 2001, *Lophogonodon paranensis* Ameghino 1904, *Lophogonodon gradatum* (Ameghino 1891) y *Epitherium? eversus* (Ameghino 1891).

En este capítulo se presenta una revisión exhaustiva de todos los materiales publicados e inéditos de los Proterotheriidae procedentes de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos y se comparan con otras especies de proterotéridos presentes en formaciones correspondientes al lapso Chasiquense – Montehermosense.

Diagnosis (Villafañe, 2005): esta familia está constituida por formas que se caracterizan por poseer un cráneo con la caja moderadamente desarrollada, redondeada, y con la cresta sagital alta y fina. Las órbitas están cerradas. Los nasales pueden estar reducidos, pero nunca tanto como en los Macraucheniidae. La mandíbula es proporcionalmente más corta que en Macraucheniidae, con los bordes alveolar e inferior describiendo arcos convergentes hacia la sínfisis. La fórmula dentaria es completa en las formas primitivas, reduciéndose en las más avanzadas (1/2; 0/1; 4/4; 3/3). Los molares son braquiodontes a protohipsodontes. Los molares superiores son de forma más o menos triangular, en las formas primitivas, a cuadrangular, con un surco anteroposterior que separa las cúspides externas de las internas. El hipocono está más o menos desarrollado, siempre por detrás del metacono. El protocono y el hipocono de los M1-M2 están unidos o cercanos en sus ápices, formando una continuidad lingual con el protolofo y el cíngulo posterior. Poseen P3 molarizados con metacono bien desarrollado, en una disposición triangular con el paracono y el protocono, y con mesostilo, paracónulo y metacónulo presentes. Los molares inferiores pueden tener o no entocónido. El p3 está molarizado. Los dedos III son más alargados que los de Macraucheniidae.

Los dedos II y IV están muy reducidos, con una falange ungueal rudimentaria; la reducción es máxima en *Thoatherium*, donde sólo existen los rudimentos proximales de los metápodos y no hay falanges. En general, son animales que poseen un tamaño pequeño a mediano.

Subfamilia Protheriinae Ameghino 1887

Diagnosis (Villafañe, 2005): tamaño pequeño a mediano, con unas pocas formas que pueden alcanzar el de un antílope mediano o incluso de una cebra. Dentición bunoselenodonte a selenodonte; persistentemente braquiodonte, salvo en *Eoauchenia* y *Epitherium*, donde es protohipsodonte. Fórmula dentaria: 1/2; 0/1; 4/4; 3/3. Incisivos superiores (I1) hipertrofiados y caniniformes, hipsodontes, separados de los P1 por un diastema. Incisivos externos inferiores (i2) mucho mayores que los internos (i1) en los adultos (no en juveniles), salvo en *Thoatherium*. P1-P2 simples, similares a aquéllos de ciertos Didolodontidae; P2 a veces con cúspides linguales menores, como en *Diadiaphorus*; P3-4/p3-4 molarizados; P3-M3 con los tres estilos labiales; paracónulo conectado al protocono por el extremo lingual de un débil paralófo; P3-4 con hipocono en las especies neógenas; M3 usualmente sin hipocono y con metastilo reducido. Los c1-p2 reducidos, subiguales; p4-m3 de las especies oligocenas sin paracónido ni paralófo; m3 con hipoconúlido generalmente con tendencia a formar un tercer lóbulo; entocónido presente o no; cuando está presente, conectado al hipoconúlido o independiente. Cráneo vagamente similar al de los Caprinae (Bovidae, Artiodactyla). Premaxilar especializado en función del único par de incisivos hipertrofiados. Presencia de foramen supraorbitario. Rostro triangular, con nasales moderadamente reducidos. Caja craneana amplia, estrechándose anteriormente, con cresta sagital poco desarrollada; occipital triangular. Láminas palatinas del maxilar con una carena cada una. Bulla timpánica delicada, débilmente adosada al cráneo. Forámenes óptico y *lacerum anterius* con una salida común. Como en los Macraucheniidae, con un surco alisfenoide, sin el foramen homónimo ni foramen

rotundum diferenciados. Ramas horizontales de la mandíbula gráciles, largas, relativamente bajas y subparalelas; ramas ascendentes muy delgadas, sin fosa masetérica marcada. Huesos de los miembros nunca coosificados. Foramen supratroclear presente en el húmero, obliterado en algunas especies del Plioceno por una delgada lámina. Fíbula menos reducida que en otros ungulados cursoriales. Autopodios tridáctilos, funcionalmente monodáctilos; los posteriores con un complejo ósteo-articular integrado por el metatarsiano III y huesos del tarso. Excepcionalmente monodáctilos estructurales (*Thoatherium*).

Géneros incluidos

En esta subfamilia se han incluido, sin considerar los casos problemáticos o dudosos, los siguientes géneros (Soria, 2001; Villafañe, 2005): *Lambdaconus* Ameghino 1897 (Edades mamífero Deseadense, Santacrucense y Laventense), *Prolicaphrium* Ameghino 1902 (Edades mamífero Colhuehuapense y Laventense), *Paramacrauchenia* Bordas 1939 (Edad mamífero Colhuehuapense), *Tetramerorhinus* Ameghino 1894a (Edad mamífero Santacrucense), *Thoatherium* Ameghino 1887 (Edad mamífero Santacrucense), *Diadiaphorus* Ameghino 1887 [Mioceno temprano (Edad mamífero Santacrucense) y Mioceno tardío], *Anisolophus* Burmeister 1885 (Edades mamífero Santacrucense-Colloncureense), *Neobrachytherium* Soria 2001 (Edades mamífero Chasiquense - Montehermosense), *Thoatheriopsis* Soria 2001 (Edad mamífero Huayqueriense), *Proterotherium* Ameghino, 1883 (Mioceno tardío), *Brachytherium* Ameghino 1883 (Mioceno tardío), *Epecuenia* Cabrera 1939 (Edad mamífero Huayqueriense), *Epitherium* Ameghino 1888a (Edad mamífero Montehermosense), *Diplasiotherium* Rovereto 1914 (Edades mamífero Huayqueriense-Montehermosense), *Eoauchenia* Ameghino 1888b (Edad mamífero Montehermosense), *Neolicaphrium* Frenguelli 1921 (Edades mamífero Chapadmalalense-Lujanense) y *Villarroelia* Cifelli y Guerrero 1997 (Edad mamífero Laventense).

Brachytherium Ameghino 1883

Brachytherium Ameghino 1883a: 289; 1886: 150; 1889: 356.

Proterotherium Ameghino 1891: 137 (*partim; non* Ameghino 1883, *nec auct.*).

Lophogonodon Ameghino 1904a: 484, 487-490; 1904b: 147; Kraglievich 1934: 41; Pascual 1966: 162 (como sinónimo de *Brachytherium*); Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 17 (como sinónimo de *Epitherium*); Soria, 2001: 88.

Licaphrium Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 14-15 (*partim; non* Ameghino 1887 *nec auct.*).

Epitherium Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 15 (*partim; non* Ameghino 1888b *nec auct.*).

Thoatherium Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 18 (*partim; non* Ameghino 1887 *nec auct.*).

Neobrachytherium Soria 2001 (*partim*: MACN PV 14306: 80).

Especie tipo: *Brachytherium cuspidatum* Ameghino 1883.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis enmendada (a partir de Pascual *et al.* 1966; Soria, 2001; Villafañe, 2005): proterotéridos de tamaño variable, desde pequeños, con un peso equivalente a 81,5 kg, a grandes, con un peso de 102 kg. Premolares superiores deciduos con diámetro anteroposterior mayor que el transversal y pliegues labiales del paracono y metacono presentes. Premolares superiores definitivos molariformes, de contorno cuadrangular. Yugales superiores (P3-M3) con pliegues labiales de paracono y metacono generalmente conspicuos. Molares superiores con hipocono robusto separado del protocono por un surco posterolingual como en *Neobrachytherium intermedium* y *Thoatheriopsis mendocensis*. M1-M2 generalmente con protocono de tamaño considerable. Metacónulo bunoide,

aislado. El desgaste tiende a unir paracónulo, protocono y metacónulo en una superficie continua. M3 notablemente más pequeño, sin hipocono, y con contorno trapezoidal. Premolares inferiores deciduos y definitivos alargados anteroposteriormente. Molares inferiores con la crístida oblicua descansando a nivel del metacónido como en *Diplasiotherium pampa* y *Neobrachytherium ullumense*. Entocónido cercano o unido al hipoconúlido por el desgaste, fundamentalmente en el m3, a diferencia de *Neobrachytherium ameghinoi* (entocónido separado en m3). El hipoconúlido del m3 tiende, además, a formar un tercer lóbulo menos marcado que en *Tetramerorhinus* Ameghino, 1894a. Presencia y desarrollo de los cíngulos variable.

Comentarios

Ameghino (1883) crea el género *Brachytherium* con la especie tipo *B. cuspidatum* a partir de un fragmento mandibular juvenil con dp2-dp4 y m1 en erupción. Soria (2001) considera este taxón como *nomen dubium*, ya que no asocia el holotipo a ninguno de los dos conjuntos de ejemplares adultos (previamente atribuidos a *Brachytherium*) reconocidos por él. Por ello, reúne parte de los restos en el género nuevo *Neobrachytherium*, por un lado, y en *Lophogonodon* Ameghino, 1904, por otro. Dentro de *Lophogonodon* diferencia las especies *L. paranensis* Ameghino, 1904 y *L. gradatum* (Ameghino, 1891a). La única diferencia entre ellas es el tamaño (alrededor de un 13,5% mayor la primera), careciendo de diferencias morfológicas significativas (Soria, 2001).

El estudio comparativo llevado a cabo en esta Tesis permite considerar todo el material asignado previamente a *Lophogonodon*, incluyendo al holotipo de *B. cuspidatum* (especie tipo de *Brachytherium*) como un único taxón (ver descripción y discusión). Se anula así la condición de *nomen dubium* establecida por Soria (2001), teniendo este taxón nominal prioridad sobre *Lophogonodon*.

Brachytherium cuspidatum Ameghino 1883

Láminas 1-3

Brachytherium cuspidatum Ameghino 1883: 289, 1885: 105, 1886: 154, 1889: 357; Pascual 1966: 162, lám. 71, fig. A; Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 11, lám. 2, fig. 1.

Proterotherium gradatum Ameghino 1891a: 137-138, fig. 35.

Brachytherium gradatum Ameghino 1904a: 481-483, fig. 626.

Licaphrium mesopotamiense Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 14-15, lám. 2, fig. 2.

Thoatherium sp. Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 18, lám. 2, fig. 3.

Lophogonodon gradatum Soria 2001: 88, fig. 26.

Lophogonodon paranensis Ameghino 1904a: 527, figs. 628 y 629; 1904b: 147-148; Kraglievich 1934: 41; Soria 2001: 91.

Epitherium paranensis Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 15-17, lám. 1, figs. 7 y 8.

Neobrachytherium ameghinoi Soria 2001 (*partim*: MACN PV14306: 80).

Holotipo: MLP 69-XII-2-4. Fragmento mandibular derecho con dp2-dp4 y m1 en erupción.

Holotipo de *Proterotherium gradatum*: MACN A-5865. Porción de maxilar izquierdo con parte posterior del P1 y P2-P3 completos.

Holotipo de *Lophogonodon paranensis*: MACN A-11000a. DP4 izquierdo aislado.

Holotipo de *Licaphrium mesopotamiense*: MLP 70-I-10-3. Fragmento mandibular izquierdo con p3-m3.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnos: igual que la del género por monotipia.

Material referido:

Dentición superior: Además de los holotipos de los sinónimos, MACN A-5864, M1 ó M2 izquierdo aislado; MACN PV 13189, M1 ó M2 derecho desgastado; MLP 81-XI-29-8, fragmento de maxilar derecho con DP1-DP4; MACN PV 9250, M3 derecho aislado; MACN PV 14303, porción de maxilar derecho con M2 y M3; MACN PV 16009, M1 derecho, M2 (2) izquierdos, M3 derecho e izquierdo; MLP 69-XII-2-11, P3-M1 derechos; FCP-V-M-053, fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2.

Dentición inferior: además de los holotipos de *B. cuspidatum* y *L. mesopotamiense*, MACN PV 4001, fragmento de rama mandibular izquierda con p4-m3; MACN PV 4435, fragmento de rama mandibular izquierda con p4-m3; MLP 12-103a, fragmento de rama mandibular izquierda con p3-m1; MACN PV 13172, fragmento mandibular izquierdo con dp3, dp4 y alvéolo de m1; MACN PV 13173, fragmento mandibular derecho con p3-m2; MACN PV 4433, m1 o m2 izquierdo; MACN PV 9155, dp4 izquierdo; MACN PV 9156, dp4 derecho; MAS PALEO-VERT 400, fragmento mandibular derecho con dp4; MAS PALEO-VERT 401, dp4 derecho; MACN PV 13187, fragmento de rama mandibular derecha con p3-p4; MAS PALEO-VERT 402, fragmento mandibular derecho con p3-m3; MLP 69-XII-2-3 (calcos MACN 4417, MACN A-1465, MLP M-175), fragmento de rama mandibular izquierda con p3-m2; MLP 69-XII-2-6 (calcos MLP M-176 y MACN A-1572), molar inferior m1 o m2 izquierdo aislado; MLP 12-110a, porción rama mandibular derecha con dp3-m1; MLP 12-1483, fragmento de rama mandibular izquierda con p2-m3; MLP 41-XII-13-345, fragmento de rama mandibular derecha con m2-m3; MLP 41-XII-13-348, fragmento de rama mandibular izquierda con p3-m1 y raíz del p2; MLP 52-X-1-72, fragmento de rama mandibular izquierda con p4-m3; MACN PV 1208, fragmento de rama mandibular derecha con talónido de dp3

y dp4 completo; MACN PV 3962, rama mandibular derecha con parte de la rama montante, parte de p2 y p3-m3 completos, muy desgastados; MACN PV 4058, fragmento de rama mandibular izquierda con parte de la sínfisis y p3-m1. Delante del p3 están implantadas las raíces del p2 pero por fractura del material no se observan las del p1; MACN PV 4404, porción mandibular izquierda con m1-m2; MACN PV 4677, fragmento de rama mandibular izquierda con p1-p4; MACN PV 4717, fragmento de rama mandibular derecha con p3-m2; MACN PV 4750, fragmento mandibular izquierdo con m2-m3; MACN PV 14302, fragmento de rama mandibular izquierda con m3 y parte de la rama montante; MACN PV 13171, fragmento de rama mandibular derecha con p4-m2; MACN PV 9249, p4 derecho aislado; CICYTTP PV-M-1-925, fragmento mandibular derecho con m2; MLP 81-XI-29-2, porción mandibular derecha con p3, alvéolos de p2 y p1; MACN PV 3177, fragmento mandibular izquierdo con p4-m1; MACN PV 4747, fragmento mandibular derecho con p3; MACN PV 16009, m1 o m2 derecho aislado; MACN PV 4121, fragmento mandibular derecho con m1 (roto)-m3 muy desgastados; MACN PV 14305, fragmento mandibular derecho con p3-p4; MACN PV 14306, fragmento mandibular izquierdo con p3-m1; MACN PV 9141, fragmento mandibular derecho con parte de m1 y m2-m3; MACN PV 4009, fragmento mandibular derecho con m2 y m3.

Descripción

Dentición superior

Los premolares superiores deciduos (MLP 81-XI-29-8 y MACN A-11000a) tienen el diámetro anteroposterior mayor que el transversal, cúspides linguales más bajas que las labiales y pliegues labiales de paracono y metacono presentes.

El DP1 presenta una sola cúspide labial destacada (paracono) y de los estilos labiales el más marcado es el metastilo. En vista oclusal el diente se ensancha hacia atrás y presenta un cingulo lingual que comienza en la parte anterior y continúa por toda la cara interna del diente.

El DP2 al igual que el anterior tiene una cúspide labial pero se diferencia de aquél en que parastilo y metastilo están más desarrollados. Presenta un borde lingual agudo, no tan basal como en el diente anterior, que alcanza la región del parastilo y forma la pared anterior del diente. Está dividido por un pequeño surco que separa el diente en dos valles, el anterior más estrecho que el posterior.

DP3 y DP4 presentan básicamente la misma morfología. Se diferencian en que el primero es más pequeño y de diámetro bucolingual menor que el anteroposterior. El mesostilo está más desarrollado que el resto de los estilos labiales. Se distinguen protocono, paracónulo y metacónulo unidos por el desgaste y dispuestos en ángulo casi llano (MLP 81-XI-29-8) o recto (MACN A 11000a). Se observa un esbozo de cingulo ántero-lingual en DP3 y bien desarrollado en DP4.

Entre el DP4 de MLP 81-XI-29-8 y el MACN A-11000a hay unas diferencias mínimas en que, en el primero, el metacónulo no está desarrollado completamente y el surco posterolingual no alcanza a separar totalmente al hipocono (característica de los molares superiores de este género), aunque aparta esta cúspide del protocono. Además, MACN A- 11000a es de tamaño mayor (tabla 8.2.1.1).

Entre los premolares superiores, el P2 tiene un contorno triangular, más angosto anteriormente y con el diámetro longitudinal mayor que el transversal. El mesostilo es el único pliegue externo marcado. Lingualmente está dividido en dos lóbulos, el anterior más pequeño que el posterior. P3-P4 tienen un contorno cuadrangular como los molares. En MACN A-5865, el P3 presenta los pliegues labiales del paracono y el metacono marcados; en MLP 69-XII-2-11, P3-P4 tienen los dos pliegues labiales presentes, mientras que en FCP-V-M-053 sólo está desarrollado el pliegue del paracono en el P4.

Los molares superiores M1-M2 presentan el hipocono robusto separado del protocono por un surco póstero-lingual. Pueden tener o no los pliegues labiales del paracono y del metacono marcados. El cingulo ántero-lingual puede prolongarse hasta alcanzar el paracono y formar la pared anterior del diente. Por lo general el protocono es una cúspide de tamaño considerable que ha quedado unida por el desgaste al paracónulo y al metacónulo. El M3 es notablemente más pequeño que

los anteriores, carece de hipocono, presenta el parastilo más marcado que el resto de los estilos y es de contorno trapezoidal con la cara anterior más ancha que la posterior.

El ejemplar FCP-V-M-053 presenta una particularidad en el M1. Esta pieza manifiesta dos cúspides en la región correspondiente al hipocono (lámina 1, fig. 7), cuando lo común es sólo una. Dado que ninguna otra pieza homóloga presenta esta característica se considera una variación individual.

Dentición inferior

Los premolares inferiores deciduos conocidos corresponden a la serie dp2-dp4. El dp2 (MLP 69-XII-2-4), examinado por la cara labial, presenta una cúspide que sobresale y corresponde al protocónido. Visto por la cara interna, presenta en la parte media una columna central correspondiente al metacónido que lo separa en dos regiones: una anterior y otra posterior. La región anterior presenta una bifurcación correspondiente al parastílido y el paracónido. La región posterior manifiesta, apenas por detrás de la columna central, un contrafuerte lingual que se extiende hacia la región posterior del diente y limita una fosa que queda abierta por la parte posterior.

El dp3 manifiesta el alargamiento típico de los premolares definitivos. En MACN PV 1208, la figura del alvéolo donde falta parte del diente indica que el trigónido era más alargado que el talónido. Los ejemplares MLP 69-XII-2-4 y MLP 12-110a presentan el paracónido y el parastílido como cúspides diferenciadas, aproximadamente de la misma altura. Presentan el entocónido y el hipoconúlido unidos en la base. En MLP 12-110a, el cíngulo labial es visible a lo largo de toda la cara externa aunque tiende a desaparecer en el lóbulo posterior y reaparece en la parte posterior del diente. El lingual, en este mismo ejemplar, se observa a la altura del metafléxido. En MACN PV 1208 y MACN PV 13172, el dp3 conserva el talónido y parte del trigónido y el cíngulo labial se aprecia al menos en la base del ectofléxido; el lingual se observa en MACN PV 1208 muy desvanecido a la altura del cono medio y continúa hacia el entofléxido. Los dp4 presentan los lóbulos prácticamente del mismo tamaño (MLP 69-XII-2-4, MACN PV 13172) o en algunos

casos el trigónido apenas más corto que el talónido (MACN PV 1208, MACN PV 9155, MACN PV 9156, MAS PALEO-VERT 400). El metacónido es la cúspide más conspicua. El entocónido y el hipoconúlido están presentes y unidos en la base o por el desgaste como en el caso de MLP 12-110a.

Los cíngulos labiales de los dp3 y dp4 son más conspicuos en el lóbulo anterior (MLP 12-110a, MACN PV 1208, MACN PV 13172, MACN PV 9155, MACN PV 9156, MAS PALEO-VERT 400, MAS PALEO-VERT 401) y en los ectofléxidos (MACN PV 1208 y MACN PV 13172). Los linguales son prácticamente imperceptibles o aparecen débilmente a la altura de los fléxidos (MLP 69-XII-2-4).

Respecto a los premolares inferiores, el único p1 estudiado (MACN PV 4677) presenta dos raíces, es relativamente más pequeño que los demás premolares y muy estrecho buco-lingualmente. Esta pieza se dispone con cierta imbricación con el p2. No se distingue el cíngulo labial y el lingual es visible al menos en el lóbulo anterior.

Los p2 y p3 presentan generalmente el trigónido alargado ántero-posteriormente. El p2 (MACN PV 4677 y MLP 12-1483) tiene una bifurcación en la región anterior del diente muy similar a la que se observa en el p3, que se interpreta como un paracónido lingual y un parastílido de posición más labial. El resto de la morfología es prácticamente la misma que para el dp2.

Los p3 presentan paracónido y parastílido. El ejemplar MLP 81-XI-29-2 difiere del resto en que carece de parastílido, tratándose posiblemente de una variación individual. El trigónido es más estrecho y alargado que el talónido. Vistos por la cara labial, el trigónido está más elevado que el talónido. La presencia del entocónido es variable, al igual que el desarrollo de los cíngulos. Así, en MLP 12-103 a, MLP 69-XII-2-3, MACN PV 3962, MACN PV 4747 y MACN PV 14305, se observa un cíngulo lingual en la base de la región anterior del diente y hacia el cono medio tiende a desaparecer; por la cara labial, aparece un cíngulo tenue en la región anterior, salvo en MACN PV 14305 donde no se observa cíngulo. En MACN PV 4058, MACN PV 13173, MACN PV 13187, MLP 70-I-10-3 y MAS PALEO-VERT 402, el cíngulo lingual es visible pero se adelgaza y tiende a desaparecer a la altura del cono medio. En MACN PV 13173 y MACN PV 13187,

el cíngulo labial sólo se aprecia en el lóbulo anterior y en la base del ectofléxido. En MLP 41-XII-13-348, el cíngulo lingual es apenas perceptible en la base del paracónido, la cara labial presenta apenas unas estructuras festoneadas -como dentículos- que no forman un cíngulo propiamente dicho. En MLP 12-1483, el cíngulo lingual aparece en la base del diente y el labial es apenas perceptible en la región anterior. En MACN PV 14306, el cíngulo labial es visible a lo largo de todo el diente y el lingual en los valles y metacónido donde aparece a modo de dentículos.

Los p4 no tienen parastílido. El talónido es más ancho y largo que el trigónido, aunque en algunos casos pueden tener igual tamaño. El entocónido, por lo general, está presente y unido al hipoconúlido. El metacónido es conspicuo y elevado. Los cíngulos presentan desarrollo variable. En MACN PV 4058 y MLP 12-1483, el cíngulo labial aparece en las regiones anterior, media y posterior pero no en los lóbulos, mientras que el lingual lo hace en la base de los fléxidos. En MACN PV 4677, MACN PV 4417, MACN PV 4717, MLP 41-XII-13-348, MACN PV 14305 y MLP 12-103a, el cíngulo labial es imperceptible y el lingual aparece en la base de los fléxidos, aunque en MLP 41-XII-13-348 y MLP 12-103a este último sólo se aprecia en la base del metafléxido. En MACN PV 9249, el cíngulo labial recorre toda la cara externa mientras que el lingual desaparece a la altura del cono medio. En MLP 70-I-10-3, el cíngulo labial es muy conspicuo y aparece como “festoneado”, el lingual se aprecia en la base de los fléxidos tendiendo a desaparecer a la altura del cono medio.

Los molares inferiores presentan el entocónido cercano o unido al hipoconúlido. El m3, utilizado como pieza diagnóstica por Soria (2001) para diferenciar *Lophogonodon gradatum* de *Neobrachytherium ameghinoi*, presenta el entocónido y el hipoconúlido muy cercanos y unidos en la base o por el desgaste, a diferencia de *N. ameghinoi* que tiene el entocónido libre y con una ubicación más centro-lingual en el talónido, esto es, ocupando parte del espacio correspondiente al entofléxido. La presencia y el desarrollo de los cíngulos, como en los premolares, son muy variables. Por ejemplo, en MACN PV 4435, el cíngulo labial está bien marcado en el lóbulo anterior del m1 y el m2, pero en éste, además,

tiende a desaparecer a la altura del ectoflécido para hacerse conspicuo en la parte posterior del diente. Respecto al cíngulo lingual, en el m1 de MACN PV 4435 recorre toda la cara interna del diente, en el m2 es conspicuo desde la parte anterior hasta la posterior y presenta “dentículos” a la altura del cono medio; en la parte posterior del diente se eleva hasta el hipoconúlido. El m3 presenta una depresión en el lóbulo posterior cuya base está rodeada por un cíngulo lingual poco marcado, también es conspicuo en la cara anterior. En MACN PV 4001, el cíngulo labial está más destacado en el trigónido y en la parte posterior del talónido. El cíngulo lingual en el m1 está presente en la base de los valles y en m2-m3 en la base del metaflécido. En MLP 52-X-1-72, el cíngulo lingual aparece a lo largo de la cara interna, aunque en el m1 está menos marcado a la altura del cono medio. El cíngulo labial está presente en las regiones anterior y posterior de cada molar. En MLP 12-1483, los cíngulos linguales están poco marcados y tendiendo a desaparecer hacia el cono medio. El cíngulo labial está bien marcado en m1; en m2 y m3 tiende a adelgazarse en el lóbulo posterior.

El ejemplar MACN PV 9141 manifiesta un avanzado grado de desgaste que impide la observación de algunos rasgos diagnósticos. No obstante, ciertos caracteres como la unión en el m3 del entocónido al hipoconúlido y la tendencia a formar un tercer lóbulo permiten su asignación a *B. cuspidatum*.

MACN PV 4009 tiene menor grado de desgaste que el resto anterior y el entocónido del m3 no se une al hipoconúlido, pero su posición muy cercana (no central en el talónido como en *N. ameghinoi*), sumado a la curvatura aguda del talónido a la altura del hipocónido, permite determinarlo con reservas como *Brachytherium cuspidatum*.

La mayoría de los molares inferiores presentan cuatro raíces. No obstante, algunos ejemplares (MACN PV 14302, MACN PV 9141, MACN PV 3962 y MLP 70-I-10-3) presentan lo que parece ser una “quinta raíz” correspondiente al lóbulo posterior del m3 conformado por el hipoconúlido. Esta condición coincide con el mayor tamaño de este diente en estos ejemplares.

Discusión

Tal como se comentó al principio de esta sección, el presente estudio revalida la especie *Brachytherium cuspidatum*, anulando la condición de *nomen dubium* establecida por Soria (2001). Esta propuesta se funda en el notable parecido morfológico y métrico que manifiesta el holotipo, fundamentalmente el dp4, con ejemplares inéditos que se han estudiado en este trabajo (MACN PV 9155; MACN PV 9156; MAS PALEO-VERT 400; MAS PALEO-VERT 401) y con el revisado por Delupi de Bianchini y Bianchini (1971), MACN PV 13172, asignado a tal especie. Asimismo, esta dentición decidua se asocia con la de los ejemplares adultos atribuidos fundamentalmente al género *Lophogonodon* (ver lista sinonímica y más abajo). De hecho, los ejemplares MACN PV 9155, MACN PV 9156 y MACN PV 13172 habían sido determinados preliminarmente como *Lophogonodon gradatum* (Schmidt y Cerdeño, 2009). Entre los ejemplares que Soria (2001) reconoce como *L. paranensis*, dos de ellos presentan dientes deciduos (MLP 12-110a; MACN PV 1208) de tamaño mayor, pero semejantes morfológicamente a los mencionados más arriba (MACN PV 9155; MACN PV 9156; MAS PALEO-VERT 400; MAS PALEO-VERT 401 y MACN PV 13172).

Hasta la fecha, entre los proterotéridos del Mioceno tardío, sólo se ha asignado un diente inferior deciduo a *Proterotherium cervioides* (un posible dp4) por su tamaño notablemente pequeño y su correlación con el holotipo MLP 69-XII-2-9 (Soria, 2001) (tabla 8.2.1.2), por lo que no hay mayor posibilidad de comparación de los dientes deciduos reconocidos.

Los ejemplares adultos que se relacionan con estos deciduos presentan caracteres morfológicos homogéneos que no apoyan la diferenciación específica defendida por Soria (2001) para el género *Lophogonodon*.

Lophogonodon y su especie tipo, *L. paranensis*, son erigidos por Ameghino (1904) a partir de un molar superior aislado procedente de las barrancas del río Paraná. Delupi de Bianchini y Bianchini (1971: 7) no localizaron ese material y, basándose en las descripciones de Ameghino (1904) y en las medidas publicadas más tarde (Ameghino, 1906), proponen un neotipo (MLP 69-XII-2-11), estableciendo su sinonimia a nivel genérico con *Epitherium* Ameghino 1888a de la

Fm. Monte Hermoso. También agregan que el resto descrito por Ameghino (1886) como *Proterotherium americanum* (Bravard 1858) podía ser el mismo que utiliza después Ameghino para determinar *L. paranensis*.

Si bien Kraglievich (1934: 41) pone en duda la validez de *Lophogonodon* por estar fundado en un molar superior aislado y Pascual (1966: 162), en un pie de página, considera que *Lophogonodon* (junto con *Epitherium*) es sinónimo de *Brachytherium*, Soria (2001) concluye que tanto *Lophogonodon* como su especie tipo son válidos. Tras encontrar el holotipo de *L. paranensis*, que no estaba ingresado en la colección del MACN, Soria (2001) lo incorpora como MACN-A 11000a, anulando la propuesta del neotipo antes comentado. Sin embargo, considera que MACN-A 11000a no es suficientemente ilustrativo y determina como paratipo de *L. paranensis* el ejemplar MLP 69-XII-2-11 (en su trabajo está indicado erróneamente MLP 69-XII-3-4). Esta acción es formalmente incorrecta, de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, ya que tal ejemplar no forma parte de la serie tipo del taxón (Schmidt, 2011). La localización del holotipo de *L. paranensis* y la comprobación de las figuras publicadas correspondientes deja sin efecto la observación de Delupi de Bianchini y Bianchini (1971) respecto a que el material utilizado por Bravard (1858) para fundar *A. americanum* pueda ser el que le sirve a Ameghino para crear *L. paranensis* (Schmidt, 2011).

Lophogonodon gradatum resulta de la asignación a este género de la especie *Proterotherium gradatum* Ameghino, 1891, fundada sobre un fragmento de maxilar izquierdo (MACN A-5865) con parte del P1, P2 y P3 (Soria, 2001).

Como se ha mencionado más arriba, la presente revisión de este material entrerriano permite considerar un solo taxón en el que se manifiesta una diferencia significativa de talla. Entre los vertebrados, y en particular los mamíferos, muchas veces las diferencias de tamaño son indicadoras de dimorfismo sexual (Short and Balaban 1994, en Loison *et al.* 1999; McDonald, 2006). Los ruminantes muestran con frecuencia dimorfismo sexual en el tamaño corporal, los cuernos y el desarrollo de los caninos superiores cuando están presentes.

En el registro fósil, las diferencias en el tamaño y caracteres osteológicos como los mencionados también son susceptibles de utilizarse como indicadores de dimorfismo sexual (McDonald, 2006). Este dimorfismo permite realizar inferencias de comportamiento y estructura social, al tiempo que tiene importantes implicancias taxonómicas, ya que la existencia de una especie fósil que presenta dimorfismo sexual puede derivar en la identificación incorrecta de dos especies distintas o subespecies en lugar de un solo taxón (Kurtén, 1969). Existen diferentes trabajos que confirman la presencia de dimorfismo sexual en mamíferos fósiles. Mead (2000) reconoce dimorfismo sexual en el género *Teleoceras* Hatcher 1894, un rinoceronte mioceno de América del Norte y subraya que la característica dimórfica más destacable es el diámetro del i2. Deng (2005) reconoció machos y hembras a partir de diferencias craneales en rinocerontes del Mioceno tardío de China. Un estudio en gacelas (Andrés *et al.*, 2008) apoya este dimorfismo y, a través de análisis estadísticos (PCA), encuentran diferencias craneales y postcraneales en tres especies de estos artiodáctilos. Sánchez *et al.* (2010) también consideran otro caso de dimorfismo sexual en artiodáctilos africanos del género *Prolibytherium* Arambourg 1961 (Ruminantia) del Mioceno temprano en base a los apéndices frontales que presentan estos animales. Análisis morfométricos recientes en el ciervo mioceno *Dicrocerus elegans* Lartet, 1837 (Azanza *et al.*, 2011) muestran una clara separación entre los morfotipos atribuidos a machos y hembras.

Para el caso particular de los ungulados nativos sudamericanos, dentro de los Notoungulata, Madden (1990: 122; 1997: 350) reconoce un dimorfismo sexual a partir de la variación morfológica de los I2 en los toxodóntidos del género *Pericotoxodon*.

Entre los litopternos de la familia Proterotheriidae, la posibilidad de considerar la diferencia de tamaño como reflejo de un dimorfismo sexual ha sido planteada por Scott (1910) y Soria (2001) para especies santacrucenses. Así, por ejemplo, el mayor tamaño de *Diadiaphorus robustus* Ameghino 1894 respecto a *D. majusculus* Ameghino 1887, sumado a otras diferencias morfológicas como la separación de los incisivos internos inferiores y la falta de diastema entre los

incisivos externos y los caninos, es considerado un caso de dimorfismo sexual, correspondiendo el mayor tamaño a los machos (Soria, 2001: 70). Un caso similar se presenta para *Tetramerorhinus lucarius* Ameghino 1894: Soria (2001: 47) considera como sinónimo de *T. lucarius* a *Licaphrium proclivum* Ameghino 1894 e interpreta que las diferencias en la presencia o ausencia de diastema se deben al dimorfismo sexual reflejado en el tamaño de los incisivos externos, que serían más gráciles y pequeños en las hembras, dando lugar al mencionado diastema. Para *Thoatherium minusculum*, el mismo autor sostiene que existen diferencias de tamaño más acentuadas que en otras especies de otros géneros y se repite la presencia de individuos con incisivos inferiores externos de diferente tamaño.

Entre los proterotéridos de Entre Ríos asignados previamente al género *Lophogonodon*, ninguno de los restos mandibulares conserva la sínfisis con sus piezas dentarias anteriores. Sólo cinco restos (MACN PV 3177, MACN PV 4058, MACN PV 4677, MACN PV 4747, MLP 81-XI-29-2) mantienen un segmento de la sínfisis, pero sin caninos ni incisivos, por lo que no se puede verificar el tipo de dimorfismo reconocido en los tres géneros santacrucenses. No obstante, sostener la presencia de dos especies del mismo género en la Fm. Ituzaingó en base únicamente a la diferencia de tamaño entre ellas, cuando no manifiestan variabilidad morfológica alguna, no resulta plenamente justificado. Sería factible pensar en variabilidad intraespecífica en términos de diferente grado de desarrollo ontogenético. No obstante, el grado de desgaste significativo que presentan la mayoría de los restos asignados a la especie de tamaño menor ("*Lophogonodon gradatum*") indica que se trata de individuos adultos, anulando dicha propuesta. Por lo tanto, el hecho de que no se observen diferencias morfológicas significativas permite pensar que el distinto tamaño entre *L. paranensis* y *L. gradatum* se debe a la existencia de dimorfismo sexual intraespecífico, tal como se ha propuesto para otros proterotéridos. Los resultados de análisis discriminantes con diferentes variables dentarias apoyan esta hipótesis (Fig. 18). En consecuencia, se considera que *Lophogonodon paranensis* y *L. gradatum* son sinónimos. A la vez, se integran en el mismo taxón los restos de dentición decidua que incluyen al holotipo de *B. cuspidatum*; por tanto, como este taxón tiene

prioridad, *Lophogonodon* resulta sinónimo de *Brachytherium* y ambas especies de *Lophogonodon* son sinónimas de *B. cuspidatum*.

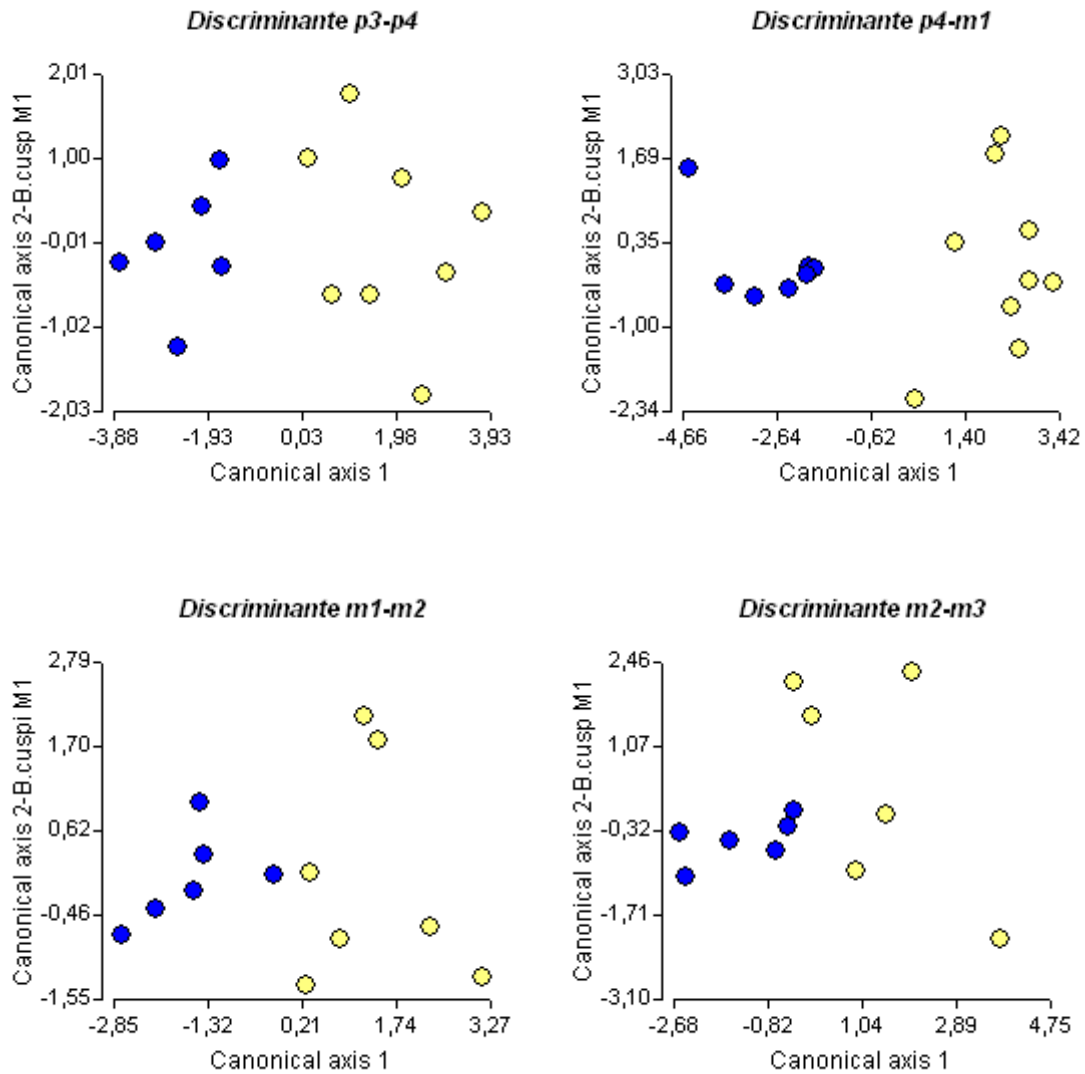


Fig. 18. Análisis discriminante de dientes inferiores de *Brachytherium cuspidatum*. Los puntos azules y amarillos indican la separación en dos grupos dentro de la misma especie.

Soria (2001) incluye en *Lophogonodon gradatum* el molar superior derecho MACN PV 13189 (descrito como *Thoatherium* sp. por Delupi de Bianchini y Bianchini, 1971), basado en la semejanza de dicho ejemplar con MACN A-5864. El molar MACN PV 13189 es parecido morfológicamente a ejemplares de *Thoatherium minusculum* con igual desgaste (MACN A-9043; MACN A-2996; MLP 3682): similar desarrollo de los estilos labiales, del paracónulo, del cíngulo ántero-lingual y de la foseta posterior. Sin embargo, MACN PV 13189 presenta pliegues labiales de paracono y metacono, ausentes en *T. minusculum*, y el cíngulo anterolingual es comparable al del P3 del holotipo de *P. gradatum* (MACN A-5865). La unión del protocono al hipocono en MACN PV 13189 no es muy marcada y en MACN A-5864 se puede observar que dichas cúspides están separadas ya que la pieza presenta menos desgaste. Por este mismo motivo, la foseta circular posterior que se aprecia en MACN PV 13189 está ausente en MACN A-5864, pero sí aparece en MACN A-5865, aunque no ha quedado totalmente aislada como en aquél. Por todo esto, se considera que MACN PV 13189 puede corresponder a *Brachytherium* y no justifica por sí solo la presencia de *Thoatherium* en Entre Ríos. Los restos postcraneales revisados (ver más abajo) tampoco reflejan la existencia de este proterotérico monodáctilo.

Brachytherium cuspidatum comparte caracteres con *Neobrachytherium intermedium*, *Thoatheriopsis mendocensis* y *Epitherium laternarium* Ameghino 1888, como el surco profundo posterolingual que separa el protocono del hipocono en M1-M2, la presencia del metacónulo en el P3 y el M3, de hipocono en P3 y P4 y de cíngulos labiales en los molares superiores (visibles también en *Eoauchenia primitiva* Ameghino, 1888). A su vez, *B. cuspidatum*, al igual que *T. mendocensis*, *N. ameghinoi*, *E. laternarium* y *Eo. primitiva*, tiene el parastilo más desarrollado que el mesostilo en M1-M3 (M1 y M3 en *N. ameghinoi*), mientras que en *N. intermedium* el mesostilo es el más desarrollado.

En *Brachytherium cuspidatum*, los pliegues labiales del paracono y del metacono aparecen poco desarrollados, mientras que no se observan en *T. mendocensis*, *N. intermedium*, *E. laternarium* y *Eo. primitiva*. *Brachytherium*

cuspidatum carece de hipocono en el M3, se observa claramente en *T. mendocensis* y *N. intermedium* y aparece reducido en *N. ameghinoi*.

El ejemplar MLP 81-XI-29-2 de *B. cuspidatum* comparte con el p3 de *Epecuenia thoatherioides* Cabrera, 1939 (MLP 37-III-7-4), del Huayqueriense de Buenos Aires, la ausencia de bifurcación anterior en el trigónido. No obstante, se diferencian por la forma del talónido, más triangular en *E. thoatherioides* y no tan aguda en *B. cuspidatum*, y por el cíngulo labial, más desarrollado en el primero y restringido a la región anterior en el segundo.

La altura de la corona de los molares inferiores de *B. cuspidatum* (y del resto de los taxones entrerrianos) es relativamente más baja (mesodonta) que la de *Diplasiotherium robustum* Rovereto, 1914 de Monte Hermoso (hipsodonta). Además, esta última especie presenta lófidios más gruesos que las especies huayquerienses (salvo *Diplasiotherium pampa* Soria, 2001, de Salinas Grandes de Hidalgo, La Pampa) y el entocónido del m3 agudo y proporcionalmente más pequeño respecto al de otros proterotéridos que presentan esta cúspide (Soria, 2001).

Las conclusiones respecto al taxón tratado consisten en revalidar a *Brachytherium cuspidatum*, antes considerado *nomen dubium* por Soria (2001). Asimismo, las diferencias de tamaño -pero no morfológicas- entre *Lophogonodon paranensis* y *L. gradatum* son interpretadas como un dimorfismo sexual intraespecífico y ambos taxones son considerados sinónimos entre sí y de *B. cuspidatum*.

Neobrachytherium Soria 2001

Brachytherium (*partim*) Ameghino 1885: 105; 1886: 153-155; 1889: 561; 1894b: 269; 1904a: 481-482; (*non* Ameghino 1883); Lydekker 1894: 61 (como sinónimo de *Proterotherium*); Riggs y Patterson 1939: 155-156; Lavocat 1958: 43;

Pascual 1966: 162; Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 10-11; Paula Couto 1979: 368.

Licaphrium Moreno y Mercerat 1891: 234 (*non Ameghino nec auct.*).

Proterotherium Rovereto 1914: 50 (*non Ameghino nec auct.*).

Especie tipo: *Licaphrium intermedium* Moreno y Mercerat 1891.

Distribución geográfica y estratigráfica: provincias de Catamarca, San Juan, Mendoza, Entre Ríos, La Rioja y Buenos Aires (Edades mamífero Chasicuense a Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno). Formaciones Corral Quemado, Ullum, Huayquerías, Ituzaingó, Salicas y Arroyo Chasicó.

Diagnosis enmendada (a partir de Soria, 2001): Premolares y molares con un grado de braquiodoncia semejante a *Brachytherium* y *Thoatheriopsis*; más hipsodontes que en *Proterotherium*, pero menos que en *Epitherium* y *Eoauchenia*. Yugales superiores de contorno cuadrangular. Parastilo y mesostilo más desarrollados que metastilo. Surco anteroposterior profundo. M1-M2 con metacónulo menos desarrollado que en *Brachytherium*. Metacónulo en M3 presente o no. M3 con hipocono a diferencia de *Brachytherium*. Molares inferiores con paracónido cercano al metacónido. Entocónido del m3 unido o no al hipoconúlido. *Cristida oblicua* en m3 cerrando a la altura del metacónido o del metalófido.

Neobrachytherium ameghinoi Soria 2001

Lámina 4

Neobrachytherium ameghinoi Soria, 2001: 80, fig. 20.

Brachytherium cuspidatum (*partim*) Ameghino, 1885: 105-110; 1889: 561-565 (*partim*), lám. 23, figs. 20 y 21; 1904a: 481-482 (*partim*), fig. 625 y 627 (*non* Ameghino, 1883); Pascual, 1966: 162 (lámina 71, B).

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Holotipo: MACN PV 14308, fragmento mandibular derecho con p4-m3.

Diagnosis enmendada (a partir de Soria, 2001): Molares superiores de contorno cuadrangular y sin pliegues labiales del paracono y metacono. El cíngulo anterolingual define una foseta anterior similar a la de *N. morenoi*, pero diferente de *N. intermedium*, donde es un reborde plano. Protocono unido al paracónulo en una superficie continua. Metacónulo reducido y unido a la conjunción protocono-hipocono, a diferencia de *N. intermedium* que presenta protocono e hipocono separados por un surco profundo. M3 trapezoidal con metacónulo e hipocono reducidos, a diferencia de *N. intermedium*, cuyo hipocono está más desarrollado. Molares inferiores de tamaño apenas mayor que los más pequeños de *B. cuspidatum*. El m3 con entocónido bunoides separado del hipoconúlido y posición central, a diferencia de *N. ullumense*, donde el entocónido está más cercano al hipolofúlido, y de *N. intermedium* donde está conectado al hipoconúlido por una cresta. La crístida oblicua en el m3 descansa sobre el metalófido.

Material referido:

Dentición superior: calco MLP M-177 (y MACN-A 1401-03), M1 ó M2 izquierdo aislado; calco MLP M-178, M3 aislado; MACN PV 9150, M1 ó M2 derecho aislado; MACN PV 13212, M1 ó M2 izquierdo aislado.

Dentición inferior: el holotipo y MACN PV 2619, fragmento de rama mandibular izquierda con m3; MACN PV 3998 y 3999, m3 y m2 izquierdos aislados, posiblemente del mismo individuo; MACN PV 13164, fragmento mandibular izquierdo con m3; MACN PV 4748, fragmento mandibular izquierdo con m1-m3; MLP 12-102a, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3; MLP 69-XII-2-5, fragmento mandibular izquierdo con talónido del p4, m1-2; MLP 37-III-10-2, fragmento de rama mandibular izquierda con m2-m3.

Descripción

Dentición superior

Los molares superiores de *N. ameghinoi* presentan contorno cuadrangular, carecen de pliegues labiales de paracono y metacono y las paredes linguales son verticales. El M1 ó M2 MLP M-177, con poco grado de desgaste, presenta el protocono unido al paracónulo en una superficie continua. El metacónulo está reducido y unido a la conjunción protocono-hipocono, por lo que el surco pósterolingual no separa al hipocono como en *Brachytherium*. El valle del trígono es profundo. El paracónulo se prolonga anterolabialmente y el cíngulo anterolingual delimita una depresión. Los ejemplares MACN PV 9150 y MACN PV 13212 presentan tal grado de desgaste que es imposible diferenciar cúspides en la superficie oclusal. No obstante, se observa el parastilo con mayor desarrollo y más separado del mesostilo y el metastilo; la presencia de un cíngulo anterolingual y de una pequeña foseta central y otra posterior; el contorno cuadrangular y el desarrollo de cíngulos labiales.

El M3 MLP M-178 presenta también el parastilo más desarrollado que los otros estilos labiales. Es de contorno trapezoidal, con la parte anterior mayor que la posterior. Se ha formado una superficie de desgaste entre protocono, paracónulo y metacónulo. A diferencia de *Brachytherium*, presenta el hipocono reducido y un tamaño mayor.

Dentición inferior

Los dientes inferiores atribuibles a *Neobrachytherium* son escasos. Se desconocen, hasta el momento, ejemplares con molares deciduos de esta especie. De los premolares solo existen dos especímenes con el p4 (MACN PV 14308, MLP 12-102a). Este diente presenta el lóbulo posterior más ancho que el anterior, el metacónido elevado y el entocónido conspicuo, unido al hipoconúlido por la base. Los cíngulos presentan desarrollo variable. En MACN PV 14308, el labial es apenas distinguible y el lingual aparece en la base de los valles. En MLP 12-102a, el cíngulo labial bordea la cara externa y se adelgaza en el lóbulo posterior.

Los molares inferiores de *Neobrachytherium ameghinoi* presentan entofléxidos amplios, ectofléxidos poco profundos y una característica fundamental que lo diferencia de *Brachytherium*: la ubicación del entocónido en el m3, que es independiente del hipoconúlido, ocupando la región central en el entofléxido. El desarrollo de los cíngulos varía entre los ejemplares e inclusive dentro de un mismo ejemplar al igual que en *Brachytherium*. Así, en MACN PV 14308, el cíngulo labial se destaca en el lóbulo anterior de toda la serie p4-m3 y aparece como “festoneado”, mientras que el lingual lo hace a la altura de los valles. En MACN PV 4748, el cíngulo labial aparece también en todas las piezas de la serie, pero en el m2 tiende a desaparecer en el lóbulo posterior; el lingual es más conspicuo en la base del valle anterior y en m2 y m3 aparece un cíngulo posterior. En MLP 12-102a, los cíngulos labiales son conspicuos a lo largo de la serie, pero en el m3 tiende a desaparecer en el lóbulo posterior y hay cíngulo distal. En MACN PV 2619, MACN PV 3998 y MACN PV 13164, el desarrollo de los cíngulos varía. En el primero, son más conspicuos en la región anterior y posterior del diente; en el segundo, el cíngulo bordea todo el diente; y en el tercero, tiende a desaparecer a la altura del hipoconúlido.

El espécimen MLP 37-III-10-2 difiere de otros restos asignados a *N. ameghinoi* por su mayor robustez, pero la morfología lo separa de los especímenes más grandes de *B. cuspidatum*. Este ejemplar manifiesta el entocónido del m3 considerablemente separado del hipoconúlido, característica

propia de los ejemplares asignados a *Neobrachytherium ameghinoi*. Tanto m2 como m3 presentan los cíngulos anterior, labial y posterior desarrollados, aunque más destacados en m3; el cíngulo lingual aparece a nivel de los fléxidos.

Discusión

El género *Neobrachytherium* es el resultado de una situación particular de sinonimias propuestas por Soria (2001) que le llevan a fundar un nuevo género a fin de no crear confusión entre los ya existentes, puesto que en él incluye material asignado previamente a *Brachytherium*, *Licaphrium* y *Proterotherium*. Añade, además, la posibilidad de que *Epecuenia* —del Mioceno tardío de Buenos Aires (Fm. Epecuén)— sea el género válido para todas las especies asignadas por él a *Neobrachytherium*, dado que aquél se basa en material postcraneano sin dentición asociada y los huesos presentan semejanzas con restos homólogos asignados a *N. intermedium*.

Soria (2001) reconoce cuatro especies de *Neobrachytherium*: *N. intermedium* (Moreno y Mercerat, 1891) y *N. morenoi* (Rovereto, 1914), del Montehermosense de Catamarca (Fm. Corral Quemado), *N. ameghinoi* del “Mesopotamiense” (Fm. Ituzaingó) de Entre Ríos y *N. ullaumense* Soria, 2001 del Chasicuense de San Juan (Fm. Loma de las Tapias), reconocido también en Arroyo Chasicó (Buenos Aires; Cerdeño, 2003); también reconoce *Neobrachytherium* sp. en la Fm. Huayquerías de Mendoza a partir de un material craneal muy deteriorado asociado a restos postcraneales (MACN PV 8477). Recientemente, Brandoni *et al.* (2012), reconocieron la presencia del género en la Formación Salicas (La Rioja), unidad considerada de Edad Miocena tardía.

Los M1 ó M2 de *N. ameghinoi* (MLP M-177, MACN PV 9150, MACN PV 13212) presentan un contorno cuadrangular similar al de *N. ullaumense* (MCNAM PV-3222: fragmento de maxilar izquierdo con parte del P4, M1–M3) y *Neobrachytherium* sp. de Salicas (CRILAR Pv 429: P3–M1 derechos y P3 izquierdo). El cíngulo anterolingual delimita una foseta semejante a la que se aprecia en *N. morenoi*. En *N. intermedium*, en cambio, este cíngulo se manifiesta más desarrollado y como un reborde más bien plano. Además, en *N. ameghinoi*

está restringido a la región anterior del diente, como en *N. ullumense*, mientras que en *N. morenoi* y *N. intermedium* se extiende hasta casi la base del protocono. La concavidad entre el parastilo y el mesostilo es similar a la de *N. ullumense*. En todas las especies de *Neobrachytherium*, el surco posterolingual está interrumpido por el metacónulo en mayor o menor medida.

Respecto del M3, en *N. ameghinoi* (MLP M-178), el parastilo se destaca por sobre los otros estilos al igual que en *N. ullumense* y *N. intermedium*. *N. ameghinoi* y *N. intermedium* poseen metacónulo, a diferencia de *N. ullumense*.

Uno de los ejemplares asignados a *N. ameghinoi* es el ilustrado por Ameghino (1904: fig. 627) como *Brachytherium americanum* (Bravard 1858), pero que no coincide con el original de *Anoplotherium americanum* Bravard 1858, redibujado por Ameghino (1889: lám. 33, fig. 16). Aquel ejemplar es considerado aquí correspondiente a los calcos MACN PV 4413 y MLP M-178, que es figurado también por Pascual (1966: lám. 71, fig. B) como *B. cuspidatum*. Pascual, al igual que Ameghino (1904), lo refiere a un M3, aunque Ameghino (1889) y la ficha del calco MLP M-178 indican un P4?. En esta revisión, se considera que MLP M-178 corresponde efectivamente a un M3 izquierdo de *Neobrachytherium ameghinoi*, lo que supone el primer M3 reconocido para esta especie. Esta identificación se basa en la comparación con ejemplares de otras especies del Mioceno tardío-Plioceno, tales como *B. cuspidatum* (MACN PV 14303; MACN PV 9250; MACN PV 16009), *Thoatheriopsis mendocensis* (MLP 81-XI-28-1), *N. intermedium* (PVL 3152; FMNH P 14500 y MACN PV 8430), *N. ullumense* (MCNAM PV-3222) y *Epitherium laternarium* Ameghino 1888 (MACN PV 8001). Los M3 pertenecientes a estas especies manifiestan un contorno trapezoidal, con el parastilo más marcado que los otros estilos y la parte anterior mayor que la posterior. No se conocen M3 atribuidos a *Neobrachytherium morenoi*.

Respecto a los molares inferiores, *N. ameghinoi*, *B. cuspidatum* y *E. laternarium* comparten el paralófidio de m1-m2 desarrollado y terminado lingualmente. No obstante, el m1 de *N. ameghinoi* y *B. cuspidatum* carece de una fosétida central circular en el trigónido, entocónido unido a la crístida oblicua por

un entolófido y trigónido de contorno labial redondeado tal como se observa en *E. laternarium* (MACN A-211).

Por otro lado, *N. ameghinoi* manifiesta una particularidad en el m3: el entocónido bunoide y central en el entofléxido. En *N. ullaumense* (MCNAM PV-3223), si bien está separado del hipolófido, no ocupa una posición central como en aquél y el trigónido es más cerrado. Para *N. intermedium*, Soria (2001) indica que el m3 tiene el entocónido unido al hipoconúlido por una cresta lingual. Esta característica es observable en el holotipo MLP 12-316 (actualmente extraviado), según el esquema figurado por Soria (2001), pero no ocurre lo mismo en los ejemplares FMNH P 14500 (calco depositado en el Museo de La Plata) y MACN PV 8434 (que sólo conserva el talónido); en ellos, el entocónido está separado del hipoconúlido y ocupa una posición más lingual que en *N. ullaumense*. Los restos dentarios inferiores de *N. morenoi* no conservan el m3, pero una particularidad del m1 (PVL 3196: dp4-m1 izquierdos) es que presenta un pequeño parastílido no observado en ninguna otra especie de proterotérico. Este rasgo podría ser una variante individual tal como señala Soria (2001). En los m3 de *N. ameghinoi* y *N. intermedium*, la *crístida oblicua* cierra sobre el metalófido; en *N. ullaumense* y *Diplasiotherium pampa*, en cambio, lo hace a la altura del metacónido. Los molares inferiores de *N. ameghinoi* presentan los lófidos menos robustos y los fléxidos más abiertos que los de *N. intermedium* y *D. pampa* (fundamentalmente el ectofléxido en el caso de esta última especie).

Las medidas indican que la especie entrerriana apenas supera en tamaño a las otras tres del mismo género. A su vez, *N. intermedium* es apenas mayor que *N. morenoi* y *N. ullaumense* (tabla 8.2.1.2).

Se ha revisado un calco, MACN PV 18984, procedente de la parte superior de la Fm. Corral Quemado (Montehermosense) de Catamarca, que Soria (2001) determina como *Neobrachytherium* aff. *N. intermedium*. El ejemplar consiste en un fragmento de maxilar izquierdo con P3 en erupción, M1 casi completo y M2 incompleto, en erupción. La pieza comparte con otros especímenes asignados a *N. intermedium* los estilos labiales desarrollados, el metacónulo unido al protocono, el hipocono separado del protocono dejando un surco profundo y el

cíngulo anterolingual no unido al protocono. Estos rasgos permiten considerarlo, sin dudas, como *N. intermedium*.

En cuanto a los restos de la Fm. Huayquerías atribuidos a *Neobrachytherium* sp. (MACN PV 8477; Soria, 2001), tanto la mandíbula como el maxilar presentan las piezas dentarias muy gastadas, lo que impide reconocer carácter diagnóstico alguno. Los límites entre las piezas dentarias superiores no están definidos consecuencia del avanzado desgaste y de la restauración con un adhesivo amarillento-verdoso. Es posible apreciar, no obstante, que todos los dientes son más anchos que largos (tabla 8.2.1.1) y que los P3, P4, M1 y M3 izquierdos y el M3 derecho presentan un cíngulo labial. Por la cara lingual se aprecia un cíngulo anterolingual en el M1 izquierdo que no alcanza la base del protocono, característica común entre las cuatro especies de *Neobrachytherium*. La propiedad indicada por Soria (2001) respecto a la estrechez de la mandíbula también es compartida con *N. morenoi* (MACN PV 8431). Finalmente, los restos postcraneales asociados a MACN PV 8477 coinciden en talla y morfología con aquellos homólogos asignados a *N. intermedium* (Soria, 2001). Por lo expuesto, no es posible determinar *a priori* a cuál de las especies de *Neobrachytherium* corresponde MACN PV 8477, y se mantiene la denominación otorgada por dicho autor.

Proterotherium Ameghino, 1883b

Proterotherium Ameghino 1883b: 291-293; 1886: 160-164; 1889: 556-558 (*partim*); Kraglievich 1940a: 539; Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 7.

Especie tipo: *Proterotherium cervioides* Ameghino.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis enmendada (a partir de Soria, 2001): estilos labiales en P4-M2 con desarrollo moderado. Pliegues labiales del paracono y metacono conspicuos en todas las piezas, menos marcado el del metacono en el M2. Surco anteroposterior no interrumpido por el metacónulo, recordando a *Paramacrauchenia*. P4-M2 con cíngulo anterolingual extendido anteriormente. P4-M1 con metacónulo bunoide y débil, asociado al protocono, más lingual y reducido que en *Brachytherium*. M2 con metacónulo en forma de cresta, asociado al protocono. P4-M2 con un surco posterolingual que separa al hipocono del protocono, recordando a *Brachytherium*, *Tetramerorhinus* o *Thoatheriopsis*. M1-M2 con hipocono proyectado hasta la base del metastilo formando la pared posterior del diente.

Proterotherium cervioides Ameghino 1883b

Lámina 5

Proterotherium cervioides Ameghino 1883b: 291-293; 1886: 160-164; 1889: 558-559, lám. 71, fig. 14, lám. 72, fig. 2; 1904a: 480-481, fig. 624; Delupi de Bianchini y Bianchini 1971: 8, lám. 1, figs. 3 y 4; Soria 1981: 49-50; 2001: 87, fig. 25.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. "Mesopotamiense", base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Holotipo: MLP 69-XII-2-9, resto de maxilar izquierdo con P4-M2 y M3 en erupción.

Diagnosis: igual que la del género por monotipia.

Material referido: superiores: el holotipo. Inferiores: MACN PV 2631, dp4? izquierdo. Postcráneo: MACN PV 4204, astrágalo izquierdo.

Descripción: el holotipo presenta dientes de corona braquiodonte con pliegues labiales marcados (menos marcado el del metacono en el M2) y sin cíngulo labial. La serie P4-M2 tiene los estilos moderadamente desarrollados, protocono e hipocono separados dejando un surco profundo como en *Brachytherium* y el cíngulo anterolingual no unido al protocono. El P4 y el M1 presentan un metacónulo bunoide y débil asociado al protocono. El surco anteroposterior en P4-M2 no está interrumpido por el metacónulo, similar a lo que sucede en *Paramacrauchenia* (Soria, 2001). Esta serie también presenta un surco posterolingual que separa al hipocono del protocono, al igual que en *Brachytherium*, *Tetramerorhinus* o *Thoatheriopsis*. Los M1-M2 presentan el hipocono proyectado hasta la base del metastilo formando la pared posterior del diente. En MACN PV 2631 (dp4?) los valles linguales tienen la misma profundidad y diámetro bucolingual y los bordes externos pronunciados. El paracónido está desarrollado y el entocónido presente. El ectofléxido es amplio y el cíngulo labial más visible que el lingual.

El astrágalo (MACN PV 4204) presenta la tróclea ligeramente asimétrica con la cresta medial mayor que la lateral. En vista dorsal, una fosa cóncava se ubica en la base del cuello aunque algo desplazada hacia el costado externo. La articulación distal es convexa, con una expansión medial orientada lateralmente. En vista ventral, la faceta sustentacular es ligeramente convexa y en vista lateral externa la faceta ectal es muy cóncava.

Discusión

Ameghino (1883b) dio a conocer el género *Proterotherium* y su especie tipo, *P. cervioides*, a partir de un resto de maxilar izquierdo con P4-M2 y M3 en erupción (MLP 69-XII-2-9), procedente del “Mesopotamiense” de Entre Ríos.

Delupi de Bianchini y Bianchini (1971) realizaron una detallada descripción de este material y mencionaron varias diferencias morfológicas por las cuales deberían separarse las especies santacrucenses asignadas hasta ese momento a *Proterotherium* de la especie de Entre Ríos. Este mismo criterio fue compartido por Soria (1981, 2001), quien comprobó que los caracteres dentarios de *P.*

cervioides estaban más cerca de las especies oligocenas como *Lambdaconus lacerum* y *Paramacrauchenia scamnata* que de las especies santacrucenses, incluyendo estas últimas en tres géneros distintos: *Tetramerorhinus* Ameghino 1894, *Anisolophus* Burmeister 1885 y *Thoatherium* Ameghino 1887 (Soria, 2001).

Las características del holotipo (MLP 69-XII-2-9) permiten diferenciar a *P. cervioides* de las otras especies de Entre Ríos. Los pliegues labiales están mucho más marcados; *Brachytherium cuspidatum* los manifiesta, pero con un grado de desarrollo notablemente menor. Las coronas son más bajas respecto a *B. cuspidatum* y *Neobrachytherium ameghinoi*. El metacónulo es lofoide en M1-M2 y está unido al protocono; esta cúspide es bunoide en *B. cuspidatum* y permanece aislada; en *N. ameghinoi* (MLP M- 177, M1), el metacónulo aparece reducido y unido a la conjunción protocono-hipocono, siendo difícil determinar su forma. MLP 69-XII-2-9 comparte con *B. cuspidatum* y *N. ameghinoi* la presencia del metacónulo en el M3. En M1-M2, el hipocono está separado del protocono por un surco lingual al igual que en *B. cuspidatum* y *Diadiaphorus eversus* (M1?).

El astrágalo MACN PV 4204, asignado a *P. cervioides* por Soria (2001), había sido determinado previamente por Delupi de Bianchini y Bianchini (1971) como *Thoatherium* sp. La morfología de este astrágalo no difiere en general de la del resto de los proterotéridos y es su tamaño pequeño lo que indujo a Soria a cambiar su atribución taxonómica. Efectivamente, las medidas tomadas de diferentes ejemplares asignados a *T. minusculum* (tabla 8.2.2) indican que MACN PV 4204 es apenas menor que esta especie.

Una curiosidad digna de destacar es que el género *Proterotherium*, tipo de la familia, cuenta con una sola especie en Entre Ríos, representada por restos muy escasos.

Para el Mioceno tardío-Plioceno de Uruguay, Kraglievich (1940a) reconoció *Proterotherium berroi* a partir de un fragmento distal de húmero izquierdo (MPCN 1554, Col. Berro). Sin embargo, la pertenencia de este espécimen al género *Proterotherium* no está justificada y se mantiene la propuesta de Soria (2001) y

Schmidt (2011) de que *P. cervioides* es la única especie del género. El ejemplar MPCN 1554 se discute en la sección correspondiente al material postcraneano.

Diadiaphorus Ameghino 1887

Diadiaphorus Ameghino 1887: 20; 1889: 566; 1891a: 297; 1891b: 345; 1894a: 301; 1894b: 265; 1904a: 64, 473, 479, 484, 485, 488 y 489; Zittel 1893: 264-265; Lydekker 1894: 58; Gaudry 1906: 22-23; Scott 1910: 21-31; 1937: 562; Loomis 1914: 30-31; Simpson 1932: 3; Lavocat 1958: 38-40; Friant 1967: 138; Paula Couto 1979: 366-368.

Bunodontherium Mercerat 1891: 449, 450-453; Ameghino 1891b: 342 (*idem*); 1894a: 31 (*idem*); Lydekker 1894: 58 (*idem*); Scott 1910: 12 (*idem*)

Coelosoma Ameghino 1891: 137; 1904b: 485, 488; Kraglievich 1934: 41.

Diadiaphorus Ameghino 1898: 16 (*partim; non* Ameghino 1887); Kraglievich 1934: 41 (*idem*).

Epitherium Soria 2001: 94 (*non* Ameghino, 1888).

Especie tipo: *Diadiaphorus majusculus* Ameghino.

Distribución geográfica y estratigráfica: provincia de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, ("subedad" Santacruzense tardía, Mioceno temprano). Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. "Mesopotamiense", base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnos enmendada (a partir de Soria, 2001): P2 con dos a tres cúspides labiales pequeñas. P3-P4 con hipocono reducido. P3-M3 con el lado labial más desarrollado, en forma más marcada que en *Anisolophus* y *Tetramerorhinus*, con parastilo y mesostilo muy desarrollados y metacónulo próximo al metacono. Cíngulo anterolingual muy desarrollado y foseta posterior en los molares superiores más profunda que en *Epitherium*. Cíngulo lingual hasta la base del surco posterolingual. M3 con hipocono pequeño, menos lingual que en

Tetramerorhinus. Molares inferiores con entocónido muy reducido; m3 con hipoconúlido sin tendencia a formar un tercer lóbulo, recordando a *Thoatherium*. Cráneo semejante al de *Tetramerorhinus cingulatum*; nasales y premaxilares más reducidos; esqueleto postcraneano más robusto y grande que el de *Tetramerorhinus cingulatum*, similar al de *Anisolophus floweri*, pero ligeramente más grande.

Diadiaphorus eversus (Ameghino, 1891a)

Lámina 6

Coelosoma eversa Ameghino 1891a: 137, fig. 9; 1904a: 485; Kraglievich 1934: 41; Winge 1942: 159; Mones 1986: 138.

Diadiaphorus eversus Ameghino 1898: 167.

Epitherium? eversus Soria 2001: 95.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Holotipo: MACN A-5866, porción lingual de M1 ó M2 izquierdo.

Diagnosis enmendada: molar superior con foseta posterior más profunda que en *E. laternarium*, similar a *Diadiaphorus majusculus*. Surco posterolingual entre protocono e hipocono más pronunciado que en *E. laternarium*. Cíngulo anterolingual más robusto que en *D. majusculus* lo que le confiere un contorno más cuadrangular. El cíngulo lingual alcanza la base del surco posterolingual como en *Diadiaphorus*.

Discusión

Ameghino (1891) creó *Coelosoma eversa* dentro de la familia Mesorhinidae (=Macraucheniidae), suponiendo su parentesco con *Mesorhinus* Ameghino 1885.

Más tarde, Ameghino (1898) refirió esta especie al género *Diadiaphorus*, la reivindicó posteriormente (Ameghino, 1904) como *Coelosoma eversa* y volvió a citarla después como *Diadiaphorus eversus* (Ameghino, 1906). Autores posteriores se ocuparon de este taxón, como es el caso de Kraglievich (1934), quien destacó la postura poco clara de Ameghino respecto al mismo. Más tarde, Winge (1942) y Mones (1986) lo refirieron a los Macraucheniidae.

Delupi de Bianchini y Bianchini (1971) plantearon excluir *Coelosoma* de los taxones mesopotamienses por estar basado en un molar superior incompleto que no pudieron hallar. Soria (2001) aclaró que el holotipo estaba ingresado en la colección del MACN como *Diadiaphorus eversus* (MACN A-5866) y expresó que la estructura del molar es coherente con la de un Proterotheriidae avanzado, cercano a *Epitherium laternarium*, y sostuvo una asignación tentativa al género *Epitherium*.

El molar MACN A-5866 se destaca por tener el cíngulo lingual muy desarrollado, mucho más que en *Epitherium laternarium* (MACN A-210, MACN PV 8001) y más que en *Diadiaphorus majusculus* (MLP 12-305, MLP 12-306, MACN A-9198-99), principalmente en la región correspondiente al cíngulo anterolingual. Este cíngulo alcanza la base del surco posterolingual, el cual es más profundo que en *E. laternarium* y similar a *D. majusculus*. La foseta posterior es alargada bucolingualmente y de mayor tamaño que en *E. laternarium*. No se puede determinar con exactitud la posición del metacónulo; no obstante, por la figura del contorno de la fosa central, se infiere que estaba cercano y/o unido al protocono, a diferencia de *D. majusculus* donde está cercano al metacono. La pared posterior del hipocono se curva hacia el ectolofa como en *D. majusculus*. Su evidente parecido con *D. majusculus* permite rechazar su aproximación al género *Epitherium* tal como sugiere Soria (2001). Al mismo tiempo, el mayor desarrollo del cíngulo anterolingual respecto a la especie tipo (que le confiere un contorno más cuadrangular) y la posición del metacónulo llevan a reivindicar, con ciertas reservas en función de lo fragmentario del espécimen, su diferenciación específica como *Diadiaphorus eversus* (Ameghino 1891). El gran desarrollo del cíngulo y la posición del metacónulo diferencian el fragmento de molar MACN A-5866 de las

otras especies reconocidas en el “Mesopotamiense”, Fm. Ituzaingó, *B. cuspidatum* y *N. ameghinoi*.

Las medidas (AP= 15,25 mm) indican que es el proterotérico más grande registrado para la provincia de Entre Ríos, junto con los ejemplares de mayor tamaño de *B. cuspidatum*.

Respecto del fragmento de incisivo (MACN PV 13478) que Soria (2001) incluye como *Epitherium eversus*, no se encuentran caracteres morfológicos suficientes que justifiquen una asignación taxonómica precisa, ni siquiera a nivel genérico, por lo que habrá que esperar que hallazgos posteriores diluciden su afinidad taxonómica.

Protheroheriidae indet.

Láminas 7-8

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Material referido: astrágalos izquierdos: CICYTTP PV-M-2-321; MACN PV 3571; MLP 163; MLP 164. Astrágalos derechos: MACN PV 3577; MACN PV 4057; MLP 37-III-10-1; MLP 161?; MACN PV 3043, fragmento de fémur derecho; MACN PV 3673, extremo distal de húmero derecho; MACN PV 2532, fragmento proximal de ulna derecha; MACN PV 3135, mitad proximal de ulna y radio derechos; MACN PV 2642 primera falange del dedo III; MACN PV 3529, extremo distal de metápodo III; MACN PV 3537, segunda falange del dedo III; MACN PV 4184, primera falange dedo II ó IV; MACN PV 2526, metacarpiano II derecho; MACN PV 2527, metacarpiano III izquierdo; MACN PV 13294, 3 metápodos: a- metatarsiano III izquierdo; b- metacarpiano III derecho, c-metatarsiano III izquierdo sin la región distal; MACN PV 969, metacarpiano III izquierdo; MACN PV 1021, metacarpiano III izquierdo; MACN PV 3542, metacarpiano III izquierdo; MACN PV 17735,

metatarsiano III derecho; MLP 187, metatarsiano III izquierdo; MLP 189, metatarsiano III izquierdo sin la porción distal; MLP 191, metatarsiano III izquierdo; MLP 188, metacarpiano III izquierdo.

De los restos postcraneos correspondientes a proterotéridos de Entre Ríos y procedentes de las barrancas del río Paraná, lamentablemente ninguno ha sido hallado asociado a piezas dentarias por lo que su determinación taxonómica no se puede realizar más allá del nivel de familia.

A continuación se describen los restos entrerrianos depositados en CICYTTP, MACN, MLP y se comparan con piezas homólogas de proterotéridos contemporáneos y de otros lapsos temporales.

Descripción

El fragmento de húmero derecho MACN PV 3673 sólo conserva la epífisis distal. Tanto la fosa coronoidea (anterior) como la del olécranon (posterior) son relativamente pequeñas y profundas. Están comunicadas por el orificio supratroclear desplazado lateralmente y no obliterado por lámina ósea. El epicóndilo lateral está más proyectado que el medial y posteriormente continúa hacia arriba en la cresta epicondílea lateral. El epicóndilo medial se extiende posteriormente formando la cresta posterior (que sobrepasa al borde posterior del cóndilo lateral); en vista medial, se observa la tuberosidad para la unión del ligamento colateral medial.

La tróclea presenta la superficie articular no dividida, es cóncava en su porción media, presenta el borde medial agudo y se continúa lateralmente con la superficie del capítulo.

El radio MACN PV 3135 es aplanado en sentido ántero-posterior. La epífisis proximal presenta una concavidad para la articulación con el húmero. En vista anterior la epífisis presenta una elevación aguda desplazada hacia el lateral derecho.

Los fragmentos proximales de ulnas conservados (MACN PV 2532 y MACN PV 3135, este último junto a fragmento proximal de radio) presentan la misma morfología y un tamaño similar (tabla 8.2.2). MACN PV 3135 conserva un fragmento proximal del olecranon orientado hacia atrás y contacta con el radio a lo largo del fragmento conservado. La escotadura troclear y la superficie articular humeral están bien excavadas y la apófisis ancónea es prominente. A cada lado de la escotadura hay dos prominencias: las apófisis coronoides lateral y medial. MACN PV 2532 no posee el radio y MACN PV 3135 lo tiene separado lo cual indica que este hueso no estaba soldado a la ulna. En la base de la superficie articular humeral se observa la cavidad sigmoidea donde articula la epífisis proximal del radio.

El metacarpiano II (MACN PV 2526) es mucho más delgado y más corto que el Mc III. La extremidad proximal es más robusta que la distal; en posición anatómica, apoya sobre el extremo próximo-lateral del Mc III. La diáfisis es curva, muy comprimida lateralmente y presenta un diámetro anteroposterior destacado. El borde anterior es más agudo que el posterior hasta la mitad de la diáfisis. El extremo distal posee la tróclea con una cresta media que es más destacada sobre la cara dorsal.

Los metacarpianos III (MACN PV 2527; MACN PV 13294b; MACN PV 969; MACN PV 3542; MACN PV 1021 y MLP 188) presentan la extremidad proximal cóncava para la articulación con el magnum. Anterolateralmente se observa una estructura comparable a la tuberosidad dorsomedial que se aprecia en el metacarpiano principal del caballo. Esta estructura está desplazada hacia el plano sagital del metacarpiano III.

Los metacarpianos III, a diferencia de los metatarsianos III tienen en todos los casos analizados el ancho proximal menor que el distal. Las longitudes varían en los ejemplares entrerrianos entre 8 y casi 11 cm.

El fragmento de fémur derecho MACN PV 3043 carece de las porciones proximal y distal. En la diáfisis se puede apreciar en vista craneal (o anterior) que el cuello del fémur presenta una concavidad desde donde surgen normalmente el trocánter mayor hacia el lado externo y la cabeza hacia el interno. En vista caudal

o posterior se observa proximalmente el principio bien excavado de la fosa trocántérica y parte de la cresta intertrocántérica. El trocánter menor consiste en una cresta alargada desde la base de la cabeza del fémur hasta la altura del tercer trocánter aproximadamente. Inferior a éste se puede observar parte de la fosa supracondiloidea lateral muy cóncava.

Todos los astrágalos son muy similares morfológicamente, pero difieren en tamaño (tabla 8.2.2) y en el grado de erosión que han sufrido posiblemente por transporte. La tróclea tiene las crestas verticales paralelas al cuerpo astragalar. La cresta lateral es mayor que la medial. En vista dorsal, se observa una fosa en la base del cuello algo desplazada hacia el costado externo. La articulación con el navicular es convexa con una expansión orientada hacia el exterior. En vista ventral, la faceta sustentacular es ligeramente convexa y la faceta ectal es muy cóncava.

Los metatarsianos III (MACN PV 13294a y c; MACN PV 17735; MLP 187; MLP 189 y MLP 191) tienen la epífisis proximal ligeramente cóncava transversalmente para la articulación con el ectocuneiforme. La apófisis plantar posterior está bien desarrollada y articula con el navicular y lateralmente con el cuboides. A cada lado existen bordes articulares latero-posteriores de contacto para los Mt II y IV. La diáfisis es de sección trapezoidal, con la cara anterior convexa y la posterior recta. La polea distal tiene una cresta media (carina) bien marcada que la divide en todo su largo. Ubicadas a ambos lados de la extremidad distal existen dos foseas de inserción de ligamentos y en vista posterior se aprecian otras dos más pequeñas a cada lado de la cresta media.

La primera falange del dedo III (MACN PV 2642) es alargada próximo-distalmente, comprimida ántero-posteriormente y se adelgaza gradualmente desde el extremo proximal para volver a ensancharse en el extremo distal. La articulación proximal posee una concavidad intermedia donde encaja la cresta media de la polea del metápodo y dos cavidades glenoideas a cada lado. El extremo proximal es más ancho que el distal.

La segunda falange del dedo III (MACN PV 3537) presenta la superficie articular proximal transversalmente cóncava. El extremo distal posee una tróclea

que articula con la falange ungueal. En vista lateral el espesor disminuye hacia el extremo distal.

La primera falange lateral (dedo II ó IV) es pequeña y comprimida lateralmente. Posee en el extremo proximal una concavidad medial donde articula la cresta media del metápodo. La diáfisis tiende a adelgazarse hacia la porción media y vuelve a engrosarse en el extremo distal en la superficie articular para la segunda falange.

Comparación y discusión

En este apartado se comentan algunas similitudes y diferencias de los restos entrerrianos postcraneanos con aquellos que han sido previamente determinados a nivel específico.

El fragmento de húmero de Entre Ríos (MACN PV 3673) conserva solamente la epífisis distal al igual que el de *E. primitiva* (MLP 12-2401) y uno correspondiente a *D. majusculus* (MACN A-9122). Si bien los tres son similares morfológicamente, el de *D. majusculus* es de tamaño mayor (tabla 8.2.2). Una diferencia a destacar es que en el ejemplar entrerriano y en *D. majusculus* no se observa la tendencia al cierre del foramen supratroclear por una lámina ósea delgada como se aprecia en *E. primitiva*.

Un húmero completo procedente de Monte Hermoso (MACN PV 9532), identificado como *Proterotherium* (según ficha del MACN), tampoco manifiesta diferencias importantes de tamaño con los anteriores. La zona comparable (epífisis distal) presenta el foramen supratroclear no obliterado como el de Entre Ríos y una ligera inclinación de la tróclea hacia el lado externo.

El fragmento distal de húmero izquierdo de "*Proterotherium berroi*" (MPCN 1554, Col. Berro) es similar morfológicamente (según el dibujo de Kraglievich, 1940a: 541) al ejemplar entrerriano MACN PV 3673, aunque presenta más desarrollada la región correspondiente al epicóndilo lateral. Las medidas publicadas del diámetro transversal máximo de la extremidad distal y de la tróclea

indican que es un ejemplar de tamaño menor que MACN PV 3673, *E. primitiva*, *Proterotherium* de Monte Hermoso y *D. majusculus* (tabla 8.2.2).

Las ulnas y el radio de Entre Ríos presentan una morfología similar a la de las especies como *D. majusculus* (MACN A-9123) o *E. primitiva* (MLP 12-2401). Tampoco existen diferencias notables de tamaño, por ejemplo, en la altura de la cavidad sigmoidea que es la única medida que se pudo tomar en los restos analizados.

El radio de Entre Ríos presenta una elevación proximal anterior aguda comparable a la de *E. primitiva*, pero que en *D. majusculus* (MACN A-9124) no es tan prominente. El diámetro transversal proximal y el diámetro transversal del cuello son menores que los del radio MACN A-9124 de *D. majusculus* (tabla 8.2.2).

El metacarpiano II (MACN PV 2526) no adquiere la forma de "cinta" que se puede observar en MLP 48-XII-16-1 asignado a *Eoauchenia* (Pascual *et al.* 1966; Soria, 2001) sino que es más ancho lateralmente.

La reducción de los dedos laterales anteriores de ejemplares de Entre Ríos es menor que en otros proterotéridos neógenos, como *T. minusculum* (MACN PV 9052) de edad Santacrucense, *N. intermedium* (MACN PV 8430) y *Epecuenia thoatherioides* (MLP 37-III-7-12), de edad Huayqueriense, y *E. primitiva* de edad Montehermosense. Dicha condición indicaría una adaptación para la carrera menos desarrollada en los proterotéridos de Entre Ríos que quizá representan un tipo ecológico particular con características propias y diferentes a los de otras regiones en el lapso temporal Mioceno-Plioceno.

Los metacarpianos III MACN PV 969 y MACN PV 1021 poseen valores próximos a los de *E. thoatherioides* (MLP 37-III-7-12). MACN PV 3542 (erosionado proximal y distalmente) supera en longitud y ancho proximal a *E. primitiva*, pero presenta el ancho distal apenas menor (tabla 8.2.2). Los ejemplares entrerrianos presentan longitudes semejantes a las de *Diadiaphorus majusculus* (AMNH 9196 y AMNH 15799) pero las dimensiones proximales y distales son menores.

El extremo distal MACN PV 3529, correspondiente a un metápodo III, se aproxima al de *E. primitiva* (MLP 12-2401) y supera ampliamente al de *T. minusculum* (MACN A-2975).

El fragmento de fémur derecho (MACN PV 3043) es similar a uno procedente de Monte Hermoso (MACN PV 6196) de dimensiones cercanas a *E. primitiva* o *E. laternarium* (Soria, 2001). La única medida que se pudo tomar en MACN PV 3043 (diámetro transverso de la diáfisis) indica que es un ejemplar de tamaño mayor que el de Monte Hermoso. MACN PV 6196 presenta más profunda la concavidad anterior en la base del cuello, es más grácil que el de Entre Ríos (tabla 8.2.2) y presenta el tercer trocánter más destacado. También se conoce un fragmento distal perteneciente a *Thoatherium minusculum* (MACN A- 9078) similar morfológicamente pero que presenta un tamaño notablemente menor en ciertas medidas (tabla 8.2.2). Por ejemplo, las diferencias más marcadas respecto a MACN PV 6196 se observan en el diámetro transverso superior de la tróclea y en el diámetro transverso de la epífisis distal (vista posterior), mientras que el diámetro transverso del cuerpo y el intercondiliano no manifiestan diferencias importantes. El nivel de gracilidad que manifiesta MACN PV 6196, pese a su tamaño general mayor, es similar al de *Thoatherium* (MACN A- 9078).

Los astrágalos entrerrianos presentan una uniformidad morfológica notable, característica que es generalizable a la familia a lo largo de todo su biocrón (Soria, 2001). En este aspecto, piezas de tallas similares y correspondientes a especies diferentes son francamente indistinguibles. Entre los rangos de tamaños existe solo una diferencia evidenciada en el largo del cuello del astrágalo.

Soria (2001) menciona la variación intraespecífica, por ejemplo, de la agudeza del borde distal de la faceta ectal para el calcáneo.

El ejemplar CICYTTP PV-M-2-321, presenta la cresta externa más desarrollada que la interna. En vista dorsal se extiende más hacia el cuello que la interna. Una morfología similar manifiesta el ejemplar MACN PV 4057, aunque la diferencia no es tan notable.

A diferencia de cf. *Neolicaphrium recens* (MCN-PV 6976) (Scherer *et al.* 2009), la cabeza no se proyecta disto-medialmente en ninguno de los astrágalos de Entre Ríos.

Las medidas (tabla 8.2.2) indican que, a excepción del astrágalo de *P. cervioides* que presenta un tamaño apenas menor al de *T. minusculum*, entre los

restantes astrágalos indeterminados existe un rango métrico que varía desde ejemplares del tamaño de *Eoauchenia primitiva* o *Epitherium laternarium* (MACN PV 3571 y MACN PV 4057) hasta ejemplares asignados a *D. majusculus* (ej. CICYTTP PV-M-2-321 y MLP 161?). Existen algunos que inclusive superan las dimensiones de esta última especie (MLP 37-III-10-1 y MACN PV 3577).

Ninguno de los metápodos entrerrianos descriptos presenta los caracteres reconocidos para *Thoatherium minusculum*. Tanto los metatarsianos como los metacarpianos III presentan facetas articulares para los metápodos II y IV, lo que indica la presencia de metápodos laterales desarrollados, atrofiados en *T. minusculum* (Soria, 2001: 65).

Las diferencias de tamaño de estos ejemplares (tabla 8.2.2) revelan que posiblemente deben haber pertenecido a más de un taxón. Los de longitud mayor (MLP 187 y MLP 191) superan a los de *D. majusculus* aunque no manifiestan grandes diferencias en los diámetros de las epífisis y la diáfisis. Solamente MACN A-2725 de *D. majusculus* presenta un diámetro transversal mayor al de los ejemplares entrerrianos. El metatarsiano III de *Eoauchenia primitiva* es el ejemplar más largo con el ancho distal relativamente estrecho (tabla 8.2.2). Dos de los metatarsianos (MACN PV 13294c y MLP 189) carecen de su extremo distal pero no por rotura lo que estaría indicando que pertenecieron a individuos juveniles que no llegaron a soldar en la epífisis distal el sector de la tróclea. MACN PV 13294a presenta un tamaño apenas mayor que el de *N. intermedium* (MACN PV 8430) y éste último apenas sobrepasa a MACN PV 17735. Finalmente, los metápodos de los proterotéridos entrerrianos presentan medidas próximas a las de *E. laternarium*.

La primera falange del dedo III (MACN PV 2642) posee una longitud que cae en el rango de valores que presenta Scott (1910) para *D. majusculus* (AMNH 9196 y 15799). Sin embargo los diámetros proximales y distales de estos últimos superan los del ejemplar entrerriano (tabla 8.2.2), indicando que corresponden a animales más robustos. La falange de *E. primitiva* (MLP 12-2401) es la de longitud mayor y diámetros proximales y distales menores; las de *T. minusculum* (MACN A-2979A, MACN A-2979 B y MACN A-9055) las de tamaño menor.

La segunda falange del dedo III (MACN PV 3537) presenta una longitud intermedia entre las de *D. majusculus* (AMNH 9196) y *T. minusculum* (MACN A-2980). La morfología es similar en los tres casos, pero *T. minusculum* presenta los anchos proximales y distales menores que los de *D. majusculus* (AMNH 9196) y el ejemplar de Entre Ríos MACN PV 3135 coincidiendo con la mayor gracilidad indicada para otros elementos apendiculares.

Análisis filogenético de la familia Proterotheriidae

Las relaciones filogenéticas de los Proterotheriidae fueron analizadas anteriormente por Kramarz y Bond (2005) y Villafañe *et al.* (2012). En el último caso, las autoras sumaron a la matriz de Kramarz y Bond (2005) once taxones, cuatro caracteres nuevos y modificaron otros seis.

En este trabajo, se toma como referencia la matriz de Villafañe *et al.* (2012) y se agregan tres taxones y un carácter nuevo, resultando una matriz de datos de 19 taxones y 22 caracteres dentarios (matriz 1). Los tres taxones que se incorporan pertenecen al género *Neobrachytherium*: *N. morenoi*, *N. ullumense* y *N. ameghinoi*. Asimismo, se sustituye *Lophogonodon paranensis* Ameghino 1904 por *Brachytherium cuspidatum* Ameghino 1883, a raíz de los resultados taxonómicos de esta Tesis. *Diadiaphorus eversus* sólo está representado por un fragmento de molar superior y sólo se pudieron codificar cinco de los 22 caracteres considerados.

El carácter nuevo (21) se refiere a la posición del entocónido en el m3: (0) libre; (1) unido al hipoconúlido; (2) ausente. Al igual que en la matriz de referencia, se utiliza como grupo externo a *Paranisolambda prodromus* (Paula Couto, 1952), ya que se considera el taxón mejor conocido dentro de la subfamilia Anisolambdinae (Cifelli, 1983) o familia Anisolambdidae (Soria, 2001) entre los proterotéridos (Villafañe *et al.*, 2012).

Para el análisis filogenético se empleó el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Se realizó una búsqueda exhaustiva de enumeración implícita, que

garantiza encontrar todos los árboles de máxima parsimonia, bajo pesos iguales, y se calculó el soporte de Bremer utilizando el mismo programa. Los caracteres multiestado 1, 2, 4, 6 y 19 fueron considerados como ordenados al igual que en Villafañe *et al.* (2012).

Cuando se corrió la matriz considerando a *Diadiaphorus*, se obtuvieron 22 árboles cuyo consenso estricto resultó en una politomía donde sólo algunos clados aparecieron representados. Por este motivo, en vista de la baja resolución que arrojó la filogenia se decidió descartarlo del análisis.

Como resultado se obtuvieron dos árboles más parsimoniosos de 63 pasos cada uno (figs. 19 y 20), con un índice de consistencia (CI) de 0,52 y de retención (RI) de 0,70.

Análisis de caracteres

En esta sección se analizan aquellos caracteres que fueron reformulados respecto de su conceptualización original.

Respecto de la matriz de Villafañe *et al.* (2012), algunos caracteres han sufrido modificaciones en la codificación de los estados. En dicha matriz, *P. prodromus* tiene estado ? (no comparable) en el carácter 16 (hipocono en el M3). Sin embargo, como producto de una nueva revisión bibliográfica (Paula Couto, 1952; Cifelli, 1983), este carácter (15 en la presente Tesis) es codificado como (0) dado que está ausente. Asimismo, *T. minusculum* allí tiene estado 2 (ausente) en el carácter 2 (pliegues labiales del paracono y metacono). Sin embargo, una nueva revisión del ejemplar MACN PV 2996 permite indicar que los presenta levemente desarrollados en P2, P3 y M3 izquierdos y en MLP 3492 los pliegues se aprecian en P2-M1 derechos. En MLP 3682 y en FMNH P13190, no se observan. Por lo tanto, en esta Tesis este carácter (1) se codifica como C (estados 1= poco desarrollados y 2= ausentes).

En la matriz de Villafañe *et al.* (2012), *Epitherium laternarium* presenta estado (?) en el carácter 18 (17 en esta Tesis: lóbulo distal en m3). El hallazgo en las colecciones del ejemplar MACN PV 8003 (mezclado con ejemplares de

cérvidos, com. pers. de A. Kramarz) ha permitido codificarlo 0 (presente). Al mismo tiempo, el carácter 20 (19 en esta Tesis, paracónido en m1-m2) fue codificado como ausente (0), pero la revisión de MACN PV 8003 permite codificarlo como 1 (vestigial, unido al paralófidio).

Finalmente, en la matriz de Villafañe *et al.* (2012), *N. intermedium* tiene estado 2 (ausente) en el carácter 2 (1 en esta Tesis): pliegues labiales del paracono y metacono. Sin embargo, en la porción posterior del M1 de MACN PV 8429, en el M3 MACN PV 8430, en M1-M2 de MACN PV 8432, en P4-M2 de PVL 3152 y en la serie P3-M3 de FMNH P14500 se pueden apreciar algunos de los pliegues levemente desarrollados, por lo que se cambia la codificación a 1 (poco desarrollados). Para este mismo taxón, el carácter 20 (19 en esta Tesis: paracónido en m1-m2) fue codificado como 0 (ausente); sin embargo, la observación en detalle de FMNH P14500 permite cambiar el estado a 1 (vestigial, unido al paralófidio).

Análisis de los árboles

Observando la topología de ambos árboles, *Prolicaphrium specillatum* y *P. cervioides* son los taxones que varían de un lugar a otro. *Proterotherium cervioides* puede ubicarse como grupo hermano del clado formado por (*Pi. migueli* (*L. lacerum*, *Pa. scamnata*)) (nodo 5, árbol 1) ó bien aparecer como el taxón más basal de nodo 1 (árbol 2). *Prolicaphrium specillatum* aparece como grupo hermano del clado formado por *P. cervioides*, *Pi. migueli*, *L. lacerum* y *Pa. scamnata* (nodo 4, árbol 1), mientras que en el árbol 2 aparece como taxón hermano del clado de *Anisolophus* (nodo 6). A partir del nodo 8 de ambos árboles (y del nodo 5 del consenso) no se observa modificación en la topología de los cladogramas.

En el consenso estricto (fig. 21) se observa una politomía (nodo 1) que dificulta la interpretación de las relaciones de parentesco entre los Proterotheriidae. No obstante, es posible reconocer algunas agrupaciones de interés.

En primer lugar, se observa el clado formado por *Anisolophus minusculus* (Roth 1899) y *A. floweri* (Ameghino 1887a) sustentado por la tendencia a la separación del protocono y el hipocono en M1-M2, dejando un surco (nodo 2: 5¹). El clado que tiene a *Picturotherium migueli* como taxón hermano de *Lambdaconus lacerum* (Ameghino 1902) y *Paramacrauchenia scamnata* (Ameghino 1902) está apoyado por la unión del protocono al hipocono en M1-M2 sin dejar un surco marcado (nodo 3: 5⁰). A su vez, el clado *L. lacerum* y *P. scamnata* está apoyado por la ausencia de hipocono en el P4 y del protocono en el P2 (nodo 4: 13⁰ y 16⁰).

El nodo 5 en el consenso está sustentado por dos sinapomorfías: hipocono desarrollado en el P4 (14¹) y paracónido vestigial en m1-m2 unido al paralófidio (19¹). Se reconoce a *Tetramerorhinus lucarius* Ameghino 1894 como el taxón hermano del clado apoyado por tres sinapomorfías (nodo 6): dientes mesodontes (0¹), parastilo más desarrollado en M1-M3 (4²) y precíngulo sin unión al protocono en M1-M3 (6⁰). *Brachytherium cuspidatum* es el taxón hermano del clado que incluye a las restantes especies (nodo 7), el cual se encuentra sustentado por dos sinapomorfías: metacónulo unido al hipocono en M1-M2 (9¹) y poco desarrollado (10⁰). Los nodos 8 y 9 están sustentados por una sinapomorfía cada uno: estilos desarrollados (3²) y metacónulo en M1-M2 unido al protocono (9⁰), respectivamente. En el nodo 10, la ausencia de pliegues labiales de paracono y metacono (1²) y la condición del entocónido en el m3 (21²) soportan dicho clado. Asimismo, *T. mendocensis* y *D. majusculus* (nodo 11) están más relacionados entre sí por dos sinapomorfías: precíngulo en M1-M3 unido al protocono (6¹) y metacónulo en M1-M2 desarrollado (10¹). El nodo 12, soportado por la tendencia a la separación del protocono y el hipocono dejando un *sulcus* marcado (5¹) presenta a *T. minusculum* como taxón hermano del clado formado por *Neobrachytherium ameghinoi* y *N. ullumense* (nodo 13), que comparten el metacónulo en M1-M2 unido a la pared entre protocono e hipocono (9²) y el entocónido libre en el m3 (21⁰). Finalmente, *Eoauchenia primitiva* y *Epitherium laternarium* (nodo 14) están más emparentadas entre sí, ya que comparten una dentición protohypsodonte (0²) y la ausencia de pliegues labiales en el paracono y el metacono (1²).

Los bajos índices (1) obtenidos tras el análisis de “Bremer support” indican que los clados representados en los nodos 2, 3, 4, 8-11 del árbol de consenso están pobremente sustentados (Fig. 22). Una explicación potencial de esta situación podría ser que, dado que los caracteres seleccionados son exclusivamente rasgos de la dentición, éstos resultan insuficientes para reflejar sólidamente las relaciones filogenéticas. Por consiguiente, las relaciones reflejadas en este cladograma son preliminares.

Del análisis se desprende que no es posible argumentar, por ejemplo, que *Neobrachytherium* sea un grupo monofilético, al tiempo que resulta dificultoso explicar sus relaciones de parentesco. Asimismo, discutir acerca de las relaciones de los taxones incluidos en el nodo 8 (consenso) teniendo en cuenta las edades de los mismos también es complejo debido a que hay taxones huayquerienses (*N. morenoi* y *N. intermedium*) en posición más basal que otros más antiguos (santacruzenses y chasiquenses).

Si bien *Neobrachytherium* aparece en esta filogenia como un grupo parafilético, las similitudes morfológicas observadas entre las especies asignadas a *Neobrachytherium* son notorias; por lo tanto, proponer por ejemplo que *N. morenoi* y *N. intermedium* podrían pertenecer a un género diferente que las especies *N. ameghinoi* y *N. ullumense* es coherente con lo que se observa en esta hipótesis filogenética, pero de difícil argumentación. En su momento, Soria (2001: 151) ya dudó de la clasificación en un solo género de estas cuatro especies, pero a la vez señaló que las diferencias ligeras entre las especies de la región Noroeste de Argentina (*N. intermedium* y *N. morenoi*) y la de la Mesopotamia (*N. ameghinoi*) no eran suficientes para fundamentar la diferenciación en dos géneros.

La comparación del presente cladograma con el de los autores mencionados muestra algunas diferencias y semejanzas en la agrupación de los taxones. Kramarz y Bond (2005) eligieron a *Lambdaconus lacerum* (Figura 3) para enraizar las topologías. En el presente caso, la utilización de *Paranisolambda prodromus* como grupo externo produce la agrupación de *L. lacerum* y *Paramacrauchenia scamnata* en un clado (nodo 4). Por otra parte, en el cladograma de Kramarz y Bond (2005), *Picturotherium migueli* aparece como

grupo hermano del clado formado por *Thoatherium minusculum* y *Neobrachytherium intermedium*. Sin embargo, en el árbol de consenso estricto de Villafañe *et al.* (2012) y en el que se presenta aquí, *P. migueli* se constituye como grupo hermano del clado formado por *L. lacerum* y *P. scamnata* (nodo 3).

En la filogenia de Villafañe *et al.* (2012), *T. lucarius* aparece formando parte de una gran politomía basal junto a varios taxones al tiempo que aquí aparece como grupo hermano de un clado formado por taxones santacrucenses, huayquerienses y montehermosenses. *Diadiaphorus majusculus* allí aparecía más próximo a *Lophogonodon* (aquí *Brachytherium*) y como grupo hermano del clado formado por *T. mendocensis*, *Neobrachytherium intermedium*, *Thoatherium minusculum*, *Epitherium laternarium* y *Eoauchenia primitiva*. El presente análisis presenta a *D. majusculus* formando un clado con *T. mendocensis* (nodo 11). Finalmente, *T. minusculum* aparece como grupo hermano del clado conformado por *N. ameghinoi* y *N. ullumense* al tiempo que las otras dos especies de *Neobrachytherium* se ubican más basalmente en ese gran clado (nodos 8 y 9).

Lista de caracteres utilizada en el análisis cladístico de la familia Protheroheriidae. **(N)** indica un carácter nuevo respecto al análisis de Villafañe *et al.* (2012).

- 0. Hipsodoncia (car. 2):** (0) braquiodonte; (1) mesodonte; (2) protohipsodonte.
- 1. Pliegues labiales del paracono y metacono:** (0) desarrollados; (1) poco desarrollados; (2) ausentes.
- 2. Cíngulos labiales en los molares superiores:** (0) ausentes; (1) presentes
- 3. Desarrollo de los estilos:** (0) pequeños; (1) moderados; (2) desarrollados.
- 4. Desarrollo relativo de los estilos en M1-M3:** (0) igualmente desarrollados; (1) mesostilo más desarrollado; (2) parastilo más desarrollado.
- 5. Unión del protocono al hipocono en M1-M2:** (0) muy unidos sin dejar un *sulcus* muy marcado; (1) con tendencia a separarse dejando un *sulcus* marcado; (2) separados, dejando un *sulcus* profundo.
- 6. Precíngulo en M1-M3:** (0) sin unión al protocono; (1) unido al protocono.
- 7. Metacónulo en P3:** (0) presente; (1) ausente.
- 8. Metacónulo en P4:** (0) unido al protocono (1) unido al hipocono, (2) cercano al metacono (3) aislado.
- 9. Metacónulo en M1-M2:** (0) unido al protocono; (1) unido al hipocono; (2) unido a la pared entre el hipocono y el protocono; (3) unido al metacono; (4) aislado.
- 10. Desarrollo del metacónulo en M1-M2:** (0) poco desarrollado; (1) desarrollado.
- 11. Metacónulo en M3:** (0) presente; (1) ausente.
- 12. Hipocono en P3:** (0) ausente; (1) presente.
- 13. Hipocono en P4:** (0) ausente; (1) presente.
- 14. Desarrollo del hipocono en P4:** (0) débil; (1) desarrollado.
- 15. Hipocono en M3:** (0) ausente; (1) presente.
- 16. Protocono en P2:** (0) ausente; (1) presente.
- 17. Lóbulo distal en m3:** (0) presente; (1) ausente.
- 18. Entocónido en m1-m2:** (0) mayor que el hipoconúlido; (1) igual o menor que el hipoconúlido; (2) ausente.

19. Paracónido en m1-m2: (0) ausente; (1) vestigial unido al paralófidio; (2) desarrollado, con tendencia a unirse al metacónido.

20. Paralófidio en m1-m2: (0) desarrollado, terminado lingualmente; (1) menos desarrollado, terminado en posición medial anterior.

21- Entocónido en m3 (N): (0) libre; (1) unido al hipoconúlido; (2) ausente.

Matriz 1. Matriz de caracteres utilizada en el análisis filogenético de los Proterotheriidae. Las letras representan estados polimórficos (A=0 y 1; B=0 y 3; C=1 y 2; D=2 y 3)

Taxones	5		10		15		20															
<i>Parisolambda prodromus</i>	0	0	1	1	0	2	1	?	?	1	1	0	?	?	?	?	1	?	0	2	0	0
<i>Paramacrauchenia scamnata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	?	2	0	A	0	0	?	0	0	0	1	0	1	1
<i>Prolicaphrium specillatum</i>	0	1	1	1	1	2	1	0	3	4	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Lambdaconus lacerum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	A	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1
<i>Picturotherium migueli</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	0	2	1	1	0	2	1	0	3	4	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	1	2	1	2	2	2	1	1	D	3	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2
<i>Thoatherium minusculum</i>	1	C	1	1	2	1	0	1	B	0	0	A	1	1	1	A	1	1	2	A	0	2
<i>Anisolophus floweri</i>	0	1	1	1	C	1	1	?	3	4	1	0	?	1	0	0	?	0	0	0	0	1
<i>Anisolophus minusculus</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	?	4	1	?	1	?	?	?	?	0	0	0	0	1
<i>Thoatheriopsis mendocensis</i>	1	2	1	2	2	2	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?
<i>Proterotherium cervioides</i>	0	0	0	1	0	2	0	?	0	0	1	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brachytherium cuspidatum</i>	1	1	1	1	2	2	0	0	0	4	1	0	1	1	1	0	?	0	1	1	0	1
<i>Epitherium laternarium</i>	2	2	1	1	2	2	A	0	?	1	0	0	?	1	?	1	1	0	?	1	0	1
<i>Eoauchenia primitiva</i>	2	2	1	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neobrachytherium ullumense</i>	1	2	1	2	1	1	0	0	?	2	0	1	?	1	1	1	1	1	1	2	0	0
<i>Neobrachytherium morenoi</i>	1	1	1	2	2	2	0	?	1	1	0	?	?	1	1	?	?	?	0	2	0	?
<i>Neobrachytherium ameghinoi</i>	1	2	1	2	2	1	0	?	?	2	0	0	?	?	?	1	?	1	1	1	0	0
<i>Neobrachytherium intermedium</i>	1	1	1	2	1	2	0	0	A	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1

Figs. 19 y 20. Árboles de máxima parsimonia del análisis cladístico de los Proterotheriidae (longitud de cada árbol= 63 pasos, CI = 0,52; RI = 0,70).

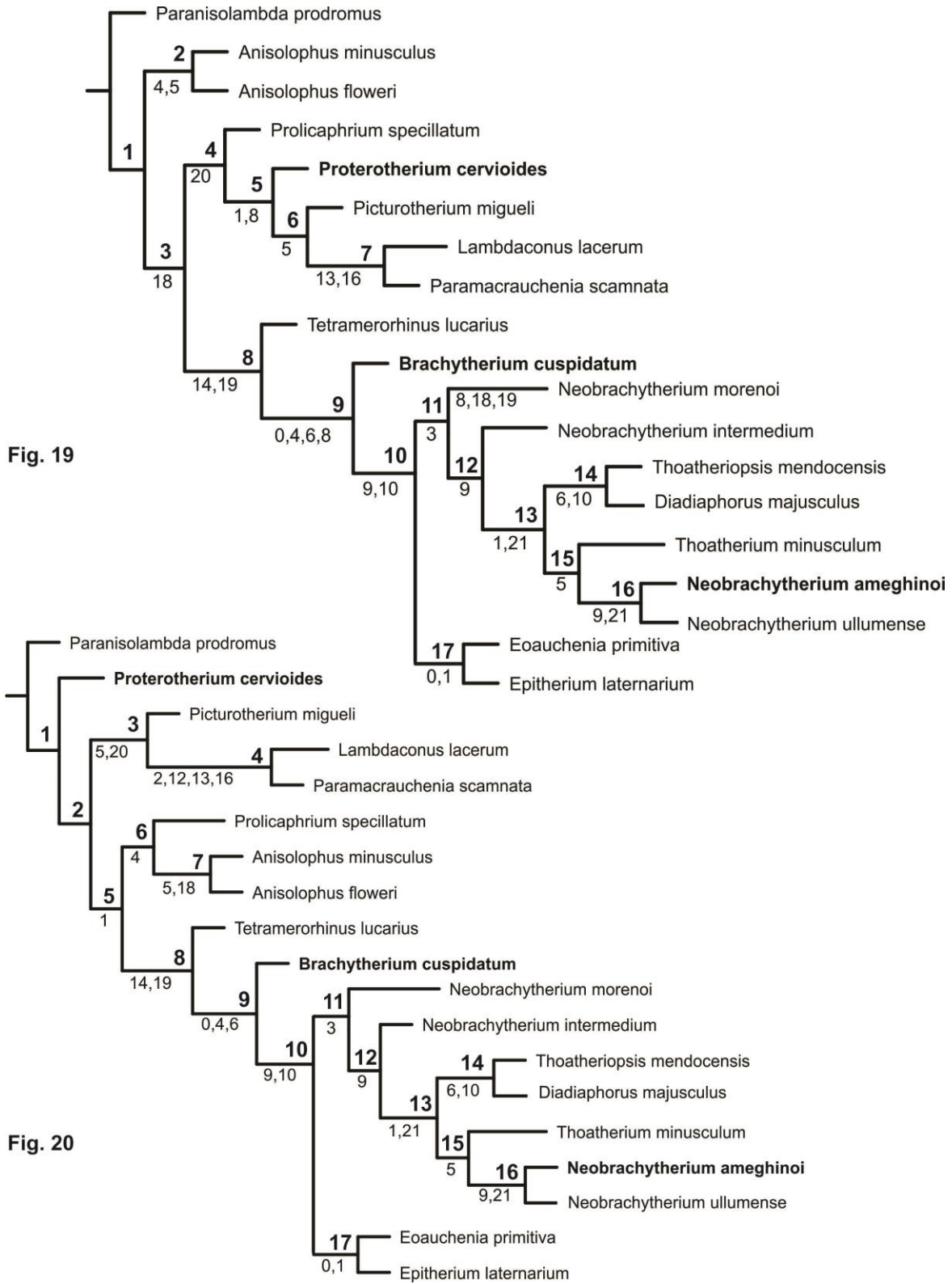


Fig. 21. Árbol de consenso estricto del análisis cladístico de los Proterotheriidae (longitud del árbol= 63 pasos, CI = 0,52; RI = 0,70).

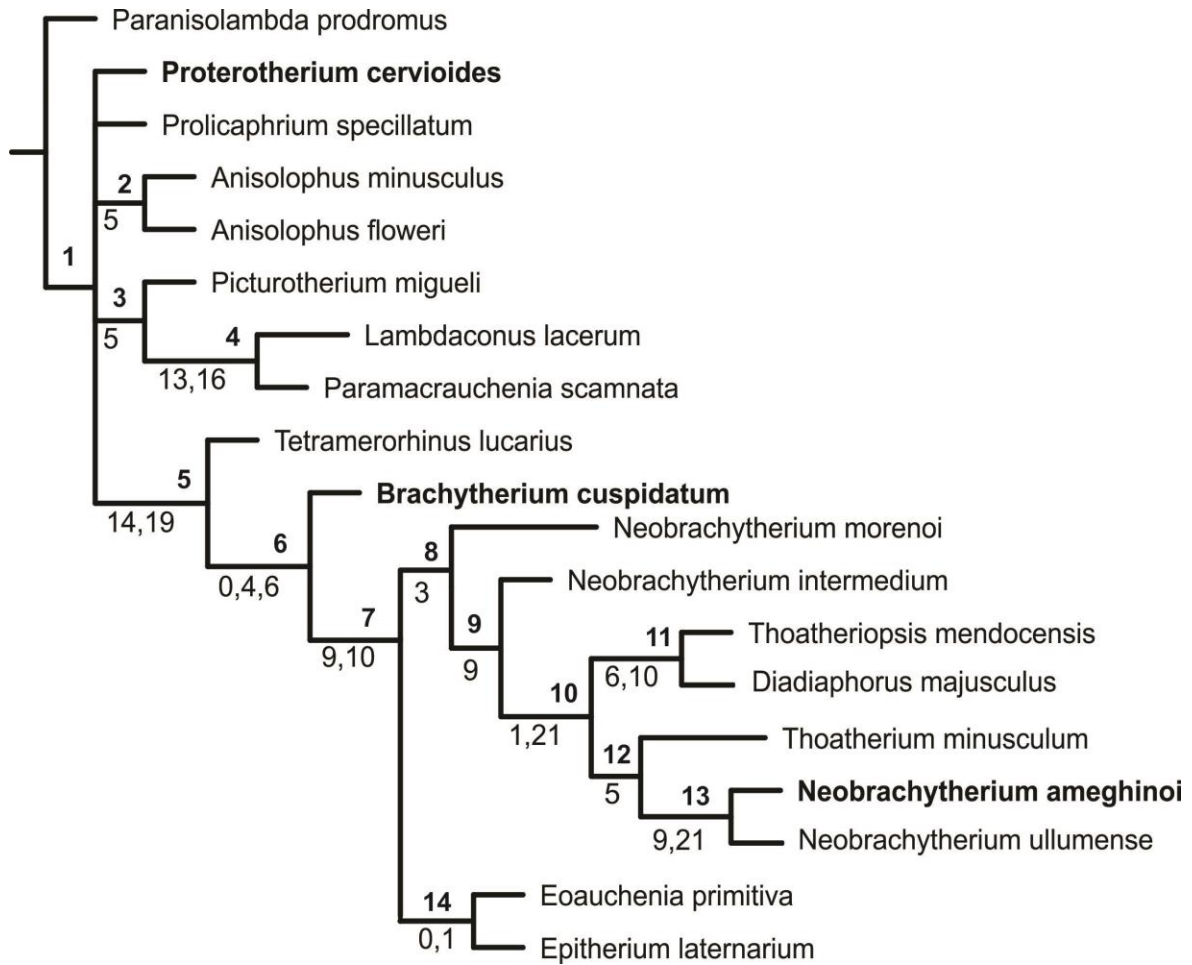
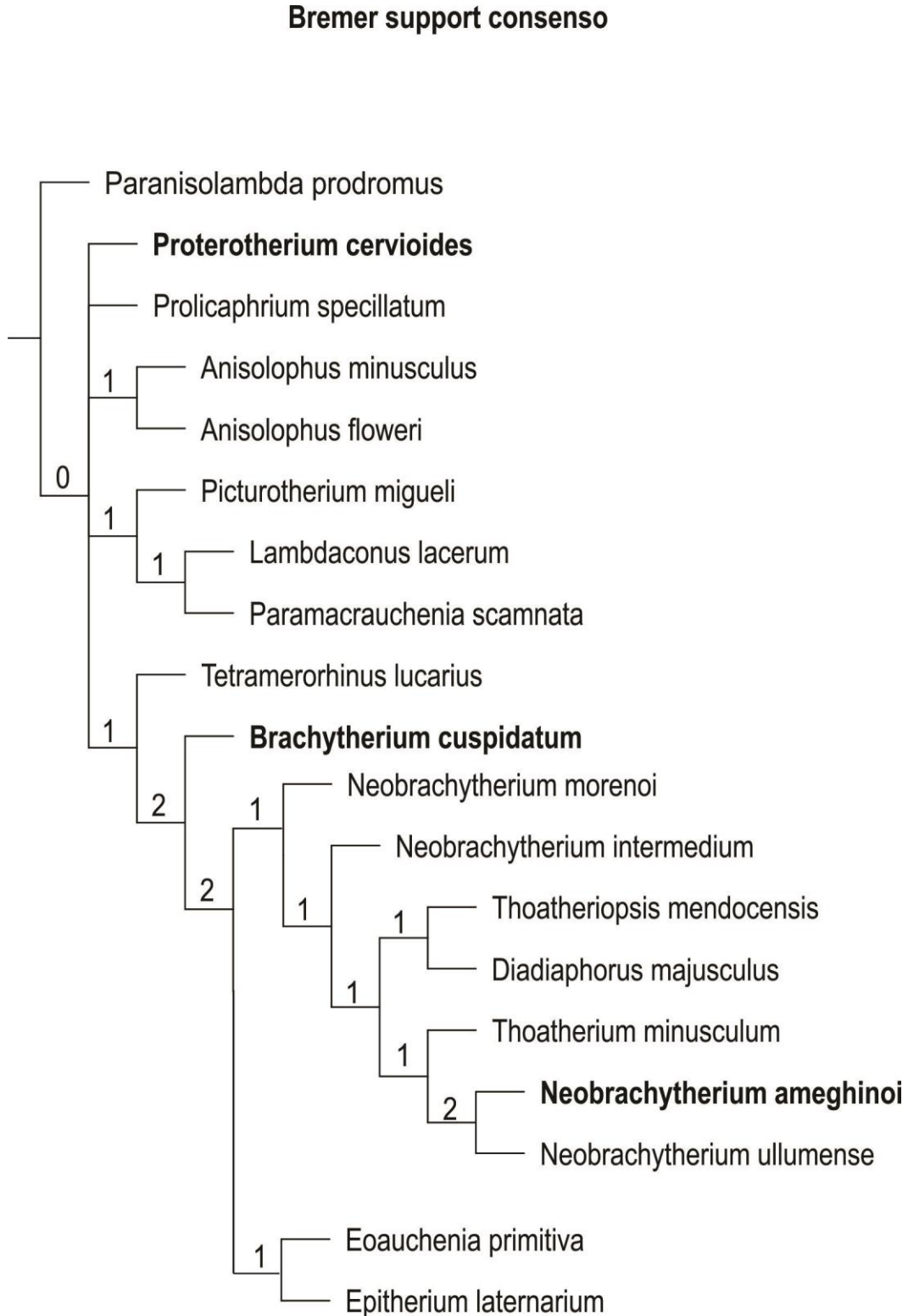


Fig. 22. Árbol de consenso estricto del análisis cladístico de los Proterotheriidae con los valores de Soporte de Bremer.



Conclusiones

El examen de los materiales de Proterotheriidae procedentes del “Conglomerado osífero” en Entre Ríos (la mayoría restos maxilares, mandibulares y dientes aislados) revela que pueden reconocerse cuatro especies: *Brachytherium cuspidatum*, *Neobrachytherium ameghinoi*, *Proterotherium cervioides* y *Diadiaphorus eversus*.

Se revalida *B. cuspidatum*, previamente considerado *nomen dubium* por Soria (2001), a partir de comparaciones morfológicas y métricas de su holotipo con restos asignados a *Lophogonodon gradatum*.

Se considera que *Lophogonodon paranensis* y *L. gradatum* son sinónimos e integran en el mismo taxón los restos de dentición decidua que incluyen al holotipo de *B. cuspidatum*; por tanto, como este taxón tiene prioridad, *Lophogonodon* resulta sinónimo de *Brachytherium* y ambas especies de *Lophogonodon* son sinónimas de *B. cuspidatum*.

La distinta talla entre “*Lophogonodon paranensis*” y “*L. gradatum*”, unida a la ausencia de diferencias morfológicas, es interpretada en esta Tesis como un dimorfismo sexual intraespecífico. Esta idea se ve apoyada por los resultados de análisis discriminantes con diferentes variables dentarias.

El género *Neobrachytherium* sólo cuenta con un representante en el “Conglomerado osífero”, *N. ameghinoi*. Las diferencias más significativas con las otras especies del género consisten en: 1) cíngulos anterolinguales en los molares superiores delimitando una foseta en *N. ameghinoi* y *N. morenoi* a diferencia de *N. intermedium*, donde está más desarrollado y forma un reborde plano; 2) dicha foseta, a su vez, es más pronunciada en *N. ullumense* y *N. intermedium* que en *N. ameghinoi*; 3) el M3 de *N. ameghinoi* y *N. intermedium* posee metacónulo, ausente en *N. ullumense*; 4) los m3 de *N. ameghinoi* y *N. ullumense* tienen el entocónido libre, pero la posición es central en el primero y cercana al hipolófidio en el segundo. En el holotipo de *N. intermedium*, el entocónido está unido por una cresta al hipoconúlido, pero otros ejemplares lo presentan libre y de posición más lingual que en *N. ullumense*, por lo que debería revisarse su diagnosis; 5) en los

m3 de *N. ameghinoi* y *N. intermedium*, la crístida oblicua cierra sobre el metalófidio; en *N. ullaense*, en cambio, lo hace a la altura del metacónido; 6) los molares inferiores de *N. ameghinoi* son menos robustos y con fléxidos menos cerrados que los de *N. intermedium*.

Proterotherium cervioides es el proterotérico más pequeño en Entre Ríos. El hipocono separado del protocono en M1-M2 es un rasgo que lo acerca a *Brachytherium cuspidatum* y *Diadiaphorus eversus* de Entre Ríos; el metacónulo lofoide y unido al protocono lo diferencia de *B. cuspidatum*, que lo presenta bunoide y libre, y de *N. ameghinoi* que lo tiene unido a la conjunción protocono-hipocono. Comparte con *B. cuspidatum* y *N. ameghinoi* la presencia del metacónulo en el M3.

El resto de molar superior MACN A-5866 se reclasifica, con ciertas reservas, como *Diadiaphorus eversus* en función de: 1) cíngulo lingual muy desarrollado, que alcanza la base del surco posterolingual profundo como en *D. majusculus* (Santacruzense, Santa Cruz); 2) foseta posterior alargada y de tamaño mayor que en *Epitherium laternarium*; y 3) pared posterior del hipocono curvada hacia el ectolofa como en *D. majusculus*.

La ilustración de Ameghino (1889) de *Anoplotherium americanum* comparada con otros ejemplares del Mioceno tardío de Entre Ríos (MACN A-11000a y MLP M-178) ha permitido reconocer que se trata de un M3 de un proterotérico no determinado a nivel genérico.

Se enmiendan las diagnósis de *Brachytherium*, *Neobrachytherium*, *N. ameghinoi*, *Proterotherium*, *Diadiaphorus* y *D. eversus*.

Se describe material de postcráneo cuya determinación más allá del nivel de familia no se pudo efectuar, dado que ninguno se presenta asociado a restos dentarios, y se comparan con otros taxones determinados previamente a nivel específico.

El análisis filogenético de la familia Proterotheriidae arrojó dos árboles más parsimoniosos de 63 pasos cada uno, con un índice de consistencia (CI) de 0,52 y de retención (RI) de 0,70. Observando la topología de ambos árboles *Prolicaprium specillatum* y ***Proterotherium cervioides*** son los taxones que

varían de un lugar a otro. *Proterotherium cervioides* puede ubicarse como grupo hermano del clado formado por *Pi. migueli*, (*L. lacerum* y *Pa. scamnata*) (nodo 5, árbol 1, fig. 19) ó bien aparecer como el taxón más basal del nodo 1, (árbol 2, fig. 20).

Brachytherium cuspidatum es el taxón hermano del clado que incluye a las especies del género *Neobrachytherium*, *Thoatheriopsis mendocensis*, *Diadiaphorus majusculus*, *Thoatherium minusculum*, *Eoauchenia primitiva* y *Epitherium laternarium* (nodo 7 del consenso estricto), el cual se encuentra sustentado por dos sinapomorfías: metacónulo unido al hipocono en M1-M2 (9¹) y poco desarrollado (10⁰).

Neobrachytherium ameghinoi aparece formando un clado con *N. ullumense* al tiempo que las otras dos especies de *Neobrachytherium* se ubican más basalmente.

Si bien *Neobrachytherium* aparece en la filogenia como un grupo parafilético, las similitudes morfológicas entre las especies reconocidas para el género son evidentes. En este sentido, proponer que *N. morenoi* y *N. intermedium* corresponderían a un género diferente es coherente con lo que se observa en esta hipótesis filogenética, pero de difícil argumentación.

Familia Macraucheniidae Gervais 1855

Antecedentes

El registro más antiguo de macrauquénidos corresponde a un espécimen de *Polymorphis* Roth 1899, procedente del Mustersense (Eoceno tardío) (Dozo y Vera, 2010). El cuadro clasificatorio presentado por Simpson (1945) contemplaba a este taxón dentro de la familia Proterotheriidae; sin embargo, Cifelli (1983, 1993) destacó que *Polymorphis* presentaba más afinidades con la familia Macraucheniidae (como ya lo había indicado Ameghino, 1904a).

La familia Macraucheniidae incluía originalmente tres subfamilias (Ameghino, 1902): Cramaucheniinae, Theosodontiinae y Macraucheniinae representadas por *Cramauchenia* Ameghino 1902, *Theosodon* Ameghino 1887b y *Macrauchenia* Owen 1838, respectivamente (Dozo y Vera, 2010).

Otros autores (Soria, 1981; Cifelli y Soria, 1983) consideraron sólo dos subfamilias: Cramaucheniinae (incluyendo Theosodontiinae) y Macraucheniinae, siendo probablemente ésta la clasificación más aceptada actualmente en vista del cuadro de confusión sistemático que rodea a la familia.

La subfamilia Cramaucheniinae incluye algunos de los representantes más primitivos y abarca el lapso temporal comprendido entre el Oligoceno y el Mioceno temprano: *Coniopternium* Ameghino 1895, *Cramauchenia*, *Phoenixauchenia* Ameghino 1904a, *Pternoconius* Cifelli y Soria 1983 y *Theosodon*. *Caliphrium* Ameghino 1895 es considerado *nomen dubium* por Cifelli y Soria (1983). La subfamilia Macraucheniinae se extiende desde el Mioceno tardío al Pleistoceno; Soria (1981) incluye en ella los géneros *Macrauchenia*, *Scalabrinitherium* Ameghino 1883a, *Oxydontherium* Ameghino 1883b, *Paranauchenia* Ameghino 1904a, *Promacrauchenia* Ameghino 1904a, *Cullinia* Cabrera y Kraglievich 1931, *Huayqueriana* Kraglievich 1934 y *Macraucheniopsis* Paula Couto 1945. Actualmente, también se considera en esta subfamilia a *Xenorhinotherium* Cartelle y Lessa 1988 y *Windhausenina* Kraglievich 1930.

En la provincia de Entre Ríos, los primeros estudios sobre los macraucheníidos se iniciaron con Bravard, tal como ocurrió con los proterotéridos. En 1858, este autor recogió de las barrancas del río Paraná fragmentos de dientes de un animal que identificó con el género europeo *Palaeotherium* y fundó la especie *P. paranense* (Bravard, 1858).

Ameghino (1883a) reconoció un nuevo género para la familia que denominó *Scalabrinitherium* en honor al profesor Pedro Scalabrini, quien había recolectado el material en las barrancas del río homónimo y definió la especie tipo *S. bravardi*. Manifestó, además, que a este nuevo género debían referirse los fragmentos reconocidos por Bravard (1858) como *P. paranense*.

Ese mismo año, Ameghino sumó nuevos ejemplares a *Scalabrinitherium bravardi* y fundó *Oxydontherium zeballosi* (Ameghino, 1883b). En 1885, Ameghino complementó la lista de Macraucheníidae del Terciario antiguo del Paraná con nuevos ejemplares de *Scalabrinitherium bravardi* y creó las especies *Scalabrinitherium rothi* y *Mesorhinus piramydatus*.

A fines de 1885, Burmeister publicó un trabajo sobre los fósiles de Paraná considerando los géneros *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium* idénticos a *Macrauchenia*, un género creado en 1838 por Owen a partir de restos colectados por Darwin en el Puerto San Julián (Santa Cruz). En este mismo trabajo, Burmeister cambió los nombres específicos *Scalabrinitherium bravardi*, *Scalabrinitherium rothi* y *Oxydontherium zeballosi* por los de *Macrauchenia paranensis*, *Macrauchenia media* y *Macrauchenia minuta*, respectivamente.

En 1886, Ameghino publicó una Memoria sobre los fósiles del Paraná refutando la crítica de Burmeister (1885) sobre la identidad de *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium* con respecto a *Macrauchenia*.

En 1889, Ameghino reunió en su tratado sobre Mamíferos fósiles de la República Argentina sus trabajos anteriores sobre Macraucheníidae. En él brinda una detallada descripción de los géneros y especies procedentes de Entre Ríos.

En 1891, Ameghino fundó *Scalabrinitherium denticulatum* que posteriormente transfirió a *Paranauchenia* permaneciendo como especie tipo de ese nuevo género (Ameghino, 1904a).

En 1894, Lydekker creó *Scalabrinia paranaensis* considerando sinónimos a *P. paranense*, *S. bravardi* y *M. paranensis*. Ese año, Ameghino (1894) publicó una crítica a este trabajo indicando las razones por las cuales no podía usarse esa especie y defendió su denominación de 1883(a), *Scalabrinitherium bravardi*. En este mismo trabajo, Ameghino (1894) ilustró un fragmento de cráneo y mandíbulas pertenecientes a *S. bravardi*.

En 1898, Ameghino brindó las características geológicas de lo que denominó Fm. Entrerriana y del Piso Mesopotámico e ilustró, entre otros taxones, un fragmento de cráneo y mandíbula que asignó a *S. bravardi*.

En 1904(a), Ameghino creó el género *Promacrauchenia* en base a un cráneo y dos fragmentos mandibulares procedentes de Monte Hermoso para la especie *Macrauchenia antiqua* que había sido fundada en 1887(a) a partir de un fragmento mandibular proveniente de los mismos niveles.

En 1904(b), Ameghino brindó detalles sobre la morfología de los molares superiores, describiendo los patrones de desplazamiento y evolución de las cúspides de ungulados, entre los que se cuentan los taxones reconocidos para Entre Ríos: *Scalabrinitherium*, *Oxydontherium*, *Paranauchenia* y *Promacrauchenia*.

En 1920(b), Frenguelli publicó su trabajo sobre la Geología de Entre Ríos y listó las especies que pudo reconocer en las vitrinas del Museo provincial de Entre Ríos, entre las cuales se encontraban: *Scalabrinitherium bravardi*, *S. rothii* y *Oxydontherium zeballosi*.

Fuera de la provincia de Entre Ríos, Kraglievich (1940) fundó una nueva especie de *Scalabrinitherium* (*S. ferreriai* Kraglievich 1932) en base a restos postcraneanos

En 1932, Rusconi describió una porción posterior de cráneo que asignó a *Scalabrinitherium bravardi* y con dudas una hemimandíbula. Además asignó también con dudas un fragmento mandibular al género *Promacrauchenia*.

Pascual y Odreman Rivas (1971) incluyeron dentro de la familia Macraucheniiidae del “Mesopotamiense” a los géneros: *Oxydontherium*, *Paranauchenia* y *Scalabrinitherium*. Paula Couto (1979) en su Tratado de

Paleomastozoología, mencionó estos tres géneros proporcionando breves características.

En su trabajo sobre los Litopterna del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de la Argentina, Soria (1981) brindó una breve diagnosis de los Macraucheniinae. En 1986, elevó a nivel de género a *Huayqueriana* procedente de Mendoza [anteriormente considerado un subgénero de *Promacrauchenia* por Kraglievich (1934)] y pasó a sinonimia de *H. cristata* (Rovereto, 1914) a *Macrauchenidia latidens* Cabrera 1939 de la Fm. Epecuén (Buenos Aires).

Cione *et al.* (2000), en el estudio de los vertebrados miocenos de Entre Ríos, dieron una lista de los Macraucheniidae, entre los que se cuentan seis géneros: *Scalabrinitherium*, *Oxydontherium*, *Mesorhinus*, *Paranauchenia*, *Promacrauchenia* y *Cullinia*, este último con dudas en el registro del “Mesopotamiense”.

Cerdeño *et al.* (2008) determinaron la presencia de *Oxydontherium zeballosi* en la Formación Río Quinto, provincia de San Luis, a partir de un cráneo y fragmentos de la mandíbula de un individuo juvenil. Este constituyó el primer hallazgo fehaciente que se reporta de la especie fuera de la provincia de Entre Ríos, ya que Kraglievich (1940) indicó con dudas su presencia en Uruguay a partir de un metatarsiano lateral.

En este capítulo se presenta una revisión detallada de gran parte de los materiales publicados e inéditos de los Macraucheniidae procedentes de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos y se comparan con otras especies de macrauquénidos sudamericanos.

Diagnosis (modificada de Paula Couto, 1979): litopternos de cráneo y cuello alargados, siendo el cráneo de forma particular, estrecho y bajo. Cresta sagital angosta o inexistente, con la región supraparietal, plana, corta y estrecha. Caja cerebral pequeña y rostro alargado. Región nasal muy modificada y huesos respectivos muy reducidos. Formas terminales del grupo con narinas externas situadas muy posteriormente, casi sobre las órbitas, lo que sugiere la presencia de

una proboscis. Molares superiores complejos, con cúspides externas cóncavas unidas por una cresta vertical y dos crestas transversales, fosetas de esmalte y otros accidentes coronarios secundarios. Molares inferiores bicrecientes, con trigónido y talónido subiguales, provistos o no de entocónido. Esqueleto semejante al de los perisodáctilos, principalmente a los tapires y caballos, pero por la estructura del carpo y del tarso se parecen al primitivo grupo de los condilartros. Miembros tridáctilos, estructuralmente mesaxónicos, aunque presentan caracteres particulares. Ulna y radio co-osificados en toda su extensión; tibia y fíbula soldadas sólo en los extremos.

Subfamilia Macraucheniinae Bordas 1939

Diagnosis (ampliada a partir de la de Soria, 1981): macraucheniinos de tamaño mediano a grande. Rostro alargado. Fosas nasales en posición dorsal, cercanas al nivel de las órbitas y posteriores a los maxilares muy proyectados dorsalmente. Nasales atrofiados. Sin cresta sagital. Arco cigomático corto. Órbitas cerradas o abiertas. Molares braquiodontes, protohipsodontes e hipsodontes, selenodontes. I1/i1-P1/p1 generalmente imbricados. P3 a M3 con fosetas en la cuenca del trígono; con cemento. Ulna y radio soldados. Tibia y fíbula soldadas en los extremos. Calcáneo masivo. Miembros tridáctilos.

Géneros incluidos

La subfamilia Macraucheniinae incluye los géneros *Scalabrinitherium* Ameghino 1883a, *Oxydontherium* Ameghino 1883b, *Paranauchenia* Ameghino 1904a, *Promacrauchenia* Ameghino 1904a, *Cullinia* Cabrera y Kraglievich 1931, *Huayqueriana* Kraglievich 1934, *Macraucheniopsis* Paula Couto 1945, *Xenorhinotherium* Cartelle y Lessa 1988, *Macrauchenia* Owen, 1838 y *Windhausenia* Kraglievich 1930. Los primeros cinco están registrados en el “Mesopotamiense” de Entre Ríos y se describen a continuación.

Scalabrinitherium Ameghino, 1883a

Scalabrinitherium Ameghino 1883a: 108; 1883b: 281; 1885: 82; 1886: 110; 1889: 309; 1894: 169; 1898: 574; 1904b: 473; Kraglievich, 1934: 42; Kraglievich, 1940: 72; Mones, 1986: 141.

Palaeotherium Bravard 1858: 45; Burmeister 1876: 244.

Macrauchenia Owen. Burmeister 1885: 133.

Scalabrinia Lydekker 1894: 69.

Especie tipo: *Scalabrinitherium bravardi* Ameghino 1883a.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. "Mesopotamiense", base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnos: Frontales ligeramente convexos, delimitados lateralmente por crestas parietales que se aproximan en la región posterior sin juntarse. Límite posterior de la abertura nasal en forma de M amplia. Apófisis paraoccipitales comprimidas lateralmente. Cóndilos robustos con faceta articular convexo-cóncava. Contorno dorsal anterior convexo desde los incisivos hasta P2-P3, luego plano. Paladar angosto en la región de los incisivos, ensanchado en P1 y nuevamente angosto hasta el P3. Forámenes incisivos colocados más hacia atrás que en *Oxydontherium*. Surcos palatinos hasta el lóbulo anterior del M2. Final del paladar entre M2-M3. Incisivos superiores arqueados, divididos internamente por una columna central y con cíngulo externo desarrollado. Caninos incisiviformes con cíngulos desarrollados. DP2-DP3 rectangulares, con cara labial cóncava. P1 sin cúspula accesoria. P3-P4 con parastilo proyectado y P4 sin hipocono. M1-M2 con dos lóbulos subiguales, rectangulares, hipocono próximo al protocono y anterior al metacono. M3 pequeño con lóbulos desiguales. Incisivos y caninos inferiores similares a los superiores, pero los incisivos son rectos. Los dp1-dp2 son convexos labialmente, separados y con cíngulos desarrollados. Los dp3-dp4 son alargados, con paracónido y parastílido, dp3 con esbozo de ectofléxido.

Premolares inferiores con cíngulo desarrollado; el cíngulo labial del p3 se desprende de la corona formando una pequeña fosétida. El p4 dividido externamente en dos lóbulos subiguales, con el hipolofúlido más corto que el paralófido. Los m1-m2 con trigónido redondeado y talónido agudo labialmente, metacónido alto y ancho, entocónido unido al hipolófido por un entolófido. El m3 con metacónido más delgado que en m2, talónido agudo labialmente, ectofléxido amplio e hipolofúlido corto, entocónido atenuado en la base de la corona. Premolares y molares con dos raíces.

Comentarios: Ameghino reconoció para este género dos especies (*S. bravardi* y *S. rothii*). El tamaño fue la única diferencia que halló para separarlas, siendo *Scalabrinitherium bravardi* de tamaño mayor que *S. rothii*. Scott (1910), Soria (1986), Cartelle y Lessa (1988) y Saint-André (1994) consideraron la diferencia de tamaño como carácter válido para reconocer especies dentro de los Macraucheniinae. El presente estudio revela dos grupos de ejemplares similares morfológicamente, cuyas medidas dentarias superiores e inferiores indican una diferencia de tamaño del 20%. Esta diferencia se interpreta como otro posible caso de dimorfismo sexual similar al planteado para los Proterotheriidae. En ese apartado, se ha puesto de manifiesto que en el registro fósil las diferencias en el tamaño y ciertos caracteres osteológicos son susceptibles de utilizarse como indicadores de dimorfismo sexual (McDonald, 2006). En el caso particular de los Macraucheniidae, la bibliografía consultada ha proporcionado dos antecedentes. Uno de ellos habla sobre un potencial caso de dimorfismo sexual para un macrauquénido del Plioceno de Uquía, Jujuy (Fernández de Álvarez, 1958). En este trabajo, la autora asigna con reservas un semilunar a *Promacrauchenia* (*Pseudomacrauchenia*) *yepesi* Kraglievich 1930, ya que la medida transversal de la pieza es comparable a la de este taxón, aunque algo mayor anteroposteriormente, y sostiene que la mayor robustez del individuo podría atribuirse a diferencias sexuales. El otro trabajo corresponde a Paula Couto (1945), quien plantea un caso de dimorfismo sexual entre especímenes del género *Macrauchenia* en base a diferencias de tamaños craneales y postcraneales. Los

resultados de su estudio le permiten interpretar que el individuo de tamaño mayor y rostro más corto y fuerte sería un macho (MLP 12-2465, ingresado como *Macrauchenia* sp.) y el de talla menor, con rostro alargado y grácil sería hembra (MLP 12-1424, ingresado como *M. patachonica*), reconociendo unos y otros como de la misma especie, *M. patachonica*.

Los gráficos de dispersión realizados, utilizando como variables la longitud y la anchura de las últimas tres piezas dentarias superiores y las dos inferiores de los macrauquénidos entrerrianos del género *Scalabrinitherium*, indican una separación de los lotes de datos que apoya la idea del dimorfismo sexual (Anexo, 8.3.1, 8.3.2). Por lo tanto, la ausencia de diferencias morfológicas que justifiquen dos especies permite pensar que las variaciones métricas responden a un dimorfismo sexual intraespecífico donde *S. bravardi* tiene prioridad de nombre sobre *S. rothii* convirtiéndose en su sinónimo.

Scalabrinitherium bravardi Ameghino 1883a

Láminas 9-10

Scalabrinitherium bravardi Ameghino 1883a: 108; 1883b: 281; 1885: 82; 1886: 110; 1889: 317; 1894: 171; 1898: 574; 1904b: fig. 208, 562; Rusconi 1932: 4, 12; Mones 1986: 141.

Palaeotherium paranense Bravard 1858: 45; Burmeister 1876: 244.

Macrauchenia paranensis Burmeister 1885: 133.

Scalabrinia paranaensis (Bravard) Lydekker 1894: 69.

Scalabrinitherium rothii Ameghino 1885: 93; 1886: 137; 1889: 325; 1904b: figs: 82, 257, 258, 561, 563, 564; Mones 1986: 141.

Macrauchenia media Burmeister 1885: 134.

Holotipo: MLP M-143 ó MACN PV 4414 (calcos), fragmento de maxilar izquierdo con M1-M2.

Holotipo de *Scalabrinitherium rothii*: fragmento de maxilar con los cuatro últimos dientes. Museo de Copenhague (Dinamarca).

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnos: igual que la del género por monotipia.

Material referido.

Fragmentos craneales: MACN PV 13082, porción posterior de cráneo; MACN PV 8903, fragmento anterior de cráneo con las series P3-M3 derecha y P4-M3 izquierda; calco MLP M-139 (ó MACN A-1270), fragmento anterior de cráneo con premaxilares, parte anterior de maxilares y paladar con I1-P3 de ambos lados, muy desgastados.

Dentición superior: MACN PV 13167, fragmento de maxilar izquierdo con DC-DP1:

I1 aislados: MACN PV 1067; MACN PV 2486; MACN PV 4344; MACN PV 4348; MACN PV 4350; MACN PV 3716, MAS PALEO-VERT 413. I2 aislados: MACN PV 4369; MACN PV 4371; MACN PV 2584; MAS PALEO-VERT 409; MACN PV 3729, DI2? derecho aislado; MACN PV 3710; MACN A-1552 (calco), I3 derecho aislado; MACN PV 4367, C izquierdo aislado; MAS PALEO-VERT 422, fragmento de maxilar derecho con DP2-DP4 y M1 en erupción; MACN PV 1065, fragmento de maxilar izquierdo con DP3-DP4; MACN PV 12276, fragmento de maxilar derecho con DP4-M1; MACN PV 13165, fragmento de maxilar derecho con DP4-M1. P1 aislados: MLP 41-XII-13-304; MACN PV 1061; MLP 52-X-1-80a. P2 aislados: MACN PV 2487; MACN PV 3756; MLP 52-X-1-71a; MAS PALEO-VERT 405; MAS PALEO-VERT 415. P3 aislados: MACN PV 1066; MLP 41-XII-13-307; CPKTV 001; CPKTV 002; MACN A-1574 (calco) (igual a MAS PALEO-VERT 407); MACN PV 4406. P4 aislados: MACN A-1577; MACN PV 1063; MLP 52-X-1-80b; MACN PV 9146; MLP 12-1480 fragmento maxilar izquierdo con parte de P4 y M1-M3; MACN PV 4443, fragmento de maxilar derecho con P3-M2; MACN PV 4430, fragmento de maxilar derecho con P4 roto y M1 completo, gastados; MACN PV 13163,

fragmento de maxilar derecho con M1 roto y M2 completo. M1 aislados: MACN A-1443; MACN A-1541; MACN PV 3757 (fragmento); MACN PV 13170; MACN PV 13183; MACN PV 3748; MACN PV 1056. M2 aislados: MACN PV 13174; MACN PV 13175; MACN PV 13176; MACN PV 13184; MACN PV 6603; MACN PV 3758, (sin la región anterior); MACN PV 12263a; MACN PV 12263b; MACN PV 9147; MACN PV 9143; MACN PV 2579; MACN PV 3755; MACN PV 13197; MACN PV 1053; MLP 41-XII-13-309; MLP 41-XII-13-311; MACN PV 3737; MACN PV 2488. MACN PV 17744, fragmento de maxilar derecho con M2-M3. M3 aislados: MLP 52-X-1-71b; MACN PV 3754; MACN PV 4425; MACN PV 6606; CPKTV 003; MACN PV 2490; MACN PV 4385.

Dentición inferior: i1 aislados: MACN A-1549 (=MLP M-157); MACN PV 1058; MACN PV 4351. MACN PV 9157, i2? aislado. i3 aislados: MACN A-1575; MACN PV 9154. Caninos: MACN PV S/Nº3; MAS PALEO-VERT 410. MACN PV 4437, fragmento mandibular derecho con parte de la sínfisis y dp1-dp3; MLP 12-106a, dp3-m1 y trigónido de m2 derechos en fragmento mandibular; MLP 64-XI-10-3, corona de d4 derecho aislado. MACN PV 13169, p1 derecho en fragmento mandibular con alvéolo de p2 y raíces de p3 y p4. p1 aislados: MACN A-1450; MACN PV 9153; MACN PV 2583; MACN PV 13193. p2 aislados: MACN PV 9152; MACN A-1444-1445 (2 p1?); MACN A-1446-1447 (2); MACN A-1448-1449 (2 p2?); MACN PV 2585; CPKTV 004; MACN A-1544; MACN PV 13200, fragmento mandibular izquierdo con p2-m3. p3 aislados: MAS PALEO-VERT 403; MAS PALEO-VERT 404; MAS PALEO-VERT 416, MACN PV 3725; MACN PV 3739, p3 (en fragmento de mandíbula); MACN PV 13182; MLP 41-XII-13-310, p3 y p4 (p4 sin cíngulo labial ni lingual posterior) en fragmento mandibular derecho con parte de la sínfisis y raíces de c, p1-p2; MLP 69-XII-2-12, fragmento mandibular derecho con p3-m1; MLP 69-XII-2-13, fragmento de rama mandibular con p4; m1 aislados: MACN PV 1060; MACN PV 2589; MACN A-1573; MACN PV 2586; MACN PV 4740; MACN PV 9247; MACN PV 4381. CPKTV 005, fragmento mandibular derecho con p4-m2; MACN PV 4086, fragmento mandibular derecho con talónido de d4, m1 y m2 completos, MACN PV 13168, fragmento mandibular derecho con m1-m2; m2 aislados: MACN PV 3744; MACN PV 3745; MACN PV 2588; MACN

PV 12260a; MLP 69-XII-2-2; MLP 52-X-1-71c; MACN PV 13185; MLP 81-XI-29-6; MACN PV 1059; MACN PV 2587; MACN PV 4390. MLP 69-XII-2-1, fragmento mandibular derecho con m2-m3; m3 aislado: MACN PV 4419.

Descripción

El fragmento posterior de cráneo (MACN PV 13082) presenta las suturas entre los huesos bien diferenciadas, por lo que se puede considerar un individuo juvenil o subadulto.

En vista dorsal, los frontales son algo convexos y están delimitados lateralmente por las crestas parietales que se aproximan en la región posterior, pero no llegan a juntarse, sino que concluyen en las crestas laterales del occipital. Los frontales también delimitan anteriormente la abertura nasal que tiene forma de M amplia, al igual que en el ejemplar MACN PV 8903.

En vista posterior, el occipital presenta una cresta media que termina en el *foramen magnum*, de contorno circular. También se observan fragmentos de las dos apófisis paraoccipitales, comprimidas lateralmente, ubicadas a ambos lados de los cóndilos. Éstos son robustos y tienen una faceta articular convexa que empieza en la parte posterior y continúa en la ventral donde se torna cóncava.

Lateralmente, conserva un fragmento del arco cigomático derecho, conformado por la cresta aliforme del escamoso. La porción plana del escamoso se alarga hacia atrás donde se aprecian dos forámenes en la región superior, casi en el límite con el parietal. Las apófisis postglenoideas son cortas, redondeadas y comprimidas anteroposteriormente. Las apófisis mastoideas son estrechas, cortas, ubicadas frente a las paraoccipitales y separadas de ellas por el *sulcus facialis* (?).

En vista ventral se observan el basiesfenoides y el basioccipital separados por un estrecho surco, lo que también confirma la temprana edad del individuo. No obstante, ambos huesos están ya formados completamente (ver discusión).

El fragmento de cráneo MACN PV 8903, perteneciente a un individuo adulto, conserva parte de los maxilares con las series P3-M3 derecha y P4-M3 izquierda. En vista lateral el borde superior desciende desde el frontal en forma continua. No se conservan los arcos cigomáticos ni la región posterior del cráneo.

Si bien las órbitas no se han conservado, el borde anterior de la órbita derecha se sitúa a nivel del mesostilo del M3. El orificio maxilar se ubica a unos 2 cm por encima del M2.

En vista dorsal, la abertura nasal está limitada lateralmente por los maxilares cuyos bordes permanecen paralelos hasta la región anterior donde se curvan y convergen a la altura de P3-P4. La abertura llega hasta la región posterior correspondiente a las órbitas.

En vista ventral, el paladar se ensancha de premolares a molares (tabla 8.2.3). Se observan los surcos palatinos que alcanzan el lóbulo anterior del M2 y el final del paladar se ubica entre M2-M3. También se aprecia la lámina del vómer y parte del basiesfenoides.

El fragmento anterior de cráneo MLP M-139 (calco) conserva los premaxilares y los maxilares, pero la sutura entre ellos no se aprecia en el ejemplar. El contorno dorsal es regularmente convexo desde los incisivos, pero a la altura de los P2-P3 se torna más bien plano y no hay vestigios de fosa nasal. La región anterior del cráneo se ensancha gradualmente desde los incisivos hacia los premolares.

En norma lateral, el cráneo disminuye en altura desde la zona de los P3 (alrededor de 45 mm) para deprimirse notablemente a nivel de los incisivos (22 mm entre I2-I3).

Ventralmente, el paladar es angosto en la región de los incisivos 1 y 2, luego se ensancha hasta el nivel del P1 para volver a angostarse hasta el P3. Los orificios incisivos forman dos canales angostos que se extienden posteriormente a ambos lados del paladar. Los surcos palatinos no se distinguen claramente. Los primeros incisivos están separados por un diastema de 13,86 mm. Entre el I1 y el I2 hay un diastema más corto que el que se observa entre el I2 y el I3. El ancho del paladar a la altura de los I2 es: 30,09 mm; de los C: 42,16 mm; P1: 40,25 mm; P2: 35,89 mm; P3: 34,58 mm.

Dentición superior

El DC (MACN PV 13167) es un diente incisiforme. Presenta la cara labial convexa con una cúspide principal y un cíngulo bien desarrollado que asciende por la corona posteriormente. Por la cara lingual el cíngulo asciende en la porción media describiendo como una cúspula triangular tenue. Presenta una sola raíz surcada lingualmente. Está separado del DP1 por un diastema de 7,82 mm. El DP1 es de mayor tamaño respecto al anterior. En vista oclusal, una foseta anteroposterior divide al diente en dos y está delimitada lingualmente por un cíngulo. Tanto el DC como el DP1 presentan las superficies de la corona rugosas y los bordes anteriores (sin desgaste) crenulados.

Cada uno de los incisivos superiores describe una arcada característica conformada por la raíz y la corona que los diferencia de los inferiores que son rectos. Presentan una única raíz y los cíngulos labial y lingual bien desarrollados. El tamaño va en aumento del primero al tercero, pero la morfología se mantiene constante. La pared externa de la corona es convexa y presenta una cúspide principal desplazada hacia adelante. El borde oclusal posterior es el que presenta generalmente mayor desgaste. Lingualmente están divididos por una columna central que parte de la base y llega a la cúspide labial.

MACN PV 3729 es un incisivo deciduo. Presenta las características de un incisivo definitivo, pero sobre la cara labial se puede apreciar una rugosidad en toda la superficie y no manifiesta signos de desgaste oclusal. El cíngulo lingual está más desarrollado que el labial.

Otro resto perteneciente al Museo Serrano (MAS PALEO-VERT 409) presenta algunas particularidades respecto a los otros incisivos superiores señalados, ya que el cíngulo labial no está muy desarrollado y el lingual, en la parte medio-basal de la corona, asciende como una cúspula triangular de donde surge una arista que llega al ápice de la corona, dividiéndola en dos superficies cóncavas. Este diente presenta importantes similitudes con el figurado por Ameghino (1889) en la lám. 70, figs. 8 y 8a perteneciente a *S. bravardi*.

Los caninos son incisiviformes. Los cíngulos labial y lingual están presentes y el labial puede dibujar una trayectoria irregular. Presentan una sola raíz con un surco lingual longitudinal que no llega a dividirla.

Los caninos del ejemplar MLP M-139 son mayores que el I3 pero menores que el P1 que le sigue. En función del avanzado grado de desgaste que presenta el ejemplar, sólo es posible indicar que presentan los restos de la corona de contorno elipsoidal, más gastada en la porción posterior del diente, con un fuerte cíngulo labial (más notable en el canino derecho) y la raíz con un surco interno (apreciable en el canino izquierdo). Las medidas indican que estos caninos son similares a MACN PV 4367 (tabla 8.2.4.1).

El ejemplar MACN PV 4367 presenta la morfología general de un canino. No obstante, las raíces, si bien están muy juntas, permanecen separadas. Dicha separación es mayor por la cara lingual. Por la cara labial comienza más lejos de la corona con respecto al lado lingual que lo hace cerca de la base. Esta característica puede responder a una variante individual. Se descarta la posibilidad de que corresponda a un P1, dado que estos dientes son más anchos bucolingualmente, entre otras características que se detallan más adelante.

El DP2 (MAS PALEO-VERT 422) es un diente de contorno rectangular con la cara labial muy cóncava, en la que se aprecia el paracono destacado y desplazado anteriormente, el parastilo proyectado y un esbozo de mesostilo. En vista oclusal, el diente se ensancha desde la región anterior hacia la posterior que incluso es más redondeada. Un reborde lingual de esmalte comienza en la base del parastilo y forma el límite lingual de una foseta que se extiende desde la región anterior hasta pasada la porción media del diente. El mismo reborde continúa por la cara lingual y llega al borde oclusal del metastilo. Otra foseta más pequeña y circular se ubica en la región posterior del diente, donde presenta mayor desgaste.

El DP3 (MAS PALEO-VERT 422, MACN PV 1065) presenta la concavidad labial más acentuada y el mesostilo más destacado formando una V con la proyección del parastilo. En vista oclusal MAS PALEO-VERT 422 presenta tres fosetas: una anterolabial muy pequeña, casi sobre el borde anterior del diente; otra en posición central, dividida por una cresta; y una tercera en posición

posterolingual. En MACN PV 1065 las fosetas anterolabial y posterolingual han desaparecido producto del desgaste mayor que presenta. Por la cara lingual y en posición media basal (cerca de la raíz), ambos ejemplares presentan una foseta dividida por una fina cresta que podría interpretarse como la foseta anterolingual característica del P3.

El DP4 presenta prácticamente la misma morfología que un M1, sólo que es de tamaño menor y contorno trapezoidal, con la cara labial más ancha que la lingual. Por la cara labial se aprecian claramente los tres estilos. En vista oclusal se observan cinco fosetas: una central circular, una pequeña anterior frente al paracono, cuyo borde lingual está limitado por el paracónulo (ausente en MACN PV 13165 por el desgaste mayor) y tres sobre la cara lingual. De estas tres, dos son de tamaño mayor y se ubican anterior y posteriormente sobre el lado lingual; la restante, más pequeña, está en medio del protocono y el hipocono.

Este diente presenta sobre la cara lingual, entre el límite de la corona y la raíz, el cordón de esmalte “festoneado” (salvo en MACN PV 13165) que se aprecia también en los definitivos. La serie DP2-DP4 presenta un fuerte cíngulo labial que bordea la corona.

P1-P2 con dos raíces. Aunque similares morfológicamente, el P2 es de tamaño mayor. La cara labial es convexa en la porción anterior y con una leve concavidad en la posterior. El cíngulo labial es prominente y rodea la corona. El cíngulo lingual forma la pared interna del diente y delimita dos fosetas. Estos dientes, cuando están desgastados, presentan en vista labial un contorno triangular con el ápice del triángulo desplazado anteriormente. Cuando la pieza presenta poco desgaste (MLP 52-X-1-80a; MACN PV 3756), se pueden apreciar dos fosetas profundas unidas: una anterior alargada en sentido anteroposterior y otra posterior alargada en sentido buco-lingual. Dichas fosetas se acaban aislando como consecuencia del desgaste y, en ese caso, la foseta anterior es la de tamaño mayor. La figura oclusal se ensancha de adelante hacia atrás, característica que se acentúa con el uso.

En la porción medio-lingual del P1 MACN PV 1061 hay una “elevación” que tiende a dividir al diente en dos; anterior a la misma hay una leve concavidad.

MLP 41-XII-13-304 es un P1 de tamaño considerable. Presenta un cíngulo labial muy desarrollado que se eleva sobre la cara labial anterior de la corona donde se aprecia una cúspide aguda. En vista oclusal se aprecian dos fosetas, una anterior y otra posterior más profunda separadas por una cúspide media. La base de la corona está rodeada por una superficie “festoneada” a modo de cíngulo que la separa de la raíz, ausente en la cara labial. La cara lingual de la corona es mucho más baja que la labial. Una característica particular de este diente es que presenta una sola raíz surcada lingualmente. En principio, esta particularidad permitiría suponer que se trata de un canino, pero la morfología general del diente, su parecido a otros P1 (ej. MACN PV 13671) y sus medidas indican que se trata de un primer premolar.

Los P3 pueden tener dos o tres raíces y el cíngulo labial desarrollado. MACN PV 1066, MACN A-1574 y CPKTV 001 son los restos en los que se pueden apreciar las tres raíces por tratarse de piezas aisladas. Una raíz cónica ocupa la posición medio-lingual, las otras dos se ubican en posición antero y posterolabial, de las cuales la anterior es más larga y algo curva, ambas comprimidas en sentido anteroposterior. Los ejemplares CPKTV 002, MACN A- 1574 y MACN PV 4406 presentan la raíz medio-lingual fusionada a la posterolabial. A su vez en CPKTV 002, una concavidad, que no llega a dividir las, indica el lugar de unión.

En coronas con poco desgaste (MACN PV 4443, MLP 41-XII-13-307), la cara labial presenta un parastilo proyectado que forma una fuerte concavidad en la región anterior del diente (más destacada en MLP 41-XII-13-307) y una cúspide principal central. En dientes más gastados (CPKTV 001) estas características, aunque presentes, están menos acentuadas y la cúspide principal está desplazada hacia adelante. En vista oclusal se observan generalmente tres fosetas; una en la región anterior, comprimida bucolingualmente y limitada por dos crestas muy finas, otra en la porción posterior, más amplia y profunda. La tercera ocupa una posición anterolingual, es de forma circular u ovoide, profunda, y se ubica más cerca de la base de la corona. Cuando el diente presenta importante desgaste (MACN PV 1066), la tercera foseta es la que permanece junto a una foseta central pequeña que se interpreta como vestigio de la posterior (MACN PV

1066); en dientes menos gastados (CPKTV 002) también se presentan vestigios de la ubicada en la región anterior. En este último ejemplar, la foseta anterolingual está dividida en forma desigual por una cresta (similar a lo que se observa en el DP3 de MAS PALEO-VERT 422).

El contorno de los P3 es recto en la cara anterior y circular desde el ángulo anterolingual hasta el metastilo. Al igual que en los P2, la base de la corona está rodeada por una superficie “festoneada” (apenas perceptible en MACN PV 4443) anterior, lingual y posteriormente.

Una particularidad del P3 de MACN PV 8903 es que, en lugar de una foseta, un reborde cingular se extiende posteriormente desde la región anterolingual hasta pasado el protocono.

Los P4, al igual que los P3, tienen tres raíces. Los tres estilos están bien desarrollados pero el parastilo se proyecta un poco más, lo que trae aparejada una mayor distancia entre la concavidad que se forma entre mesostilo y parastilo respecto de la formada entre mesostilo y metastilo. Presentan un contorno cuadrangular con el cíngulo labial bien desarrollado. En vista oclusal se observan generalmente tres fosetas: una pequeña circular central y otras dos elípticas y más grandes, ubicadas en los ángulos anterolingual y posterolingual. De estas últimas, la anterolingual está más desplazada lingualmente. Cuando el diente no ha sufrido desgaste, se puede observar una cuarta foseta pequeña, abierta anteriormente y paralela al paracono. Carece de hipocono. El protocono adquiere una posición centro-lingual frente a la foseta central. La línea formada por protocono, paracono y parastilo, junto con la que se forma entre protocono, metacono y metastilo forman una V. En MACN PV 9146, MACN PV 1063 y MLP 52-X-1-80b aparece el reborde festoneado que recorre la base del diente, menos en la cara labial. La raíz media lingual es más ancha que las dos externas.

MACN PV 9146, además de no tener desgaste ni raíces, tiene la particularidad de que el lado labial de la corona es muy alto. Las tres fosetas típicas son muy profundas, se observa una cuarta frente al paracono (roto) pero no está cerrada completamente (como en MACN PV 4443) dado que falta el lofo que une el paracónulo al paracono. Además, MACN PV 9146 es más rectangular y la

concauidad entre los estilos labiales no es muy marcada como en MACN PV 1063 y MLP 52-X-1-80b. No obstante estas diferencias con los otros P4 asignados a *Scalabrinitherium*, la conformación general de MACN PV 9146 es similar y las medidas tampoco son demasiado disímiles. Por lo tanto, se opta por mantenerlo dentro de este taxón.

Los M1-M2, al igual que el P4, presentan dos lóbulos subiguales. Los tres estilos labiales están bien desarrollados y unidos en la base de la corona por un fuerte cíngulo. En algunos casos, el M1 presenta el parastilo más proyectado (MACN PV 13183, MACN PV 13170). Son de contorno rectangular aunque el M1 es un poco más corto anteroposteriormente y de tamaño menor. Son dientes protohypsodontes, con paracono y metacono seleniformes. Las cúspides internas se unen a las externas a través de crestas que delimitan profundas fosetas. El hipocono se ubica próximo al protocono, separados por una foseta mediolingual circular y pequeña, pero siempre anterior al metacono.

En vista oclusal presentan generalmente cuatro fosetas. Una pequeña, circular, está ubicada en el centro del diente y puede llegar a desaparecer con el desgaste. Otras dos se disponen en los ángulos linguales anterior y posterior del diente y son de tamaño mayor y alargadas. La anterior tiene una posición más lingual que la posterior y se extiende hacia el parastilo, característica que se observa mejor en piezas con poco desgaste (MACN PV 2579, MACN PV 1053, MACN PV 3755). La cuarta foseta pequeña se dispone por debajo de la cresta que une el protocono y el hipocono (MACN PV 12276, MACN PV 8903, MAS PALEO-VERT 422, MACN PV 4443, MACN PV 4414, MACN PV 3748, MACN PV 1056, MACN PV 12263a, MACN PV 12263b, MACN PV 13163, MACN PV 13176).

Una característica de molares con poco desgaste es la presencia de una quinta foseta anteromedial accesoria, circular y pequeña frente al paracono y dos rebordes de esmalte, uno anterior y otro posterior limitando dos valles delgados que desaparecen con el uso (MAS PALEO-VERT 422, MACN PV 12276, MACN PV 4414, MACN PV 4443, MACN PV 3755, MACN PV 2579, MACN PV 1053, MACN PV 13197, MLP 41-XII-13-309, MACN PV 9147, MACN PV 13163, MACN PV 13176).

Los ejemplares MACN PV 9147 y MACN PV 2488 son sólo coronas de M2 sin desgaste. En ellos se observan bordes crenulados en todas las cúspides y en las crestas que las unen; la foseta medial anterior frente al paracono posee la región anterior abierta. Una característica peculiar de estos dientes, además, es la presencia de pliegues labiales del paracono y del metacono apenas marcados. Estas características indican que podría tratarse de dientes en germen.

La mayoría presenta depósitos externos de cemento.

Los M3 son más cortos que los M2 y se implantan de manera oblicua en el maxilar. Presentan los lóbulos desiguales. La distancia de la concavidad labial formada entre el mesostilo y el parastilo es mayor que la que se forma entre mesostilo y el metastilo, debido al menor desarrollo del metastilo. El paracono está más extendido que el metacono, el cual se sitúa sobre la porción posterior del molar sobre la línea media longitudinal. El contorno es trapezoidal, más ancho adelante que atrás. El paracónulo se sitúa apenas anterior al paracono.

Al igual que en los molares anteriores, en dientes con poco desgaste pueden observarse cinco fosetas ubicadas prácticamente en las mismas posiciones. Una diferencia con los M1-M2 es que la pared anterolingual de la foseta anterior es más alta que la posterior (MACN PV 2490, CPKTV 003, MLP 52-X-1-71b, MACN PV 3754). En dientes con poco desgaste (MACN PV 2490, MACN 17744, MLP 12-1480, MLP 52-X-1-71b), la foseta medial anterior está abierta anteriormente y comunicada a la foseta anterolingual; no obstante, con el desgaste, tiende a desaparecer (MACN PV 8903, MACN PV 3754, MACN PV 4425, MACN PV 6606). En CPKTV 003, la foseta es muy pequeña y perfectamente circular.

El ejemplar MLP 52-X-1-71b presenta en el borde lingual posterior una cúspula basal que no se aprecia en los restantes M3 y que puede responder a una variante individual, dado que el resto de los caracteres se mantiene.

Las tres raíces son más robustas que en los molares anteriores.

Dentición inferior

Los incisivos inferiores son morfológicamente similares a los superiores pero carecen de la arcada típica de aquéllos.

Los caninos inferiores también son incisiformes como los superiores. Son dientes comprimidos bucolingualmente, incluyendo la raíz que presenta un surco lingual.

Entre los caninos sólo pueden identificarse dos ejemplares, uno perteneciente al MACN (MACN PV S/Nº 3) y otro al Museo Serrano (MAS PALEO-VERT 410). El del MACN es más pequeño y presenta más desgaste. Además, la columna media lingual está más desarrollada en el ejemplar del Museo Serrano. El cíngulo labial es oblicuo, desciende desde la región anterior a la posterior del diente. El lingual describe una trayectoria regular en MAS PALEO-VERT 410 pasando sobre la columna media y en el MACN PV S/Nº3 asciende en la región de la columna describiendo como un pico.

El dp1 (MACN PV 4437) presenta la cara labial convexa con un cíngulo marcado que asciende por la corona en la región anterior. En vista lingual, la columna media divide a la corona en dos cavidades, la anterior de tamaño mayor.

El dp2 (MACN PV 4437) está separado del anterior por un corto diastema. Es mayor que el dp1 y la cara labial es convexa, con un fuerte cíngulo que se hace más grueso en la región posterolabial del diente. El metacónido es ancho en la parte basal y se une a la pared externa del diente, dividiéndola en dos valles desiguales; siendo el anterior más amplio y profundo que el posterior. El cíngulo lingual es sinuoso y contacta anterior y posteriormente con el labial.

Los dp3 y dp4 (MACN PV 4437, MLP 12-106a y MLP 64-XI-10-3) son dientes alargados anteroposteriormente, de corona baja y presentan la región anterior del paralófidio bifurcada en paracónido y parastílido.

El dp3 es más corto anteroposteriormente que el dp4 y externamente presenta un esbozo de ectofléxido. El talónido presenta mayor superficie de desgaste, por lo que el valle posterior ha quedado reducido a un pequeño entrante posterolingual. Un cíngulo bien desarrollado bordea todo el diente. Además, el

cíngulo labial del dp3 de MLP 12-106a es más grueso y está al mismo nivel en ambos lóbulos.

El dp4 presenta el trigónido redondeado labialmente y más largo que el talónido, cuyo borde labial es más bien agudo como en los molares definitivos. De las cinco cúspides linguales que se pueden observar, el metacónido es la más elevada y piramidal. Como en el diente anterior, un cíngulo bordea la base del diente. En MLP 64-XI-10-3 tiende a desaparecer en la base del metacónido.

Los ejemplares MLP 12-106a y MACN PV 4437 presentan la mandíbula de baja altura. Por tratarse de especímenes juveniles que se incluyen en *Scalabrinitherium* esta característica puede responder a la edad del ejemplar. La altura de la mandíbula medida por el lado lingual a nivel de la raíz posterior del dp3 es de 36 mm en ambos ejemplares. No existe imbricación en la serie dp1-dp3 de MACN PV 4437 y el ectofléxido del dp3 está apenas marcado como en MLP 12-106a.

Los p1 tienen la cara labial convexa y el contorno triangular. Un cíngulo bien desarrollado rodea casi toda la corona; en la cara labial presenta una trayectoria oblicua (o irregular en MACN A-1450 y MACN PV 13193) que desciende desde la región anterior hacia la posterior del diente donde vuelve a subir. Por la cara lingual se aprecia una columna media que divide a la corona en dos cavidades, siendo la anterior de tamaño mayor. El cíngulo pasa por encima de la columna media y su trayectoria es sinuosa. El p2 es similar al anterior pero algo mayor y más ancho en la región posterior. Además, el cíngulo labial sobresale más posteriormente y dibuja una trayectoria apenas sinuosa; el lingual asciende a la altura de la columna media delimitando dos fosetas en la base de las concavidades; la foseta posterior es más grande y profunda que la anterior.

La corona del p3 en vista labial es triangular, convexa y con un fuerte cíngulo que se desprende en la región posterior de la corona formando una pequeña fosétida. En vista lingual, la columna media es gruesa en la base y un cíngulo lingual sinuoso recorre dicha cara.

Los ejemplares MLP 41-XII-13-310, MACN PV 3725, MACN PV 3739 y MACN PV 13182 son similares entre sí, pero difieren del p3 de MLP 69-XII-2-12

porque en ellos el paralófidio se curva lingualmente, mientras que en MLP 69-XII-2-12 permanece más recto. Además, el valle posterolingual de este último es mayor y más profundo que en los tres ejemplares mencionados, lo que puede deberse al menor desgaste que presenta.

Los p4 (MLP 69-XII-2-12, CPKTV 005, MLP 69-XII-2-13) son molariformes y están divididos externamente por un ectofléxido en dos lóbulos subiguales. El contorno del trigónido es más redondeado que el del talónido, el cual es más agudo a la altura del hipocónido y más ancho bucolingualmente. El hipolofúlido es más corto que el paralófidio, salvo en MLP 69-XII-2-13. Los cíngulos están bien desarrollados. El cíngulo que delimita los valles linguales es más grueso en la base y porción ascendente del valle posterior.

El ejemplar MLP 69-XII-2-13 presenta mayor desgaste y por este motivo manifiesta diferencias en la región posterior respecto de MLP 69-XII-2-12. El cíngulo posterolingual ha sido alcanzado por el desgaste, haciendo que el hipolofúlido se extienda y el hipoconúlido alcance el nivel del metacónido, a diferencia de los otros p4 donde el hipolofúlido es corto.

Los molares inferiores presentan un entocónido notorio en forma de pilar cónico unido al hipolófidio por un entolófidio, salvo en el m3 MLP 69-XII-2-1 y MACN PV 4419, donde es más delgado y no alcanza el borde lingual del diente. Los m1-m2 son prácticamente iguales aunque los m2 son algo mayores (tabla 8.2.4.2). Presentan el trigónido de contorno labial redondeado en comparación con el talónido que es más agudo. Con excepción del metacónido, que es la cúspide más ancha y alta cuando el diente no presenta desgaste (MACN PV 9247, MACN PV 1059, MACN PV 1060, MACN PV 2588, MACN PV 2589, MACN PV 4086, MACN PV 13168, MACN PV 13185), el paracónido y el hipoconúlido tienen un desarrollo semejante como superficies alares, comprimidas anteroposteriormente. El entocónido, ubicado en el centro del talónido, es un pilar cónico que se une a la crístida oblicua (o hipolófidio) por un entolófidio. Los cíngulos labiales están bien desarrollados (no se pueden apreciar en MLP 69-XII-2-1 ni en el m2 de MACN PV 13168 y MACN PV 4086 porque los dientes no han erupcionado totalmente) y su trayectoria es continua. Los cíngulos linguales

manifiestan generalmente una trayectoria irregular pasando por encima de las cúspides (MACN PV 2586, MACN PV 4740, MACN PV 9247, MACN PV 4381, MACN PV 2587, MACN PV 1059, MACN PV 4390, MLP 69-XII-2-12, MACN PV 1060, MLP 12-106a, MACN PV 2589, MACN PV 3744, MACN PV 12260a, MLP 52-X-1-71c).

En MLP 69-XII-2-1, MACN PV 2588 y en el m2 de CPKTV 005, el cíngulo lingual no pasa por encima de la columna del metacónido sino que está restringido a los valles anterior y posterior del diente. En MACN PV 4086 y MACN PV 13185, el cíngulo es apenas perceptible en la base del metacónido.

De los m3 reconocidos, MLP 69-XII-2-1 tiene la columna del metacónido apenas más delgada anteroposteriormente e incrementado el contorno labial agudo del talónido por el desgaste menor que presenta respecto de MACN PV 4419. Comparten la amplitud del ectoflécido y el acortamiento del hipolofúlido. A su vez, el entocónido, que en los m1-m2 es un pilar que surge desde la base de la corona, en estos dientes se atenúa en dicha región. En MACN PV 4419 un cíngulo rodea todo el diente pero en MLP 69-XII-2-1 no se observa posiblemente porque no ha acabado de emerger.

La mandíbula MACN PV 13200 que Rusconi (1932: fig. 5) asignó a *Scalabrinitherium bravardi* (?) es un ejemplar muy gastado, pero p2-p3 presentan la morfología general de *Scalabrinitherium*, con los cíngulos bien desarrollados. El p3 es muy similar al del ejemplar MLP 41-XII-13-310. Ambos ejemplares conservan las raíces del p1 y los alvéolos de c, i2-i3, observándose una disposición similar de incisivos y caninos y la coincidencia en las distancias entre ellos. Así, entre c-p1 y p1-p2 hay distancias mayores que entre i2-i3. El p4 de MACN PV 13200 está más gastado que el de MLP 41-XII-13-310, pero se puede ver que la columna del talónido es más ancha y el cíngulo lingual reducido a los valles internos, en contraposición a MLP 41-XII-13-310 donde el cíngulo se observa a lo largo de la cara lingual. El desarrollo del cíngulo labial es similar en ambos ejemplares.

El p4 de MACN PV 13200 también se asemeja al de MLP 69-XII-2-13, aunque en éste el paralófido y el hipolofúlido son más largos debido posiblemente

al menor desgaste que manifiesta. También es similar morfológicamente al del ejemplar CPKTV 005 pero es menor en tamaño. El m1 de MACN PV 13200 está muy gastado pero conserva el cíngulo labial similar al de CPKTV 005. El m2 conserva parte del talónido que presenta en dicha región un cíngulo labial y lingual y hasta lo que podría interpretarse, tentativamente, como un entocónido, aunque se ubica más posteriormente que en los m2 antes descritos. El m3 tiene el lóbulo anterior más corto que el posterior, el ectofléxido amplio y, si bien la región posterior está rota, es posible afirmar que el hipolofúlido es más corto que el paralófido. No se aprecia el entocónido, pero teniendo en cuenta que en el m3 de *Scalabrinitherium* el entocónido es más tenue, es posible considerar que esta cúspide haya desaparecido por el avanzado desgaste del ejemplar.

Discusión

El holotipo de *Scalabrinitherium rothii* Ameghino 1885, un fragmento de maxilar, está depositado en el Museo de Copenhague (Dinamarca; Ameghino, 1889: 325). La descripción de Ameghino (1889: 93) coincide con lo observado y descrito en esta Tesis para los ejemplares de tamaño menor asignados a *S. bravardi*.

En 1886, Ameghino asignó dos nuevas piezas a *S. rothii*. De la presente revisión se desprende que se trata del incisivo inferior MACN A-1549 y del premolar inferior MACN A-1544 en base a las descripciones y medidas de Ameghino y de la observación personal. Ambos ejemplares no presentan diferencias morfológicas significativas respecto de aquellos asignados a *S. bravardi*, salvo la talla menor.

Ameghino (1889: lám. 78, fig. 8) ilustró un fragmento mandibular derecho con los últimos premolares que asignó a *S. rothii* sin adjuntar una descripción. En virtud de la revisión que se ha realizado de los restos depositados en el MACN, se considera que se trata del ejemplar MACN PV 4437 que conserva la serie dp1-dp3 y no presenta caracteres particulares que lo distingan de *S. bravardi*.

Según lo expuesto, se considera que la diferencia de talla no justifica una separación específica, por lo que se propone *S. rothii* como sinónimo de *S. bravardi*.

El cráneo de *Scalabrinitherium bravardi*, reconstruido a partir de distintos fragmentos (MACN PV 13082, MACN PV 8903 y MLP M-139), se compara con las especies huayquerienses *Promacrauchenia calchaquiorum* Rovereto 1914 de la provincia de Catamarca (Fm. Andalhuala) y *Huayqueriana cristata* (Rovereto 1914) de las provincias de Mendoza y Buenos Aires (Fm. Huayquerías y Fm. Epecuén) y con la especie montehermosense *Promacrauchenia antiqua* (Ameghino, 1887a) procedente de la provincia de Buenos Aires (Fm. Monte Hermoso).

La región anterior del cráneo de *S. bravardi* (MLP M-139) no se curva hacia abajo como el de las especies de *Promacrauchenia* Ameghino 1904a o en menor medida el de *Huayqueriana cristata* (MLP 41-IV-29-4).

En vista ventral, los orificios incisivos forman dos canales angostos similares a los de *H. cristata* y *P. calchaquiorum* (MACN PV 5528), pero en estas últimas especies se ubican más anteriormente. En *Scalabrinitherium*, los surcos palatinos alcanzan el lóbulo anterior del M2 al tiempo que en *H. cristata* llegan hasta el lóbulo posterior del M1, en *P. calchaquiorum* hasta la foseta central del M2 y en *P. antiqua* (MACN PV 7986) hasta el comienzo de la foseta posterior del M1.

La abertura nasal de MACN PV 8903 presenta la forma lanceolada típica y comienza a nivel de P3-P4 como en *H. cristata* (Soria, 1986). El borde posterior, a mitad de la órbita, tiene la forma de una amplia M, a diferencia de *P. calchaquiorum*, que presenta un contorno más bien semicircular. Considerando los esquemas craneales en vista dorsal de Soria (1986: 162) y de Paula Couto (1979: 372), la posición de la abertura nasal de *Scalabrinitherium* coincide con la de *Huayqueriana*, aunque es de tamaño menor (MACN PV 8903: 113,5 mm x 33 mm; *H. cristata*: 173 mm x 45 mm).

En vista lateral, el borde superior del cráneo de *Scalabrinitherium* (MACN PV 8903 y MLP M-139) desciende desde el frontal en forma continua; en cambio, en *H. cristata* se aprecia una suave concavidad desde el borde superior del frontal

hasta la altura del P4-M1. En *P. calchaquiorum* (MACN PV 5528) también se aprecia una suave concavidad restringida al nivel anterior de las órbitas pero es menos marcada que la de *H. cristata*.

Los frontales están delimitados lateralmente por las crestas parietales que se aproximan en la región posterior pero no llegan a juntarse, sino que concluyen en las crestas laterales del occipital como ocurre en *P. antiqua*, *P. calchaquiorum* y *H. cristata*.

El occipital presenta una cresta media que termina en el *foramen magnum* de contorno circular como en las especies de *Promacrauchenia*. Las apófisis paraoccipitales están curvadas hacia abajo y adentro, al tiempo que las de *P. calchaquiorum* son rectas y se dirigen hacia adelante y abajo (Rusconi, 1932).

Los incisivos y caninos superiores en *Scalabrinitherium* están más separados que en *H. cristata* (alvéolos) y las especies de *Promacrauchenia*.

Los P1 de *Scalabrinitherium* y *Promacrauchenia* no presentan ningún tipo de cúspula accesoria. El P2 sigue la línea de implantación de piezas anteriores y posteriores, en *P. antiqua* en cambio, este diente está ubicado más internamente en el paladar. El P3 es más cuadrangular que el de ésta última y con un cíngulo labial prominente. El P4 es cuadrangular, con la corona alta, las concavidades labiales no muy marcadas y con los ángulos linguales anterior y posterior agudos.

Respecto a los molares superiores, ya se indicó que el holotipo de *Scalabrinitherium bravardi* es un resto de maxilar con dos molares (calcos MACN PV 4414 y MLP M-143) y un premolar superior que no se pudo identificar. No obstante, Mones (1986) indicó que los materiales tipo de esta especie corresponderían a MLP 69-XII-2-1 y MLP 69-XII-2-2. Según el presente estudio, estos últimos pertenecen a *S. bravardi*, pero el primero es un resto mandibular con m2-m3 etiquetado como sintipo y, el segundo (MLP 69-XII-2-2), corresponde a un molar inferior aislado.

Cerdeño *et al.* (2008) mencionaron que el fragmento de maxilar elegido por Ameghino (1883a) para fundar *S. bravardi* (MACN PV 4414) podría pertenecer a la serie DP4-M1; no obstante, el presente estudio confirma que son dientes definitivos de la serie M1-M2, con poco desgaste y tamaño menor respecto de

otros que se han asignado a la misma especie. Los M1-M2 de *S. bravardi* son piezas rectangulares (los M1 algo más cortos), aunque no tanto como las de *Promacrauchenia antiqua*, de raíces más largas y coronas más braquiodontes que en esta última.

MACN PV 13163, MACN PV 13174, MACN PV 13175 y MACN PV 13176 son M2 de corona alta respecto de otros ejemplares asignados a *Scalabrinitherium*. MACN PV 13163 es muy parecido a MACN PV 13176, pero en éste la foseta central está rota, aparentando ser de tamaño mayor. MACN PV 13174 está un poco más gastado que MACN PV 13176 y ha perdido la foseta frente al paracono.

Los especímenes MACN PV 13163, MACN PV 13174 y MACN PV 13176 poseen el lóbulo anterior más ancho que el posterior como en el M2 de *Promacrauchenia antiqua*, pero carecen de la muesca posterolabial presente en esta especie. Además, la foseta posterolingual está ubicada más labialmente que la anterolingual en *S. bravardi*, mientras que en *P. antiqua* están prácticamente al mismo nivel.

El ejemplar MACN PV 13175 es el M2 más rectangular y el de mayor desgaste. Se lo incluye con ciertas reservas entre los M2 de *Scalabrinitherium* porque la foseta posterolingual se extiende labialmente como en este género. No presenta la pared lingual semicircular como los M2 de *P. calchaquiorum*. Tampoco es tan comprimido bucolingualmente como los de *P. antiqua*, no presenta foseta frente al paracono ni muesca posterolabial como éste. Labialmente, el cingulo es recto en la base de la concavidad entre metastilo y mesostilo y luego desciende oblicuo desde el mesostilo al parastilo. Esta característica, propia de los M1 de *Promacrauchenia*, no se ha observado en los M2 de las especies de ese género ni de *Scalabrinitherium*.

Los M3 presentan los lóbulos con desarrollo desigual y se parecen a los de *H. cristata*. Se diferencian del ejemplar determinado en esta Tesis como cf. *Promacrauchenia* (MACN PV 6605) porque en éste la foseta central es más bien triangular (no circular), posee una foseta extra cerca del la pared anterior del diente y es más largo que los de *Scalabrinitherium*. Los M3 de *P. calchaquiorum*

presentan la cara posterior más desarrollada y los de *P. antiqua* son más hipsodontes que los de *S. bravardi*.

Los premolares inferiores definitivos de *S. bravardi* presentan los cíngulos externos más desarrollados que los de *P. antiqua* y los p4 son generalmente más cortos y anchos que en esta especie.

Respecto del fragmento mandibular MACN PV 13200, se descarta la posibilidad de que corresponda a *Promacrauchenia* porque de la comparación con MACN A-1189 se desprende que los dientes de éste son más largos, el paralófidio del p4 es más proyectado, el ectofléxido del m3 no es tan abierto y el hipolofúlido es más largo. Tampoco se asemeja a *Huayqueriana* dado que los p2-p3 (MLP 37-III-7-2) son más cortos (tablas 8.2.4.2 y 8.2.4.13) y los m2-m3 izquierdos (MACN PV 8463) más robustos; además, el m3 tiene los lóbulos subiguales, los cíngulos labiales son menos conspicuos y la altura mandibular estaría indicando que posiblemente se trata de un animal de tamaño mayor ($h\ md\ m3 = 56,91$ vs $51,36$). Finalmente, se descarta su pertenencia a *Paranauchenia* dado que el metacónido del m3 en MACN PV 13200 no es tan lingual como en MACN PV 8880 y los cíngulos linguales no están desarrollados como en éste.

Entre los géneros reconocidos durante el lapso temporal Mioceno-Plioceno, la presencia de entolofido en molares inferiores se puede reconocer en los m1-m2 de *Theosodon*, *Promacrauchenia*, *Cullinia*, *Paranauchenia* (m2), *Oxydontherium* y *Scalabrinitherium*. En el caso particular de *Scalabrinitherium*, el presente estudio demuestra que el entolofido está presente en la serie m1-m3, por lo que estas observaciones no coinciden con las de Zetti (1972), quien destacó que esta estructura sólo estaría presente en m2-m3.

En los m3 de *Promacrauchenia* y *Cullinia* el entolofido está apenas insinuado; en *Theosodon* está bien desarrollado y *Scalabrinitherium* (MLP 69-XII-2-1, MACN PV 13200) lo conserva desarrollado, aunque se atenúa en la porción basal del valle posterior. Las características indicadas para el m3 de *Scalabrinitherium* no coinciden con las observaciones de Soria (1981) quien destaca haber observado m3 sin entocónido y entolofido junto con otros que los presentaban normalmente desarrollados. Agrega que en *Scalabrinitherium* hay

una cierta gradación en cuanto a la reducción del entoléfido pero no señala ejemplares concretos donde tales características ocurran. Si bien se desconocen los motivos que llevaron al autor a plantear esas ideas no se pueden desacreditar en función del escaso número de m3 reconocidos y asignados a *Scalabrinitherium*.

Los ejemplares procedentes del “Mesopotamiense” de Entre Ríos muestran ciertas similitudes y diferencias con los restos de macrauquénidos de la Fm. Cerro Azul de la provincia de La Pampa. El ejemplar MLP 52-X-1-71b, presenta similitudes particularmente con GHUNLPam 8233, corona de M3 sin desgaste. Comparten la forma y posición de las fosetas ántero y póstero linguales, central y medio-lingual; las distancias entre parastilo y mesostilo son mayores que entre mesostilo y metastilo y, en ambos, el protofo es mayor que el metalfo. Entre las diferencias, el ejemplar pampeano es un poco mayor, tiene menos desarrollado el cíngulo labial, presenta un pliegue en el parastilo antes de llegar al borde de la corona hacia la concavidad que forma con el mesostilo, protocono e hipocono no están tan desarrollados y la foseta frente al paracono está cerrada anteriormente por una cresta y abre a la foseta central. En MLP 52-X-1-71b la foseta frente al paracono abre a la anterolingual. Las características morfológicas indicadas para GHUNLPam 8233 pueden corresponder a un ejemplar de *Scalabrinitherium* que no ha completado su desarrollo.

Los ejemplares descritos MACN A-1443 y MACN PV 4430 presentan un grado de desgaste similar a otro ejemplar de la Fm. Cerro Azul, correspondiente a un M1 (GHUNLPam 8146). Comparten la forma y posición de las fosetas y la curvatura de la pared posterior del diente. No obstante, se diferencian porque en GHUNLPam 8146 los estilos labiales están menos desarrollados, las concavidades entre los mismos son casi imperceptibles y el cíngulo labial desciende desde la región del lóbulo posterior al anterior.

Si bien son escasos los restos pampeanos estudiados, las similitudes que presentan con los de Entre Ríos no descartan la posibilidad de que se encuentre representado el género *Scalabrinitherium* en esa provincia.

Oxydontherium Ameghino 1883b

Oxydontherium Ameghino 1883b: 284; 1886: 138; 1889: 326; 1894: 163; 1904a: 60; 1904b: 177; Kraglievich 1940: 72, 74; Paula Couto 1979: 371; Mones 1986: 140.

Oxydontotherium Lydekker 1894: 65.

Mesorhinus Ameghino 1885: 94; 1894: 163; Lydekker 1894: 69; Kraglievich 1934: 42.

Especie tipo: *Oxydontherium zeballosi* Ameghino 1885.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío). Provincia de San Luis, Fm. Río Quinto (Huayqueriense, Mioceno tardío).

Diagnosis enmendada (a partir de Ameghino 1886): región anterior del cráneo más alta y estrecha que en *Scalabrinitherium*. Inicio de la fosa nasal en juveniles a nivel de DP1-DP2. Comienzo del arco cigomático a la altura del lóbulo posterior del M2 en adultos y del M1 en juveniles. I1 más juntos que en *Scalabrinitherium*. Surco palatino extendido hasta detrás del M1. Canino incisiforme con implantación oblicua. P1 con cúspula accesoria en la foseta posterior a diferencia de *Scalabrinitherium*. P2 mayor que P1 sin proyección del parastilo. P3 más cuadrangular que P2, con proyección del parastilo y cíngulo labial poco desarrollado. P4 similar a *Scalabrinitherium*, pero con los ángulos ántero y posterolingual redondeados al igual que en M1-M2. M1 rectangular, más corto que en *Scalabrinitherium*, con protocono e hipocono más largos y delgados. M2 mayor que M1. M3 pequeño y trapezoidal. El dp1 es estrecho, convexo labialmente, con cíngulo más marcado en la porción posterior. Columna media lingual dividiendo la corona en dos valles limitados por un cíngulo basal. El dp2 es similar al dp1, pero de tamaño mayor. Los dp3 tienen lóbulos desiguales separados por un ectofléxido marcado. Paralófidio bifurcado anteriormente como en dp4. Talónido más corto y

bajo que el trigónido. Los dp4 presentan lóbulos subiguales, el borde labial del trigónido más redondeado que el del talónido y entocónido delgado unido al hipolófidio por un entolófidio. Los dp3-dp4 están rodeados por un cíngulo menos marcado que en *Scalabrinitherium*. El p4 es molariforme, con hipolofúlido corto e interceptado por el paralófidio del m1, sin entocónido. Cíngulo labial tenue en la porción anterior y lingual en la base de los valles. Los m1-m2 con bordes labiales de los lóbulos agudos o redondeados. Talónido más amplio que el trigónido, con entocónido delgado unido al hipolófidio por un entolófidio. Hipolófidio largo y oblicuo. Cíngulos labiales más desarrollados en la base del ectofléxido, linguales generalmente en la base de los valles. El m3 con el trigónido más corto y generalmente más ancho que el talónido; ectofléxido muy amplio; hipolófidio largo unido al metacónido; hipolofúlido corto; sin entocónido ni entolófidio. Mandíbula con rama horizontal baja y altura uniforme en contraposición a la de *Scalabrinitherium*, donde aumenta en altura hacia atrás.

Oxydontherium zeballosi Ameghino 1883b

Lámina 11

Oxydontherium zeballosi Ameghino 1883b: 284; 1886: 139; 1889: 327; 1904a: 60; 1904b: figs. 209, 560; Kraglievich 1940d: 72, 74; Paula couto 1979: 272; Mones 1986: 140.

Oxyodontotherium zeballosi Lydekker 1894: 69.

Macrauchenia minuta Burmeister 1885: 134; Lydekker 1894: 69.

Mesorhinus piramydatus Ameghino 1885: 94; Lydekker 1894.

Holotipo: MLP 69-XII-2-8. Fragmento mandibular derecho con dp1-dp4.

Mesorhinus piramydatus: el holotipo está perdido, se conserva el calco MLP M-164, premaxilar con alvéolos de los incisivos.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos, “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío); San Luis, Fm. Río Quinto (Huayqueriense, Mioceno tardío).

Comentarios: al igual que con el material de *S. bravardi*, se diferencian dos lotes de ejemplares de distinto tamaño, con un 14% de diferencia, aunque indistintos morfológicamente. Esto lleva a considerar nuevamente la posibilidad de atribuir las diferencias a dimorfismo sexual en *Oxydontherium*, lo que se ve reflejado y apoyado por los gráficos de dispersión (Anexo, 8.3.3 y 8.3.4).

Diagnos: igual que la del género por monotipia.

Material referido.

Dentición superior: MACN PV 13671, premaxilares con los alvéolos de los incisivos y maxilar izquierdo con C-M3. P2 aislados: MACN A-1543; MACN PV 4358; MAS PALEO-VERT 406; MACN PV 3287, fragmento de maxilar izquierdo con P2-P3. P4 aislados: MACN PV 1064a, MACN PV 1064b. MACN PV 17745, fragmento de maxilar izquierdo con P4-M3. M1 aislados: MACN PV 1051; CPKTV 006 (deteriorado); MACN PV 4397; MACN PV 4377. MACN PV 4441, fragmento maxilar izquierdo con M1-M3. M3 aislados: MACN PV 1054; MACN PV 1055; MACN PV 9144.

Dentición inferior: además del holotipo de *Oxydontherium zeballosi*, MACN PV 9248, dp2? Izquierdo aislado; MACN PV 4438, fragmento mandibular izquierdo con dp3-dp4; MACN PV 4440, fragmento mandibular izquierdo con dp3 roto y dp4 completo; MLP 12-101a, fragmento mandibular izquierdo con dp4-m1; MACN PV 12260, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3; MACN PV 3175, fragmento mandibular izquierdo con trigónido de m1 roto y m2-m3 completos; MACN PV 9151, m1 derecho aislado; MAS PALEO-VERT 408, fragmento mandibular derecho con m1 muy gastado. m2 aislados: MLP 41-XII-13-314; MACN PV 4378; MACN PV 13180. MACN PV 3760, fragmento mandibular derecho con m2-m3. m3

aislados: MACN PV S/Nº 2; MACN PV 4382; MACN PV s/nº 1; MLP 41-XII-13-134; MLP 81-XI-29-5, fragmento mandibular derecho con m3; MACN PV 4380.

Descripción

Cráneo

El ejemplar craneano más completo asignado a *O. zeballosi* es MHIN-UNSL-GEO-V 465 de San Luis, correspondiente a un individuo juvenil (Cerdeño *et al.*, 2008).

Entre los ejemplares entrerrianos, la región anterior del fragmento de cráneo ocupada por los premaxilares en MACN PV 13671 es muy similar a la del ejemplar MHIN-UNSL-GEO-V 465a (Cerdeño *et al.*, 2008; observ. personal), siendo más alta y estrecha que en *Scalabrinitherium* (MLP M-139) donde aparece más deprimida. En vista dorsal, desde la línea media de los I1, una cresta ósea se extiende hacia atrás separando los premaxilares hasta la región posterior del I3. A partir de aquí, la cresta se convierte en un surco que se aprecia sólo hasta el nivel de P1 dada la fractura del resto. Este surco puede compararse al principio de la abertura nasal descrita por Ameghino (1885) para *Mesorhinus piramydatus* sólo que en éste (MLP M-164) el comienzo de la misma está señalado por una punta a la altura de los alvéolos de los caninos y que no se puede apreciar en MACN PV 13671, porque dicha región está deteriorada. En el ejemplar juvenil MHIN-UNSL-GEO-V 465a, la abertura nasal comienza a nivel de los DP1-DP2.

El fragmento de Entre Ríos sólo conserva la sutura que une el premaxilar con el maxilar izquierdo, la cual comienza por delante del canino. Falta toda la región derecha. El maxilar izquierdo no conserva su región dorsal pero cerca de la sutura con el premaxilar se observan unas rugosidades que no se aprecian en MHIN-UNSL-GEO-V 465a. El ejemplar MACN PV 13671 también conserva el comienzo del arco cigomático izquierdo a la altura del lóbulo posterior del M2 al tiempo que en MHIN-UNSL-GEO-V 465a lo hace a nivel del M1 (en oclusión).

El paladar es largo. A juzgar por los alvéolos de los I1, éstos no estaban tan separados como en MHIN-UNSL-GEO-V 465a (7 mm vs 11 mm), semejándose a *Mesorhinus piramydatus* (6 mm) y diferenciándose de MLP M-139 (13,86 mm) de

Scalabrinitherium bravardi. Se aprecian anteriormente dos láminas óseas paralelas, muy delgadas, que se extienden hacia atrás desde la separación de los I1 hasta el nivel del I3. A cada lado de estas láminas, dos impresiones laterales más anchas y cóncavas acompañan su recorrido pero comienzan a la altura de los alvéolos de sendos I1. Desde la porción anterior del C izquierdo se observa un surco palatino muy tenue que se extiende a lo largo de la base lingual de la serie yugal hasta culminar en la parte posterior del M1. Este surco comienza a aumentar su profundidad a partir del P3.

El perfil del cráneo de *O. zeballosi* de San Luis (MHIN-UNSL-GEO-V 465a) exhibe una leve concavidad desde el borde superior del frontal hasta la altura del DP3, a diferencia del fragmento de *Scalabrinitherium bravardi* (MACN PV 8903) que desciende en forma continua. Además, el orificio maxilar está a nivel del DP4 al tiempo que en *S. bravardi* se ubica unos 2 cm por encima del M2.

El fragmento de premaxilar definido originalmente como *Mesorhinus piramydatus* (MLP M-164) sólo conserva los alvéolos de los incisivos y el de los caninos está deteriorado. En la porción anteroventral, dos láminas delgadas paralelas se extienden posteriormente, similares a las de MACN PV 13671, pero más desarrolladas.

Dentición superior

El canino de *Oxydontherium* (MACN PV 13671) es incisiviforme y similar al de *Scalabrinitherium* (MACN PV 4367, MLP M-139) aunque apenas mayor en tamaño (tabla 8.2.4.3). El de MHIN-UNSL-GEO-V 465a es más pequeño y estrecho bucolabialmente, posiblemente por su condición juvenil. Además, MACN PV 13671 presenta dos fosetas linguales comprimidas (una anterior pequeña y otra posterior mayor) delimitadas por un cingulo. En MACN PV 4367 sólo se aprecia una parte de la foseta posterior, porque el cingulo lingual está fracturado, y en el calco MLP M-139 han desaparecido por el desgaste. El cingulo labial en MACN PV 13671 sólo se conserva en la región anterior del diente y es similar al de MACN PV 4367, aunque la trayectoria es recta y no sinuosa como en éste.

El modo de implantación del C en MACN PV 13671 y MHIN-UNSL-GEO-V 465a es diferente al de MLP M-139. Mientras que en los primeros es un tanto oblicua, en el último es paralela al borde alveolar del paladar. Además, las distancias que separan al canino del alvéolo del I3 y del P1 son menores en MACN PV 13671 que en MLP M-139 donde hay diastemas propiamente dichos separando estos dientes. En MHIN-UNSL-GEO-V 465a, la serie decidua no presenta diastemas.

Los P1 (MACN PV 13671) presentan la cara labial convexa y un cíngulo bien desarrollado que no se eleva sobre la cara anterior como en MLP 41-XII-13-304 de *S. bravardi*. Si bien presenta mayor desgaste e incluso rotura en esta región, una cúspide labial se encontraba desplazada anteriormente. En vista oclusal se observan dos fosetas cuya disposición es similar a la de MLP 41-XII-13-304; no obstante, en MACN PV 13671 la foseta posterior presenta en el fondo, cerca de la pared lingual, una cúspula accesoria que no se aprecia en los P1 reconocidos para *S. bravardi* (MLP 41-XII-13-304, MACN PV 1061 y MLP 52-X-1-80a). En el DP1 de MHIN-UNSL-GEO-V 465a no se observa dicha cúspula pero en el DP2 existe una pequeña cresta transversal posterior que podría homologarse tentativamente a la cúspula de los dientes definitivos.

Los P2 son de tamaño mayor respecto al P1 y presentan la cara labial convexa anteriormente, con una suave depresión en la porción media y el parastilo no proyectado (con excepción de MACN A-1543, que es el de tamaño menor). El cíngulo labial no está tan desarrollado como en los ejemplares de *Scalabrinitherium* y son más cortos anteroposteriormente, lo que los convierte en dientes más cuadrangulares (MACN PV 4358, MACN PV 3287, MAS PALEO-VERT 406, MACN PV 13671). Generalmente, carecen de la superficie basal festoneada que divide a la corona de la raíz como se aprecia en aquél género, salvo MACN PV 13671.

Cuando los dientes tienen poco desgaste se aprecian dos fosetas en vista oclusal (MACN PV 4358, MACN PV 13671): una anterior alargada en sentido anteroposterior y otra posterior alargada en sentido bucolingual. Dichas fosetas están separadas por una constricción media en MACN PV 13671, pero en MACN

PV 4358, que casi no presenta desgaste, están separadas por una elevación basal de la corona que une la pared labial con la lingual. La figura oclusal se ensancha hacia atrás, característica que se acentúa con el uso. Además, el desgaste hace desaparecer la foseta posterior (MACN PV 3287, MAS PALEO-VERT 406) y, en MACN PV 3287, la foseta anterolingual que se conserva está dividida por una fina cresta, característica que no se observa en el resto de los P2 asignados a este género. La mayoría de los P2 tienen dos raíces, salvo MACN A- 1543 que tiene tres cortas.

En el P3, el parastilo se proyecta anteriormente sobre la región del metacono del diente anterior. La cara labial es convexa. El cíngulo labial no está muy desarrollado. La cúspide labial ocupa una posición central en la corona, no desplazada anteriormente como en *Scalabrinitherium*. En vista oclusal es más cuadrangular que el P2 y presenta las mismas fosetas (aunque en MACN PV 3287 la anterior ha desaparecido con el desgaste). La diferencia fundamental con el P2 es la presencia de una tercera foseta anterolingual que puede ser pequeña (MACN PV 3287) o de tamaño mayor y más profunda (MACN PV 13671). El reborde festoneado que separa la raíz de la corona aparece en MACN PV 13671 y no lo hace en MACN PV 3287. Tienen tres raíces.

Los P4 (MACN PV 13671 y MACN PV 17745) presentan una morfología general similar a la de *Scalabrinitherium* con algunas diferencias entre ellos. En MACN PV 13671, el estilo labial que se destaca es el mesostilo y la concavidad entre los estilos no es tan marcada. MACN PV 17745 es de tamaño menor (tabla 8.2.4.3), parastilo y mesostilo están más desarrollados, las concavidades están bien marcadas, y la foseta anterior se proyecta más lingualmente que la posterior. Ambos P4, MACN PV 13671 y MACN PV 17745, comparten la pared anterior y posterior del diente redondeada en el ángulo lingual y carecen del reborde de esmalte “festoneado” presente en los P4 de *S. bravardi*.

Los M1 presentan dos lóbulos subiguales y cuatro fosetas. Una pequeña, circular, está ubicada en el centro del diente y es la que primero tiende a desaparecer con el desgaste (MACN PV 1051, MACN PV 4397, MACN PV 4441, MACN PV 17745). Otras dos fosetas se disponen en los ángulos anterolingual y

posterolingual del diente, son de tamaño mayor y alargadas. La cuarta foseta se ubica entre protocono e hipocono. Si bien son dientes rectangulares como los M1 de *Scalabrinitherium*, son más cortos anteroposteriormente, con el protocono y el hipocono más largos y delgados. Presentan los ángulos linguales anterior y posterior redondeados (como en el P4) y el metastilo menos marcado, exceptuando MACN PV 4441 donde los tres estilos tienen un desarrollo equivalente.

Los M2 son más rectangulares que los M1 y de tamaño mayor (tabla 8.2.4.3). Como en el caso de los M1, presentan los ángulos de las paredes linguales anterior y posterior redondeados. En MACN PV 13671 y MACN PV 17745, el metalofo es más corto que el protolofo, pero en MACN PV 4441 esta diferencia no es tan marcada.

Los M3 son más pequeños que los M2 (tabla 8.2.4.3). El lóbulo anterior es mayor que el posterior porque el metastilo tiene menor desarrollo. Esto le confiere un contorno trapezoidal. Con excepción de MACN PV 1055, que presenta mayor desgaste, en el resto se pueden apreciar cinco fosetas: una central, dos linguales (anterior y posterior), una mediolingual y una quinta pequeña y circular frente al paracono.

La serie P4-M3 presenta dientes con tres raíces. La raíz media lingual es más ancha que las dos posteriores ubicadas en los ángulos anterior y posterior externos del diente.

MACN PV 13671 tiene depósitos de cemento en P2-M3.

Dentición inferior

No se conocen hasta el momento incisivos ni caninos inferiores definitivos y los deciduos corresponden al cráneo de la Fm. Río Quinto de San Luis (MHIN-UNSLGEO-V 465c).

El fragmento MLP 69-XII-2-8, con dp1-dp4, presenta la serie dentaria imbricada como en el ejemplar de San Luis. El dp1 tiene el borde oclusal fracturado. Es un diente estrecho, con la cara labial convexa, en la que se puede apreciar una cúspide principal y un cingulo más marcado en la porción posterior

del diente. En vista lingual, se observa una columna medial que no alcanza la cúspide externa y divide a la corona en dos valles limitados por un cíngulo basal. Morfológicamente es similar a MHIN-UNSLGEO-V 465c pero de tamaño menor (tabla 8.2.4.4).

El dp2 (MLP 69-XII-2-8) es similar al dp1 pero de tamaño mayor. El metacónido surge desde la base de la corona y se une a la pared externa dividiéndola en dos valles desiguales donde el anterior es más amplio y excavado en la corona que el posterior. Está imbricado al dp1 y no separado de éste como en *Scalabrinitherium* (MACN PV 4437). Un cíngulo bordea todo el diente. Es muy parecido al dp2 de MHIN-UNSLGEO-V 465c pero más pequeño (tabla 8.2.4.4).

El dp3 (MLP 69-XII-2-8, MACN PV 4438) presenta el trigónido y el talónido de tamaños desiguales y separados por un ectofléxido marcado. El ectofléxido de MHIN-UNSL-GEO-V 465c es apenas menos evidente que en MLP 69-XII-2-8 y MACN PV 4438 pero los tres lo presentan más desarrollado que *Scalabrinitherium bravardi* (MACN PV 4437 y MLP 12-106a). El paralófidio se bifurca anteriormente en paracónido y parastílido. El metacónido está más desarrollado que en el dp2 y a él confluyen el metalófidio y el hipolófidio. El talónido es más corto y bajo que el trigónido. Un cíngulo rodea todo el diente pero en MLP 69-XII-2-8 es más tenue y en MHIN-UNSL-GEO-V 465c desaparece lingualmente en la base del metacónido y del paracónido. El labial se eleva en el lóbulo anterior mientras que en *S. bravardi* (MLP 12-106a) es más grueso y está al mismo nivel en ambos lóbulos.

El grado de imbricación de la serie dp1-dp3 observado en MLP 69-XII-2-8 y en el ejemplar de San Luis (MHIN-UNSL-GEO-V 465c) no se presenta en MACN PV 4437 de *Scalabrinitherium bravardi*, donde el dp3 está apenas imbricado al dp2 y éste separado del dp1 por un corto diastema.

El dp4 (MLP 69-XII-2-8, MACN PV 4438, MACN PV 4440) presenta los lóbulos subiguales como en los molares definitivos. El trigónido manifiesta el borde labial más redondeado que el talónido y el paralófidio bifurcado como el dp3. El metacónido es una cúspide cónica y más elevada que el resto de las linguales. El entocónido es una cúspide delgada que se une al hipolófidio por un entolófidio. Un

cíngulo bordea todo el diente (menos marcado el lingual en MLP 69-XII-2-8 y MACN PV 4440).

De los premolares, el único que se conoce es el p4 (MACN PV 12260). Es un diente molariforme. El paracónido es una cúspide baja y está casi a la misma altura que el hipocónido. El protocónido y el metacónido son las cúspides más elevadas y están prácticamente al mismo nivel. El hipolofúlido es corto. Carece de entocónido. El cíngulo labial es tenue en la porción anterior y el lingual aparece en la base de los valles.

Los m1-m2 con poco desgaste presentan los bordes labiales de los lóbulos agudos (como en V invertida) (MLP 41-XII-13-314, MLP 12-101a, MACN PV 12260); los que presentan mayor desgaste tienden a ser redondeados en el trigónido (MACN PV 3760) o en ambos lóbulos (MAS PALEO-VERT 408). El ectofléxido es más amplio en el m2. El trigónido es más estrecho que el talónido, donde aparece un entocónido en forma de columna delgada unido al hipolofúlido por un entolofúlido. El hipolofúlido es el lófido más largo y oblicuo. Los cíngulos labiales presentan mayor desarrollo en la base del ectofléxido (MACN PV 3175, MACN PV 12260, MACN PV 3760), salvo en MLP 41-XII-13-314 cuyo grosor es constante. Los cíngulos linguales tienden a desaparecer en la base del metacónido, estando relegados a los valles. En el entofléxido pasa por encima del entocónido.

Los m3 presentan el trigónido más corto y generalmente más ancho que el talónido (MLP 81-XI-29-5, MACN PV 3175, MACN PV S/Nº1, MACN PV S/Nº2, MACN PV 4382). El ectofléxido es muy amplio. El hipolofúlido es más largo que los otros lófidios y se une al metacónido. En contraposición, el hipolofúlido es el lófido más corto. Carecen de entocónido.

MACN PV 12260 y MLP 41-XII-13-134 presentan los lóbulos subiguales, pero en el primero los lófidios presentan igual desarrollo y en el último el hipolofúlido es más corto como en el resto de los ejemplares.

Los cíngulos labiales están bien desarrollados (salvo en MLP 81-XI-29-5 que no se ve por tener un depósito blanquecino de cemento? y en MACN PV 12260 el diente no terminó de erupcionar) y los linguales cercan los valles, adelgazándose en la base del metacónido.

Las series yugales, tanto en dientes deciduos como definitivos, presentan dos raíces.

En los restos que conservan parte de la mandíbula (MLP 69-XII-2-8, MACN PV 4438, MACN PV 4440, MACN PV 12260, MACN PV 3175, MLP 12-101a, MLP 81-XI-29-5) se puede apreciar una rama horizontal baja y de altura uniforme en comparación a las mandíbulas de *Scalabrinitherium* donde la rama generalmente aumenta de tamaño de adelante hacia atrás. La altura de la rama horizontal de MACN PV 4440, MACN PV 4438, MLP 69-XII-2-8 y MHIN-UNSL-GEO-V 465c en la parte posterior del dp3 son: 24,8 mm, 26,36 mm, 25,06 mm y 29,96 mm, respectivamente.

Discusión

La observación y el análisis de las características del holotipo de *Oxydontherium zeballosi* (MLP 69-XII-2-8) corroboran las conclusiones de Burmeister (1885) y de Cerdeño *et al.* (2008), ya que es posible afirmar que la especie fue fundada en base a restos de un ejemplar juvenil. La existencia en el MACN, en el MLP y en la colección privada del Sr. Raúl Kemer de ejemplares de individuos adultos, incluso de tamaños diferentes, con características particulares permite considerarlo un taxón distinto del resto de las especies de macrauquénidos reconocidas en el “Mesopotamiense”.

En 1904(a), Ameghino brindó algunas características acerca de los molares superiores de *Oxydontherium* inclinándose por la suposición de Lydekker (1894) de considerar a *Mesorhinus* sinónimo de *Oxydontherium*. Soria (2001: 96) indicó que *Mesorhinus* es considerado sinónimo de *Oxydontherium*, sin aludir a los trabajos anteriores.

El haber encontrado en la colección del MACN (MACN PV) un fragmento de cráneo (MACN PV 13671) con el premaxilar (y alvéolos de los incisivos) y el maxilar casi completo ha permitido comprobar su parecido con el fragmento de premaxilar de *Mesorhinus* (calco MLP M-164). Esta coincidencia morfológica con MACN PV 13671 y la asignación de este ejemplar a *O. zeballosi* (ver descripción) apoya la sinonimia de ambos taxones.

El borde de la región anterior del cráneo MHIN-UNSL-GEO-V 465a de *Oxydontherium zeballosi* describe una leve concavidad desde el borde superior del frontal hasta la altura del DP3, mientras que en *Huayqueriana cristata* llega hasta P4-M1 y en *Scalabrinitherium bravardi* desciende en forma continua. La abertura nasal difiere de la de *Scalabrinitherium* por su menor tamaño (92,5 mm x 31,4 mm vs. 113,5 mm x 33 mm).

Los orificios incisivos en *Oxydontherium* (MACN PV 13671, MHIN-UNSL-GEO-V 465a) están colocados más adelante que en *Scalabrinitherium* y los surcos palatinos alcanzan la mitad anterior del DP4 (MHIN-UNSL-GEO-V 465a), mientras que en *Scalabrinitherium* (MACN PV 8903) llegan al lóbulo anterior del M2.

Cerdeño *et al.* (2008) indican que las apófisis paraoccipitales serían cortas y dirigidas hacia adelante como en *Promacrauchenia*. Entre los huesos basioccipital y basiesfenoides se insinúa un estrecho surco como en *P. calchaquiorum*. A su vez, se aprecia que están formados por dos y tres huesos respectivamente dada la edad precoz del espécimen. En *Scalabrinitherium* y *P. calchaquiorum* están osificados completamente.

Los incisivos y caninos superiores en *Oxydontherium* (MACN PV 13671) están menos separados que en *Scalabrinitherium* y los P1 presentan una cúspula accesoria.

Los ángulos linguales del P4 son más redondeados que en *Scalabrinitherium*.

Los M1-M2 de *Oxydontherium*, si bien son rectangulares, son más cortos anteroposteriormente que los de *Scalabrinitherium* y tienen más alargados bucolingualmente el protocono y el hipocono. Los M3 de *Oxydontherium* son similares a los de *Scalabrinitherium*.

Los dientes deciduos inferiores de *Oxydontherium* presentan los rasgos generales de *Scalabrinitherium*, pero se diferencian por el modo de implantación (imbricada en *Oxydontherium*), por el ectoflécido del dp3 más marcado que en *Scalabrinitherium* y por la forma del entocónido en los dp4, delgado en *Oxydontherium* y cónico y ancho en *Scalabrinitherium*. Los m1-m2 presentan generalmente los lóbulos más agudos que en *Scalabrinitherium* y el entolécido más

delgado. El m2 presenta el hipolófidio más largo y oblicuo que en *Scalabrinitherium* y los cíngulos labiales generalmente más desarrollados en la base del ectofléxido, al tiempo que en *Scalabrinitherium* son completos. El m3 comparte con el de *Scalabrinitherium* el ectofléxido amplio y el hipolofúlido corto, pero difiere por la ausencia de entocónido/entolófidio.

Paranauchenia Ameghino 1904a

Paranauchenia Ameghino 1904a: 59; Paula Couto 1979: 372; Mones 1986: 140.

Especie tipo: *Scalabrinitherium denticulatum* Ameghino 1891

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnos: P4 con corona más baja que los de *Scalabrinitherium* con desgaste similar. Estilos desarrollados con parastilo más proyectado. Contorno cuadrangular. Cíngulo labial presente, el lingual ausente. Presenta tres fosetas, la posterolingual más labial que la anterolingual. Sin hipocono. M1-M2 cuadrangulares, con dos lóbulos subiguales y cuatro fosetas; las fosetas ántero y posterolinguales de tamaño mayor y comprimidas lateralmente. Protocono e hipocono largos y delgados como *Oxyodontherium*. Paredes anterior y posterior rectas y ángulos linguales apenas redondeados. M2 con la pared posterior más corta que la anterior. M3 más pequeño que M2 y de contorno trapezoidal, la foseta central se extiende a la cara lingual. P4-M3 con tres raíces, corona baja y concavidades labiales más acentuadas que en *Scalabrinitherium* y *Oxyodontherium*. Los m2-m3 de corona baja y raíces largas. Talónido agudo con entocónido. Ectofléxido profundo. Metacónido más lingual que el resto de las

cúspides de ese lado. Un cíngulo bordea todo el diente. El lingual pasa sobre las cúspides y puede describir una trayectoria semicircular.

Paranauchenia denticulata (Ameghino 1891)

Lámina 12

Scalabrinitherium denticultatum Ameghino 1891: 136; Mones 1986: 141.

Paranauchenia denticulata (Ameghino 1891) Ameghino 1904a: 59; 1904b: figs. 558-59; Mones 1986: 140; Paula Couto 1979: 372.

Holotipo: MACN PV 8880. Fragmento mandibular izquierdo con m3.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis: igual que la del género por monotipia.

Material referido.

Dentición superior: MACN PV 4396, P4 izquierdo aislado; MACN PV 4444, fragmento maxilar derecho con P4-M3. M1 aislados: MACN PV 1052; MACN PV 6604; MACN PV 12263c; MACN PV 13179; MLP 81-XI-29-7; MACN A-1578; MACN PV 13177; MACN PV 3734; MACN PV 4405. M2 aislados: MACN PV 3747; MACN PV 13178. M3 aislados: MACN PV 4384; MLP 41-XII-13-308.

Dentición inferior: además del holotipo, m2 aislados: MACN PV 4428; MACN PV 9148.

Descripción

Dentición superior

No se conocen hasta el momento incisivos ni caninos. De los premolares sólo se cuenta con P4 que presentan la corona más baja que los de

Scalabrinitherium con desgaste similar (MACN PV 1063, MLP 52-X-80b). Los tres estilos están bien desarrollados, pero el parastilo se proyecta un poco más, lo que trae aparejado una mayor longitud de la concavidad anterior. Ambas concavidades labiales son más acentuadas que en *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium*. Presentan un contorno cuadrangular. El cingulo está presente en la cara labial pero no en la lingual. En vista oclusal se observan tres fosetas: una muy pequeña circular central y otras dos algo elípticas y más grandes que la anterior ubicadas en los ángulos linguales anterior y posterior. En los dos ejemplares conocidos (MACN PV 4444, MACN PV 4396), la foseta posterolingual tiene una posición más labial que la anterolingual. No se aprecia hipocono. La ubicación del protocono no se puede determinar, debido al deterioro que presenta una de las piezas (MACN PV 4396) y al desgaste de la otra (MACN PV 4444). Sin embargo, existe la posibilidad que haya ocupado una posición centrolingual frente a la foseta central como en *Scalabrinitherium*.

Los M1-M2 son dientes cuadrangulares, de corona baja. En vista labial, los estilos están bien desarrollados y las concavidades entre ellos son muy destacadas, al igual que en el P4. Presentan dos lóbulos subiguales y cuatro fosetas. Una pequeña, circular, está ubicada en el centro del diente y es la primera que desaparece con el desgaste (se observa fundamentalmente en los M1 MACN PV 4444, MACN PV 1052, MACN PV 6604, MACN PV 12263c, MACN A-1578 y MACN PV 4405). Otras dos fosetas se disponen en los ángulos linguales anterior y posterior, son de tamaño mayor y por lo general algo comprimidas lateralmente. La cuarta foseta se ubica entre protocono e hipocono. Estas cúspides se presentan largas y delgadas como las de *Oxydontherium*. Las paredes anterior y posterior del diente son rectas y los ángulos linguales apenas redondeados. Los M2 presentan la pared posterior un poco más corta que la anterior.

Del conjunto de M1, tres (MACN PV 13177, MLP 81-XI-29-7 y MACN A-1578) son de tamaño mayor (tabla 8.2.4.5). Los dos primeros presentan las cuatro fosetas bien desarrolladas, pero MACN A-1578 sólo conserva tres como consecuencia del desgaste. Las fosetas de estos dientes no son comprimidas como las del resto; la foseta posterolingual es la más grande y de contorno

triangular, al tiempo que las restantes son más o menos circulares. No obstante estas diferencias, el contorno cuadrangular de las piezas y las concavidades destacadas de la cara labial permiten agruparlos dentro de *Paranauchenia*.

Los M3 (MACN PV 4444 y MACN PV 4384) son más pequeños que los M2 (tabla 8.2.4.5) y presentan un contorno trapezoidal. Como en los dientes anteriores, se observa una corona baja y las depresiones labiales interestilares bien excavadas. El lóbulo anterior es mayor que el posterior porque el metastilo tiene menor desarrollo. En MACN PV 4384 se pueden apreciar cinco fosetas: una central alargada y abierta hacia la cara lingual del diente, las tres linguales características y una quinta frente al paracono. Esta última se ha perdido en MACN PV 4444 producto del desgaste.

MLP 41-XII-13-308 es un poco mayor en tamaño y no presenta la corona tan baja como en los anteriores. Sin embargo, comparte con el resto de los dientes de ejemplares referibles al género el protocono y el hipocono delgados y alargados y el esmalte de la foseta central que alcanza el borde lingual, como en el M3 de MACN PV 4444.

La serie P4-M3 presenta dientes con tres raíces.

Dentición inferior

Los únicos dientes inferiores asignados hasta el momento a *P. denticulata* son dos m2 aislados y el m3 del holotipo. Son de corona baja y raíces largas. Por la cara labial el trigónido puede ser agudo (MACN PV 8880, MACN PV 4428) o más redondeado (MACN PV 9148). El talónido presenta un contorno labial más agudo, en cuya región central se ubica el entocónido. El ectofléxido es profundo. El metacónido adquiere una posición más lingual que el resto de las cúspides de ese mismo lado. Un cíngulo bordea todo el diente pasando sobre la base de las cúspides en el lado lingual. En MACN PV 8880 y MACN PV 4428, el cíngulo lingual describe, a su vez, una trayectoria semicircular ya que tiende a subir en la porción anterior y posterior del diente. Esta característica no se observa tan acentuada en MACN PV 9148.

Discusión

Paranauchenia es el género entrerriano que presenta los molares superiores con una estructura más primitiva que *Oxydontherium* y *Scalabrinitherium* en lo que al contorno se refiere. La corona cuadrada es típica de las formas primitivas incluidas tradicionalmente en las subfamilias Cramaucheniinae y Theosodontiinae (Ameghino, 1904a). En este sentido, se ha podido verificar que el contorno cuadrangular de los M1-M2 de *Paranauchenia* es similar al de *Theosodon lydekkeri* (MLP 12-421, MACN A-9269) de Santa Cruz, rasgo que aparece como un paralelismo en el análisis filogenético (pág. 194).

En *Scalabrinitherium* y en géneros más derivados de la subfamilia Macraucheniinae, los molares superiores tienden a ser rectangulares, con el largo mayor que el ancho. Se suma a esta diferencia que las muelas de *Paranauchenia* son de corona muy baja, con las concavidades labiales bien marcadas, protocono e hipocono alargados bucolingualmente y las raíces largas (fundamentalmente en MACN PV 4444). En *Scalabrinitherium*, las coronas son proporcionalmente más altas y las raíces más cortas. Los M3 de *Paranauchenia* son similares a los de *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium*, pero el esmalte de la foseta central alcanza la cara lingual del diente, mientras que en los otros dos géneros el contorno circular de la misma se mantiene. En el M3 se puede apreciar que las concavidades entre los estilos son más pronunciadas que en *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium* y el esmalte de la foseta central llega al borde lingual.

Los m2 de *Paranauchenia* presentan el trigónido agudo o redondeado; en *Scalabrinitherium* es siempre redondeado, pero comparte con este taxón el talónido agudo en cuyo centro se ubica el entocónido. *Paranauchenia* y *Scalabrinitherium* se diferencian de *Oxydontherium* en que éste presenta un hipolófidio largo y oblicuo. *Paranauchenia* tiene el metacónido de m2-m3 más lingual que en los otros taxones y un cíngulo rodea todo el diente, que en la cara lingual dibuja un contorno semicircular. En el m3 de *Scalabrinitherium*, el cíngulo no aparece en la base del metacónido y en *Oxydontherium* está menos desarrollado en la base de esta cúspide.

Paranauchenia denticulata presenta semejanzas con *Theosodon hystatus* Cabrera y Kraglievich 1931 de la Fm. Arroyo Chasicó (MLP 29-IX-1-75). Los restos superiores comparten el contorno cuadrangular, la foseta posterior comprimida lateralmente y el hipocono largo y delgado en el M2. La profundidad de las fosetas anterior y posterior no es muy marcada, lo que coincide con las características de dientes braquiodontes. Como en MACN PV 4384, el M3 del ejemplar proveniente de la Fm. Arroyo Chasicó tiene una quinta foseta frente al paracono aunque de tamaño menor que aquél. Difiere del M3 de MACN PV 4444, MACN PV 4384 y MLP 41-XII-13-308 en que el metastilo se repliega labialmente formando una concavidad mayor con el mesostilo. Respecto de los restos inferiores, el m2 de MLP 29-IX-1-75 comparte con los ejemplares entrerrianos el metacónido más lingual que el resto de las cúspides de ese lado (aunque no tanto como en los de Entre Ríos), los cíngulos bien desarrollados y la presencia de entocónido.

La asignación genérica de este ejemplar ya fue cuestionada por Bond y López (1995). Los autores destacaron que, por sus caracteres derivados, MLP 29-IX-1-75 no pertenece al género *Theosodon* considerándolo un Macraucheniinae de estatus genérico impreciso ("*T.* *hystatus*"). Indicaron, además, que presenta semejanzas con algunos taxones del "Mesopotamiense" de Paraná como *Oxydontherium*. Sin embargo, las piezas dentarias superiores de *Oxydontherium* carecen de las concavidades labiales marcadas y el contorno cuadrangular presentes en el ejemplar de Arroyo Chasicó. Respecto de los molares inferiores, *Oxydontherium* presenta el hipolófidio más largo y oblicuo, el entocónido delgado, los contornos labiales agudos y los cíngulos linguales limitados a los valles, características que no están presentes en MLP 29-IX-1-75, cuyos m1-m2 presentan contornos labiales redondeados, un entocónido grueso y cíngulos bien desarrollados.

Por lo expuesto, es posible indicar que MLP 29-IX-1-75 no corresponde al género *Theosodon*, presentando más semejanzas con *Paranauchenia*. Esta aseveración se ve apoyada por el análisis filogenético (ver pág. 199) que reúne a *P. denticulatum* y "*T.* *hystatum*" en un mismo clado mediante una sinapomorfía:

metacónido desplazado lingualmente. Por tanto, se propone la nueva combinación *Paranauchenia hystata* (Cabrera y Kraglievich 1931).

Promacrauchenia Ameghino 1904a

Promacrauchenia Ameghino 1904a: 62; 1908: 422; Rovereto 1914: 53, 131, 184; Rusconi 1932: 14; Kraglievich 1934: 42; Mones 1986: 140.

Macrauchenia (*non* Owen 1838) Ameghino 1887a: 349; 1888: 491; 1889: 303.

Especie tipo: *Macrauchenia antiqua* Ameghino 1887.

Distribución geográfica y estratigráfica: provincia de Buenos Aires, Fm. Monte Hermoso (Montehermosense, Plioceno temprano) y Fm. Chapadmalal (Chapadmalalense, Plioceno tardío). Provincia de Catamarca, Fm. Andalhuala (Huayqueriense, Mioceno tardío). Provincia de Entre Ríos, Barrancas del río Paraná, “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis (Pascual *et al.* 1966): talla aproximadamente un tercio menor que la de *Macrauchenia*. Elementos dentarios superiores e inferiores de morfología similar a aquella de *Macrauchenia*, con los molares superiores de corona rectangular muy alargada anteroposteriormente, y con raíces muy cortas. Premaxilar muy reducido, redondeado y angosto adelante, formando una curva poco pronunciada, como en *Scalabrinitherium*, con los incisivos segundo y tercero casi en la misma línea de los molariformes. Paladar con la parte anterior cóncava y sin el pronunciado estrechamiento detrás del premaxilar presente en *Macrauchenia*, sino con una leve angostura al nivel del P3. Apófisis postorbitaria bien pronunciada, pero sin alcanzar el cigomático, de manera que las órbitas quedan un poco abiertas atrás; abertura nasal lanciforme, muy larga, en una posición intermedia entre aquellas de *Scalabrinitherium* y *Macrauchenia*, extendida entre la perpendicular al P3 y el

borde posterior de las órbitas; frontal plano, con una protuberancia anterior formando el borde posterior de las narinas y sin las fosas posnasales para la implementación de los músculos de la trompa, presente en *Windhausenia* y *Macrauchenia*; vómer fuertemente desarrollado, pero sin que aparezca en la parte superior del cráneo entre los maxilares como sucede en *Macrauchenia*; superficie dorsal del rostro anterior a las narinas en forma de domo, con pendiente más abrupta hacia el borde anterior que hacia la abertura nasal. Húmero con la porción radial de la tróclea más convexa transversalmente que en *Macrauchenia*. Antebrazo proporcionalmente más largo en relación a su ancho transversal que en *Macrauchenia*; al contrario que en ese género pleistoceno, el ancho de la extremidad distal es mayor que el ancho tomado sobre la expansión aliforme del radio e igual a 1/8 de la longitud ancóneo-distal (en *Macrauchenia* es aproximadamente 1/5). Metapodiales proporcionalmente más largos que los de *Macrauchenia* pues su ancho distal es 1/6 de su longitud total, en lugar de 1/4 como en ese género pleistoceno. Fémur más curvado anteroposteriormente que en *Macrauchenia*, con el tercer trocánter proporcionalmente más desarrollado.

Promacrauchenia antiqua (Ameghino 1887a)

Lámina 13

Promacrauchenia antiqua (Ameghino 1887a) 1904: 62; 1904b: figs. 565-66; Mones 1986: 140.

Macrauchenia antiqua Ameghino 1887a: 349; 1888: 491; 1889: 303.

Macrauchenia formosa Moreno 1888: 15.

Holotipo: MLP 12-1455. Fragmento mandibular derecho con i3-m3.

Distribución geográfica y estratigráfica: provincia de Buenos Aires, Fm. Monte Hermoso (Plioceno temprano). Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis enmendada (a partir de Ameghino 1889, 1904): paladar con surco palatino alcanzando el lóbulo posterior del M1. Apertura nasal anterior, intermedia entre la de *Scalabrinitherium* y la de *Macrauchenia*, terminando atrás en una escotadura en los frontales en forma de arco de círculo. Frontal plano y sin prolongamiento triangular adelante. I1 separados como en *Scalabrinitherium*, arqueados y comprimidos bucolingualmente. I2-I3 sin cíngulo externo desarrollado, cavidad interna dividida por una columna central; una raíz. C incisiforme y mayor que I3. P1-P2 con cara labial convexa y rudimento de cíngulo, el lingual delimita dos fosetas; P2 ubicado más internamente en el paladar; dos raíces. I2-P2 imbricados. P3 con parastilo apenas proyectado y cuatro fosetas a diferencia de *Scalabrinitherium* que tiene tres. P4 alargado anteroposteriormente, cuatro fosetas, parastilo proyectado y metastilo no destacado, presenta una muesca en la región posterolabial ausente en *P. calchaquiorum*. M1 más largo que P4 y sin muesca posterior, cuatro fosetas circulares. M2 rectangular, mayor que M1, con muesca posterolabial ausente en *P. calchaquiorum*; pared lingual recta, en *P. calchaquiorum* semicircular. M3 alargado, trapezoidal, foseta central extendida posterolabialmente y abierta a la región entre meso y metastilo; pared posterior menos desarrollada que en *P. calchaquiorum*. Muelas superiores definitivas distintas de las de *Scalabrinitherium* y casi iguales a las de *Macrauchenia*. De corona rectangular, muy alargada de adelante hacia atrás, hipsodontes y raíces cortas.

Incisivos, caninos y premolares inferiores sin cíngulo externo desarrollado. Los tres incisivos dispuestos en semicírculo abierto, separados por diastemas que aumentan del 1º al 3º. Los i1-i2 disminuyen de tamaño de corona a raíz, i2 de tamaño mayor. El i3 es de corona alargada con dos pozos de esmalte en el lado interno. Canino similar al i3, de tamaño mayor y pozos internos más profundos, cíngulo basal externo rudimentario, raíz surcada de ambos lados. Los p1-p3 aumentan de tamaño progresivamente, con rudimento de cíngulo labial en el lóbulo posterior. El p4 mayor que el p3, molariforme, sin cíngulo basal externo como en los molares. El m1 similar al p4, apenas más pequeño y con entoléfido

rudimentario. El m2 apenas mayor, con entoléfido y sin fosétida en el talónido como en *P. chapalmalense*. El m3 con entoléfido incipiente sobre el hipoléfido.

Material referido: MLP 69-XII-2-10, fragmento mandibular izquierdo con p4-m1; MACN PV 13201, fragmento mandibular derecho con p4, m1 y trigónido de m2; MACN PV 2591, fragmento mandibular izquierdo con m2-m3; MACN PV 2590, fragmento de m3? izquierdo.

Descripción

Los restos de Entre Ríos sólo permiten realizar la descripción de la serie p4-m3. Se comparan con el holotipo de *Promacrauchenia antiqua* (MLP 12-1455) y dos fragmentos mandibulares de la misma especie (MACN PV 7986 y MACN A-1189) procedentes de Monte Hermoso, Buenos Aires, y con el holotipo de *P. chapalmalense* Ameghino 1908 (MACN A-11643), proveniente de Barranca de los Lobos, Buenos Aires.

Los p4 (MLP 69-XII-2-10 y MACN PV 13201) son molariformes. Los contornos de ambos lóbulos son redondeados. El paraléfido y el hipolofúlido tienen longitudes semejantes. El ectofléxido no es tan pronunciado como en *Scalabrinitherium bravardi*. El cíngulo labial aparece muy tenue en MLP 69-XII-2-10 y en MACN PV 13201 sólo está presente en la base del surco externo y en la parte posterior del diente. Por la cara lingual el cíngulo circunscribe los valles anterior y posterior sin pasar por encima de la columna del metacono el cual es más ancho en MLP 69-XII-2-10, porque presenta mayor desgaste.

El ejemplar MLP 69-XII-2-10 presenta la pared posterior del talónido más recta respecto de MACN PV 13201 y MACN PV 7986 donde el hipolofúlido se prolonga posteriormente. Se parece en este sentido al p4 del holotipo de *P. antiqua* (MLP 12-1455) y al de MACN A-1189 que presentan un desgaste semejante.

Los m1 (MLP 69-XII-2-10 y MACN PV 13201) son más cortos que los p4 y el m2 (MACN PV 2591), lo que coincide con los restos de Monte Hermoso

asignados a esta especie (MLP 12-1455, MACN A-1189, MACN PV 7986) (tablas 8.2.4.7 y 8.2.4.13). Presentan los contornos de los lóbulos redondeados y el talónido es algo más ancho que el trigónido. Los cíngulos labiales sólo se destacan en la base del ectoflécido. Por la cara lingual, el desgaste permite observar un cíngulo en la base de valle posterior. En MACN PV 13201 se observan vestigios de un entocónido, tal como sucede en MACN PV 7986; en MLP 69-XII-2-10 se observa muy sutilmente. Los m2 son similares morfológicamente a los m1 pero más largos y carecen de la fosétida presente en el talónido de MACN A-11643.

El m3 (MACN PV 2591, MACN PV 2590?) presenta el lóbulo posterior algo más agudo y el ectoflécido más amplio que m1-m2 (MACN PV 13201 y MACN PV 2591). A su vez se aprecia un esbozo de entolófido sobre el hipolófido, como en los m3 de MACN PV 7986, que es casi imperceptible en MACN A-11643. El hipolofúlido presenta la misma longitud que el paralófido. Los cíngulos manifiestan un desarrollo semejante al de los dientes anteriores.

La serie p4-m3 presenta dientes con dos raíces.

MLP 69-XII-2-10 tienen depósitos de cemento? en coronas y raíces en ambas caras laterales.

Discusión

Ameghino (1904a) fundó el género *Promacrauchenia* con la especie *Macrauchenia antiqua* Ameghino 1887a que había nominado anteriormente a partir de una hemimandíbula (MLP 12-1455) procedente de los terrenos de Monte Hermoso (Buenos Aires). En 1888, el mismo autor presentó una lista de los mamíferos fósiles de este yacimiento, donde menciona otra hemimandíbula (MACN A-1189) que describió e ilustró al año siguiente (Ameghino, 1888; 1889).

En 1908, Ameghino fundó *Promacrauchenia chapalmalense* (sic) procedente de Barranca de Los Lobos (Buenos Aires). Este taxón está citado en Cione y Tonni (2005) para la biozona de *Paraglyptodon chapalmalensis* (Ameghino 1908), base bioestratigráfica del Chapadmalalense superior.

En la lista que presentan Cione *et al.* (2000), estos autores indican la presencia de *Promacrauchenia* en la Fm. Ituzaingó de Entre Ríos basándose posiblemente en el escrito de Ameghino (1889: 306) donde determina que el ejemplar MLP 69-XII-2-10 (ingresado en el MLP como *S. bravardi*) pertenece a *M. antiqua*.

El presente estudio corrobora además la presencia de *P. antiqua* por otros restos como MACN PV 2590 y 2591.

Del estudio y la comparación de los restos inferiores hallados en Entre Ríos con los montehermosenses (MACN PV 7986, MLP 12-1455 y MACN A-1189) surge una incongruencia respecto a las descripciones de Ameghino (1889). El presente estudio revela que los molares inferiores tienen una estructura en el lóbulo posterior que correspondería al entocónido o al entolófido, en tanto que Ameghino (1889) sostiene que “las dos últimas muelas no muestran el contrafuerte accesorio interno del lóbulo posterior visible en las muelas de *Scalabrinitherium*”. Esta aseveración difiere de la de Saint-André (1994), quien indicó que *Promacrauchenia antiqua* “conserva un entocónido unido a la parte anterior del lóbulo posterior en todos los molares inferiores”. También Soria (1981) destacó que el m3 de esta especie no tiene entocónido, pero sí un entolófido incipiente.

Anaya y MacFadden (1995) reconocieron la presencia de *Promacrauchenia* sp. en la región de Inchasi (Bolivia). Los restos mencionados e ilustrados corresponden a dos fragmentos mandibulares, uno con m2-m3 (MNHN-Bol-V-003351) y otro con parte de la sínfisis y p2-m2 (MNHN-Bol-V-003352). Estos autores, basándose en el tamaño menor que *Macrauchenia* y al registro de *Promacrauchenia* en otras localidades pliocénicas bolivianas, sostienen que los ejemplares de Inchasi representan la primera descripción definitiva de *Promacrauchenia* para el Plioceno medio de Bolivia. Sin embargo, de la comparación con los restos argentinos pertenecientes a *P. antiqua* se desprende que el m1 de MNHN-Bol-V-003352 posee el trigónido más corto anteroposteriormente, es menor en tamaño (L= 19,8; A= 12,3) y, además, la serie molar inferior no presenta indicio de entocónido/entolófido. También se diferencian

del fragmento mandibular con m2-m3 de *P. chapalmalense* (MACN A-11643), ya que en el talónido de sendos m2 no se aprecia la fosétida y el entolófido incipiente presentes en el de MACN A-11643. Estas diferencias morfológicas supondrían una reinterpretación taxonómica de los ejemplares de Bolivia que podrían no pertenecer a *Promacrauchenia*.

cf. *Promacrauchenia* Ameghino 1904

Lámina 14

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Material referido: MACN PV 2582, M1 izquierdo aislado; MACN PV 6412, fragmento de maxilar izquierdo con M1-M2. M2 aislados: MLP 41-XII-13-302; MACN PV 8894; MACN A-1442. MACN PV 6605, M3 derecho aislado.

Descripción

Los M1 (MACN PV 2582, MACN PV 6412) son de contorno rectangular con los tres estilos igualmente desarrollados. En vista labial el cíngulo presenta una trayectoria descendente desde el lóbulo posterior hacia el anterior. En vista oclusal se observan cuatro fosetas. La foseta anterolingual se extiende y abre a la cara lingual. La posterolingual tiene una posición más labial que la primera y es triangular; la central es pequeña y circular y la mediolingual es ovoide y llega al borde del diente.

Los M2 son dientes grandes, rectangulares, con cuatro fosetas, de corona muy alta labialmente y con las concavidades entre los estilos bien marcadas. El cíngulo labial une los estilos bien desarrollados. MACN PV 8894 y MACN A- 1544 tienen tres raíces cortas, una ancha ubicada en la cara lingual y otras dos labiales anterior y posterior; en MLP 41-XII-13-302 están rotas. MLP 41-XII-13-302 está más comprimido bucolingualmente en el lóbulo posterior y tiene una quinta foseta

pequeña frente al paracono. MACN PV 6412 es de menor tamaño, con la corona más baja labialmente y las concavidades entre los estilos menos marcadas que los otros M2, no obstante, en vista oclusal es muy similar a MACN PV 8894 por la forma y posición de las fosetas.

El M3 está desgastado y algo deteriorado. Le falta parte de la región labial correspondiente al mesostilo y parte del protocono. Es un diente más alargado que los de *Scalabrinitherium*; no obstante, como en este género, la distancia de la concavidad labial formada entre el mesostilo y parastilo es mayor que la concavidad posterior. El contorno es trapezoidal, más ancho adelante que atrás. La pared anterior es recta y en la porción media se aprecia una foseta alargada. La foseta frente al paracono es perfectamente circular y con una gruesa capa de esmalte. La foseta central no es circular, sino más bien triangular. El hipocono está bien desarrollado y posiblemente el protocono tenía un desarrollo semejante pero el deterioro impide asegurarlo. Entre ellos y en la base se aprecia una foseta pequeña. Las fosetas linguales anterior y posterior son grandes y profundas lo mismo que la central.

Este diente conserva una raíz centrolingual, corta y ancha, y otra en la región labial posterior, más larga, pero igualmente robusta. La labial anterior está rota.

Discusión

Los ejemplares MACN PV 2582 y MACN PV 6412 comparten con *Promacrauchenia calchaquiorum* de Catamarca (MACN PV 5528) y *P. antiqua* de Monte Hermoso (MACN PV 7986) la trayectoria descendente del cíngulo labial desde el lóbulo posterior hacia el anterior, característica que no ha sido observada en ninguna de las piezas asignadas a *Scalabrinitherium*, *Oxydontherium* y *Paranauchenia*, pero sí en GHUNLPam 8146 de la Fm. Cerro Azul, provincia de La Pampa, descrito oportunamente como *S. bravardi* (pág. 137). No obstante, presentan diferencias en cuanto a la forma y la posición de las fosetas coronarias respecto de *Promacrauchenia*. En las especies de *Promacrauchenia* la foseta central ocupa una posición más labial; las fosetas ántero y pósteros linguales son

más bien circulares y no abren a la cara lingual y la foseta mediolingual no llega al borde lingual. Además, el contorno lingual del diente en MACN PV 2582 y MACN PV 6412 no es semicircular como en *P. calchaquiorum* y el parastilo no se proyecta como en *P. antiqua*. En cuanto al tamaño, MACN PV 2582 es un poco mayor que el M1 de *Promacrauchenia calchaquiorum* (MACN PV 5528), pero MACN PV 6412 presenta un tamaño similar (tablas 8.2.4.8 y 8.2.4.12).

Los M2 no son tan comprimidos bucolingualmente como los de *Promacrauchenia antiqua* y carecen de la muesca en la región posterolabial presente en este taxón. También se diferencian de *P. calchaquiorum* porque el contorno lingual no es semicircular.

El ejemplar MLP 41-XII-13-302 comparte con los molares MACN PV 13163 y MACN PV 13176 de *Scalabrinitherium bravardi* una característica particular del metastilo. Mientras que parastilo y mesostilo surgen de la base labial y llegan al borde de la corona como costillas rectas y continuas, el metastilo luego de recorrer aproximadamente tres cuartas partes de la corona en línea recta se curva en dirección al metacono, o sea, hacia adentro. Esta característica se ha podido apreciar en el M2 de *P. calchaquiorum*, pero no en *P. antiqua* donde los tres estilos tienen un desarrollo semejante.

El M3 MACN PV 6605 es más largo que el de las especies de *Promacrauchenia*, pero comparte con *P. antiqua* ciertos caracteres que lo diferencian de *Scalabrinitherium* como la altura de la corona, la presencia en la mitad de la pared anterior de una foseta alargada que no se ha observado en ninguno de los M3 revisados para los otros géneros y la foseta central no circular. La pared anterior es recta como en *P. antiqua* y no redondeada como en *P. calchaquiorum*.

El nivel de hipsodoncia de las muelas definitivas es mayor al de *Scalabrinitherium* y más similar al de *Promacrauchenia antiqua* o *Macrauchenia* (Pleistoceno).

Cullinia Cabrera y Kraglievich 1931

Cullinia Cabrera y Kraglievich 1931: 113; Kraglievich 1934: 42; Pascual *et al.* 1966: 166; Soria 1981: 5; Mones 1986: 138; Bond y López 1995: 23-27; Cifelli y Guerrero 1997: 298; Cione *et al.* 2001: 215, 222; Croft *et al.* 2009.

Especie tipo: *Cullinia levis* Cabrera y Kraglievich 1931.

Holotipo: MLP 29-IX-1-78, rama mandibular izquierda con parte de la sínfisis y c, p2 incompleto, p3-p4 y m2; fragmento mandibular derecho con m2 completo y raíces de m3; i3? derecho aislado; metatarsiano IV y otros fragmentos óseos.

Distribución geográfica y estratigráfica: Arroyo Chasicó, Partido de Villarino, provincia de Buenos Aires, Fm. Arroyo Chasicó (Chasicuense, Mioceno tardío). Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis ampliada (a partir de Pascual *et al.* 1966; Bond y López 1995): macraucheniano muy pequeño. P1 ausente. P2-P4 imbricados. P4 con mesostilo menos marcado que en *Theosodon*, fosetas ántero y póstero internas más profundas y persistentes (la posterointerna de tamaño mayor y extendida labialmente), foseta central persistente. M1 con las fosetas más profundas y persistentes que en *Theosodon*. Rebordes de esmalte gruesos. Dientes inferiores con una morfología semejante a aquella de *Theosodon* pero sin el p1. El p2 más corto y con el metacónido más prominente que en *Theosodon*. El m3 con entocónido y entolófido muy reducidos, a diferencia de *Theosodon*. Serie p2-m3 con cíngulo labial bien marcado, el lingual de desarrollo variable. El entocónido del m2 llega a la cara lingual y el cíngulo toca la base de esta cúspide. Metapodios proporcionalmente más largos que en *Theosodon*.

Cullinia sp.

Lámina 15

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Material referido: MLP 52-X-3-69, fragmento mandibular derecho con m2-m3; MACN PV 4087, fragmento mandibular derecho con m2-m3; MACN PV 3764, fragmento mandibular derecho con m3; MACN PV 4400, m3 derecho aislado; MACN PV S/Nº, m3 derecho aislado.

Descripción

Las tres piezas muestran un importante grado de desgaste, pero se puede apreciar que los m2 (MLP 52-X-3-69 y MACN PV 4087) presentan entoléfido y un cíngulo bien desarrollado que rodea toda la corona. En MACN PV 4087, el trigónido es de contorno más redondeado que el talónido y presenta el ectofléxido más abierto que en MLP 52-X-3-69, donde los lóbulos son redondeados labialmente. En ambos ejemplares, el paraléfido termina en un paracónido que continúa con el cíngulo lingual describiendo una pequeña curvatura producto del desgaste (roto en MLP 52-X-3-69, pero visible).

Los m3 presentan un esbozo de entocónido. El paraléfido es más largo que el hipolofúlido (MACN PV 4087, MLP 52-X-3-69, MACN PV 4400 y MACN PV S/Nº), el ectofléxido es más abierto que en m2 y el trigónido más corto que el talónido. El hipoléfido es más largo y estrecho que el metaléfido como en el m2 de MLP 29-IX-1-78.

El ejemplar MACN PV S/Nº es similar a los m3 de *O. zeballosi* de tamaño mayor, pero se diferencia por la presencia de un entocónido incipiente sobre el hipoléfido, ausente en *Oxyodontherium*.

Discusión

Los restos inferiores mencionados se reconocen como *Cullinia* sp. en función del parecido morfológico con *Cullinia levis* y otros ejemplares procedentes de Arroyo Chasicó catalogados como *Cullinia* sp. y depositados en el MLP. No obstante, difieren por su tamaño mayor (tabla 8.2.4.9), por lo que se mantiene nomenclatura abierta.

Cione *et al.* (2000) listaron a *Cullinia* sp. con dudas dentro de los Macraucheniiidae entrerrianos de la Fm. Ituzaingó sin detallar en qué material se basaron.

El género *Cullinia* y su especie tipo, *C. levis*, fueron fundados por Cabrera y Kraglievich (1931) a partir del estudio de la fauna de ungulados fósiles de la localidad de Arroyo Chasicó en Buenos Aires. Bond y López (1995) completaron la diagnosis de este género monotípico tras incluir dos restos de la dentición superior, depositados en las colecciones del MLP. Ambos restos (MLP 28-X-11-31 y MLP 28-X-11-42) estaban disociados, pero corresponden al mismo paladar. El análisis de los fragmentos permite comprobar que no conservan actualmente las series indicadas por Bond y López (1995), sino que la izquierda sólo conserva P3-P4.

De la comparación de los restos entrerrianos con el holotipo de *C. levis* (MLP 29-IX-1-78) es posible indicar que los m2 comparten el entolófido, el cíngulo destacado que rodea la corona, el trigónido más redondeado que el talónido y la curvatura del paracónido. Los m3 presentan un esbozo de entocónido como en MLP 29-IX-1-77 catalogado como *Cullinia* sp.

La comparación de los ejemplares entrerrianos referidos a *Cullinia* sp. con el resto de los taxones de la región revela que los m2 comparten con *Oxydontherium* la presencia de entocónido, pero se diferencian en el m3, ya que *Cullinia* tiene el esbozo de entolófido que ha desaparecido en el m3 de *Oxydontherium*. Respecto de los m3 de *Scalabrinitherium*, se diferencian por la presencia del entocónido incipiente en MLP 52-X-3-69, MACN PV 4087 y MACN PV 3764 y desarrollado, pero menos marcado en la base de la corona como en

MLP 69-XII-2-1. En cuanto a *Paranauchenia* los m3 no poseen el metacónido desplazado lingualmente como MACN PV 8880.

A pesar de las semejanzas morfológicas, las diferencias métricas (fundamentalmente de uno de los ejemplares, MACN PV 4087) son muy marcadas por lo que los restos entrerrianos no se pueden asignar con total certeza a *Cullinia levis* y tampoco es factible reconocerlos dentro de los otros géneros de macraucheníidos representados en Entre Ríos.

Croft *et al.* (2009) compararon ejemplares de un género y especie nuevos (innominados) provenientes de la localidad de Cerdas, Bolivia, con *Cullinia levis* e indicaron la similitud de tamaño entre ellos. Uno de los caracteres diagnósticos peculiares de *Cullinia* por el cual Bond y López (1995) lo consideran colateral a otros Macraucheniidae conocidos es la ausencia de P1/p1. No obstante, Croft *et al.* (2009) curiosamente sostienen que la longitud del p1 del holotipo (MLP 29-IX-1-78) es 10,2 mm. Posiblemente esta medida corresponda al c y no al p1.

El m2 del ejemplar de Cerdas (MNHN BLV-148) es menor que el de los ejemplares de Entre Ríos (tabla 8.2.4.9). Además, en la descripción no se menciona y en la imagen no se aprecia la presencia de entocónido como en MLP 52-X-3-69 y MACN PV 4087. Por la forma, MNHN BLV-148 es similar al m2 de MLP 52-X-3-69 fundamentalmente por los lóbulos redondeados, pero el paracónido no se curva lingualmente para continuar con el cingulo lingual como ocurre en el ejemplar de Entre Ríos.

Finalmente, es preciso destacar que Bond y López (1995), refiriendo a la cita de Pascual *et al.* (1984), indican la presencia de *Cullinia levis* para la Fm. Los Loros (Mioceno superior) de la provincia de Río Negro.

Macraucheniinae indet.

Láminas 16-18

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Material referido: MACN PV 6610, incisivo superior izquierdo?; MLP 81-XI-29-4, fragmento maxilar derecho con DP2-DP4; MACN PV 13197b, fragmento de maxilar con DP2 derecho; MACN PV 4365, fragmento de premolar superior derecho; MACN PV 4085, fragmento mandibular derecho con m2-m3; MACN PV 2580 y MACN PV 2581, M2 izquierdo y derecho, respectivamente; MACN PV 3741, molar superior (M2?) derecho.

El ejemplar MACN PV 6610 correspondería a un incisivo superior debido a la arcada característica pero, a diferencia de los restos reconocidos para *Scalabrinitherium*, carece de los cíngulos labial y lingual e incluso del contrafuerte medio que divide a la corona lingualmente en dos cavidades.

Ameghino indicó (1889: 311) que un incisivo inferior descrito y figurado por Burmeister (1885: 120, lám. 3, fig. 20 A) carecía del cíngulo labial característico de *Scalabrinitherium* y pertenecía a *Oxydontherium*. Dicho resto comparte la morfología con los ejemplares MACN PV 1058 y MACN PV 4351 de *S. bravardi*, aunque este último es mayor en tamaño y más robusto. Se descarta la posibilidad de que pertenezca a *Oxydontherium* en virtud de que el DI del ejemplar procedente de San Luis (MHIN-UNSL-GEO-V 465a), asignado a *O. zeballosi* por Cerdeño *et al.* (2008), posee los cíngulos tenues y un canino superior (MACN PV 13671), reconocido como la misma especie en esta Tesis, conserva un cíngulo externo.

El fragmento maxilar con DP2-DP4, MLP 81-XI-29-4, está ingresado a la colección como *Oxydontherium* sp. De la comparación con el ejemplar de San Luis (MHIN-UNSL-GEO-V 465a) surgen algunas diferencias evidentes, como el tamaño, bastante mayor para MHIN-UNSL-GEO-V 465a. Además, en MLP 81-XI-29-4, la concavidad de las paredes labiales es más destacada, los cíngulos labiales están menos desarrollados, los dientes son más cuadrangulares, el DP4 presenta una profunda cuenca del triángulo en el que la foseta central ha desaparecido por el desgaste, las raíces de DI y DC no revelan la marcada imbricación que se puede observar en el ejemplar MHIN-UNSL-GEO-V 465a, las coronas son bajas y las raíces relativamente largas. En base a las diferencias

apuntadas, se descarta la pertenencia de este ejemplar a *Oxydontherium* aproximándose más a *Paranauchenia*, aunque de este último no se conocen piezas deciduas que faciliten la comparación.

El DP2 MACN PV 13197b presenta diferencias respecto de los otros dos dientes deciduos (DP2) descritos y comparados anteriormente. Se diferencia de MLP 81-XI-29-4 principalmente por el tamaño mayor. Por la cara labial, MACN PV 13197b presenta un cíngulo muy desarrollado que si bien no describe la sinuosidad observada en MLP 81-XI-29-4 tampoco es un reborde regular como se aprecia en MHIN-UNSL-GEO-V 465a; se presenta como un reborde que comienza continuo y en la porción posterior del diente sube, dibuja un semicírculo y vuelve a descender hasta el borde de la corona. En vista oclusal presenta dos fosetas, una anterior profunda y de tamaño mayor que la posterior ubicada en la porción posterior del diente. En vista lingual se puede observar la misma constricción que presenta MLP 81-XI-29-4 que lo separa en dos partes. MACN PV 13197b conserva un fragmento de maxilar donde se observa un surco muy marcado en sentido anteroposterior y que se hace más profundo hacia la región posterior del paladar. Este mismo canal se puede observar en MLP 81-XI-29-4, pero no es tan hondo como en MACN PV 13197b.

MACN PV 4365 fragmento premolar superior derecho (P2?) comparte con MACN PV 4367, canino asignado a *Scalabrinitherium*, el recorrido y el grosor del cíngulo labial y no presentan el cíngulo lingual festoneado que se observa en los otros descritos para *Scalabrinitherium*.

MACN PV 4085 es parecido a MACN PV 4087 (*Cullinia* sp.) por la presencia de cíngulos bien desarrollados, entocónido en m2 e insinuado en m3, pero es notablemente mayor. Por esta última característica fundamentalmente y por la presencia de entocónido (m2-m3) se asemeja a *Scalabrinitherium* pero los cíngulos están muy desarrollados en el lado lingual a diferencia de los m3 de este género (MLP 69-XII-2-1 y MACN PV 13200) donde no se observan.

MACN PV 2580, MACN PV 2581 y MACN PV 3741 son diferentes a los *Scalabrinitherium*. Son más estrechos bucolingualmente, con la foseta frente al paracono más alargada anteroposteriormente y una prolongación “alada” de

parastilo y metastilo. Los tres ejemplares son bien rectangulares y MACN PV 2580 y MACN PV 2581 tienen los bordes de esmalte más grueso. MACN PV 3741 es de tamaño menor (tabla 8.2.4.10). En vista labial, la corona se estrecha hacia la base (característica más destacada en MACN PV 3741).

Las características apuntadas para cada uno de los restos impiden identificarlos fehacientemente con alguno de los géneros o especies reconocidos para el “Mesopotamiense” de Entre Ríos o de otras localidades fosilíferas sudamericanas, por lo que se los mantiene como macrauquénidos indeterminados en la espera de que nuevos descubrimientos permitan su ubicación sistemática más precisa.

Macraucheniinae indet.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Material referido

El material postcraneano perteneciente a macrauquénidos de Entre Ríos, proveniente de las barrancas del río Paraná, no se encuentra asociado a restos dentarios, por lo que su determinación taxonómica no se puede extender más allá del nivel de subfamilia.

Axis: CICYTTP PV-M-1-189a, MACN PV 2644. **Húmeros:** MACN PV 1011, derecho, reconstruido; MLP 52-IX-30-39, derecho; MLP 41-XII-13-281, fragmento proximal derecho; MACN PV 4453, MACN PV 4456, MACN PV 4460, MACN PV 3052, MACN PV 12305, MACN PV 3071, MLP 41-XII-13-280, CICYTTP PV-M-2-48, CPKTV3 001, MACN PV 3070 y CPKTV3 002, fragmentos distales derechos; MACN PV 4458 y 4461, fragmentos distales izquierdos. **Ulnas-radiales:** MACN PV 1009, derechos (reconstruidos); MACN PV 4459 y MACN PV 1007, fragmentos proximales derechos; MACN PV 1010, fragmento proximal izquierdo; MLP 41-XII-

13-289, extremidad proximal derecha; CICYTTP PV-M-1-239, fragmento de diáfisis derecha; MACN PV 4463, fragmento distal derecho; MACN PV 4464, fragmento distal izquierdo. **Ulnas aisladas:** MLP 41-XII-13-290, extremidad proximal izquierda; MACN PV 3075, mitad proximal izquierda muy erosionada; **Radios aislados:** MACN PV 3133 y MACN PV 4462, fragmentos distales. **Metacarpianos: Mc II:** MACN PV 3653, MACN PV 4280 y MAS PALEO-VERT 420, izquierdos; MACN PV 4445, derecho; CICYTTP PV-M-1-193, fragmento proximal izquierdo. **Mc III:** MACN PV 4281, izquierdo, con la región proximal erosionada. **Mc IV:** MACN PV 2528 y MLP 186, izquierdos; MLP 41-XII-13-316, derecho. **Cintura pélvica:** CICYTTP-PV-M-1-8, fragmento de coxal izquierdo. **Fémures:** MACN PV 3145, derecho sin la región proximal; MACN PV 3064, MACN PV 6544, MLP 41-XII-13-277 y MLP 138, fragmentos distales izquierdos; MLP 139, derecho; CPK-TV3-003, fémur derecho sin las epífisis. **Tibias:** MACN PV 1004 y MACN PV 1005, derechas; MACN PV 17731, derecha, con epífisis distal dañada; MACN PV 3792, izquierda; MLP 41-XII-13-293, derecha, con la epífisis proximal deteriorada; MLP 41-XII-13-284, fragmento de epífisis proximal izquierda; MACN PV 4715, fragmento distal derecho con fíbula. **Astrágalos:** MACN PV 3572, MACN PV 3574, MACN PV 4002, MACN PV 4227, MACN PV 4246, MACN PV 4254, MACN PV 6567, MLP 41-XII-13-347, MLP 156, MLP 157, MLP 159 y MLP 154, derechos; MACN PV 3567, MACN PV 3582, MACN PV 3959, MACN PV 4247, MLP 52-X-1-61, MLP 162 y MACN PV 4252, izquierdos; MACN PV 4253, izquierdo, asociado a navicular. **Calcáneos:** MACN PV 3783, MACN PV 4161, MACN PV 4254, MACN PV 4261, MACN PV 4277, MACN PV 4714 y MLP 153, derechos; MACN PV 4163, MACN PV 4260, MACN PV 2519, MLP 41-XII-13-292, MLP 148, MLP 149, MLP 150 y MLP 151, izquierdos. **Naviculares:** MACN PV 4254, derecho, MACN PV 4253, izquierdo. **Metatarsianos: Mt II:** MACN PV 3262, MACN PV 3651, MACN PV 4259, MACN PV 4266 y MLP 192, derechos; MACN PV 4267, izquierdo; MLP 195, izquierdo sin articulación distal. **Mt III:** MACN PV 4259, derecho; MACN PV 3641, MACN PV 3647, MACN PV 4263, MACN PV 4265, MACN PV 4267 y MLP 190, izquierdos. **Mt IV:** MACN PV 3654, MACN PV 4259, MLP 41-XII-13-323, MLP 194 y MAS

PALEO-VERT 421, derechos; MACN PV 1116, MACN PV 4267 y MLP 193, izquierdos. **Falanges:** MACN PV 2525, MACN PV 2968, MACN PV 3005, MACN PV 4043, MACN PV 3006, MACN PV 4082, MACN PV 4240 y MACN PV 4243, 1ª dedo II ó IV; MACN PV 2517 y MACN PV 3008, 1ª dedo III, MACN PV 3000, 2ª dedo III, deteriorada en la región proximal; MACN PV 3003, 2ª dedo III; CICYTTP PV-M-1-189b, falange ungueal.

Descripción

El axis es una vértebra alargada anteroposteriormente. En la región anterior (o extremidad craneal del cuerpo vertebral) se ubica la apófisis odontoides en forma de expansión convexa algo orientada dorsalmente. De la apófisis odontoides surge una fina cresta que se dirige posteriormente a lo largo del arco neural vertebral. A cada lado de la apófisis odontoides se hallan los cóndilos o apófisis articulares craneales. Éstos son levemente cóncavos en su parte central y están orientados suavemente hacia atrás; el diámetro dorsoventral supera el lateromedial. El cuerpo del axis se adelgaza hacia la porción media para ensancharse en la parte posterior y terminar en la superficie articular caudal que en CICYTTP PV-M-1-189a no está soldada -como en MACN PV 2644- sino suelta, lo que indica, posiblemente, una edad más joven de este individuo. En vista ventral, el cuerpo presenta desde la base de la apófisis odontoides una cresta o reborde que se extiende posteriormente por el centro vertebral y se bifurca antes de llegar al borde de la superficie articular caudal. El arco neural es más alto que ancho en la porción anterior y se ensancha hacia la región posterior. La apófisis espinosa es larga anteroposteriormente y con el borde dorsal agudo y algo convexo en la porción media (deteriorado en MACN PV 2644); sus caras laterales presentan rugosidades de inserción muscular y son algo cóncavas. Posteriormente, la apófisis espinosa se continúa con las apófisis articulares caudales (faltan en MACN PV 2644), pequeñas y convexas, que en vista lateral sobrepasan el límite del cuerpo vertebral. Las apófisis transversas comienzan inmediatamente por detrás de las apófisis articulares craneales en forma de

reborde laminar y se dirigen posteriormente (deterioradas en ambos ejemplares). El foramen transverso comienza en la porción anterolateral por encima de la apófisis transversa, atraviesa anteroposteriormente y en diagonal la pared vertebral y desemboca en el arco neural.

Se puede apreciar que MACN PV 2644 supera en longitud total y por consiguiente en largo del cuerpo vertebral a CICYTTP PV-M-1-189a (tabla 8.2.5). Sin embargo, como ya se indicó, el segundo puede tratarse de un ejemplar juvenil y justificar de ese modo la diferencia de tamaño.

Los húmeros MACN PV 1011 y MLP 52-IX-30-39, pese a ser los más completos, están reconstruidos en ciertos sectores. En vista dorsal, presentan la región proximal más robusta que la distal y la cabeza articular se proyecta posteriormente respecto a la epífisis distal. El trocánter próximolateral (tuberosidad externa) en MLP 52-IX-30-39 está bien desarrollado y, desde él, la cresta deltoidea se proyecta lateralmente. En MACN PV 1011, la cresta está reconstruida en yeso y presenta una morfología diferente a la de MLP 52-IX-30-39, ya que el ángulo inferior de la misma es más acentuado. En ambos y en vista dorsal, la diáfisis está comprimida mediolateralmente respecto de los extremos superior e inferior. No obstante, difieren en los diámetros anteroposteriores, ya que MACN PV 1011 tiene un DAP mayor que el transverso (DT) (tabla 8.2.5) al tiempo que estas medidas son muy aproximadas en MLP 52-IX-30-39. La epífisis distal de MLP 52-IX-30-39 supera en ancho (1,5 cm aproximadamente) a la de MACN PV 1011. En los dos ejemplares completos comparados (y en el resto de los ejemplares que conservan los fragmentos distales), el epicóndilo lateral está más proyectado externamente que el medial y su DAP varía entre 3,6 cm (MACN PV 4458, fragmento reconstruido parcialmente) y 4,9 cm (MLP 52-IX-30-39). En todos los ejemplares, la tróclea es cóncava, oblicua respecto del eje longitudinal e inclinada externamente. Los diámetros transversos de la región distal anterior superan siempre los de la posterior (tabla 8.2.5) La fosa coronoidea (anterior) es ligeramente triangular, más pequeña y menos profunda que la del olecranon (posterior) que presenta un contorno más bien elipsoidal u ovoide. Ambas fosas

están algo desplazadas externamente y separadas por una lámina ósea que puede estar perforada (MLP 52-IX-30-39, CICYTTP PV-M-2-48 y CPKTV3 001) o no (MACN PV 1011, MACN PV 3052, MACN PV 3070, MACN PV 3071, MACN PV 4453, MACN PV 12305, MACN PV 4456, MACN PV 4460, MACN PV 4461 y MLP 41-XII-13-280). En el ejemplar CPKTV3 002 la presencia o no de foramen no se puede determinar debido al deterioro del resto.

El ejemplar MLP 41-XII-13-281 es morfológicamente similar al extremo proximal de MLP 52-IX-30-39, sólo que el trocánter próximolateral (tuberosidad externa) está deteriorado y la cresta deltoidea es más prominente. Esta diferencia con MLP 52-IX-30-39 puede deberse a la reconstrucción parcial mencionada que presenta este ejemplar.

Entre los ejemplares pertenecientes a las colecciones del MLP, algunos están ingresados con una determinación genérica. Así, la identificación que acompaña a MLP 52-IX-30-39 y MLP 41-XII-13-280 indica *Scalabrinitherium* al tiempo que MLP 41-XII-13-281 está determinado como *Oxydontherium*. Dado que ambos taxones han sido creados en base a restos dentarios, se desconocen los motivos que llevaron a identificar estos restos con sendos taxones siendo que ninguno de ellos está asociado a piezas craneales. Por este motivo, se considera más prudente mantenerlos como *Macraucheniinae* indet. a la espera de que nuevos hallazgos de restos asociados permitan la identificación certera.

El ejemplar más completo de ulna (MACN PV 1009) presenta el olecranon reconstruido y está fusionada a un radio restaurado. Los fragmentos proximales de ulna-radio también presentan el olecranon reconstruido (MACN PV 4459, MACN PV 1007, MACN PV 1010) o bien fragmentario (MLP 41-XII-13-289, MLP 41-XII-13-290, MACN PV 3075). En todos los casos está orientado posteriormente y con el borde craneal levemente cóncavo. La escotadura troclear y la superficie articular humeral son profundas y la apófisis ancónea es prominente. La mayoría de los ejemplares estudiados poseen el radio fusionado a la ulna menos MLP 41-XII-13-290 y MACN PV 3075, dos fragmentos de ulnas sin el radio y MACN PV 3133 y MACN PV 4462, dos fragmentos de radios aislados. Estos huesos posiblemente

estén aislados porque se trata de ejemplares juveniles que no llegaron a fusionarse completamente. Los fragmentos proximales de radio son algo comprimidos anteroposteriormente y la epífisis presenta una depresión para la articulación con el cóndilo medial del húmero. En el ejemplar MACN PV 1009 se observa reconstruida en yeso la expansión aliforme interna del radio desplazada hacia la porción distal del hueso, sin embargo, en el fragmento MACN PV 4464 se aprecia el comienzo de la expansión alar del radio más alejado de la porción distal.

En MACN PV 1009, MACN PV 4463 y MACN PV 4464, las superficies articulares distales están muy juntas pero no fusionadas. En su porción distal, el radio posee dos superficies para la articulación con el escafoides (internamente) y el lunar (medialmente) del carpo y la ulna posee una superficie cóncava de contacto con el cuneiforme.

En CICYTTP PV-M-1-239 no se puede precisar si la fusión de los huesos era completa en las extremidades proximales y distales por lo fragmentario del resto. No obstante, si bien los huesos están fusionados en uno compacto, se aprecia una línea de unión en las diáfisis conservadas tanto del lado interno como del externo que indica los límites de los huesos. Por el lado externo la superficie es continua y convexa. El borde anterior del radio forma una convexidad en la porción medial del fragmento conservado. El borde posterior de la ulna es recto. Por el lado interno hay un valle profundo a lo largo del fragmento en cuyo fondo se aprecia una línea que indica el sitio de fusión pero es más visible en la región distal. Esta condición de huesos del antebrazo unidos también se puede apreciar en *Macrauchenia*.

Los metacarpianos II analizados son huesos gráciles, con la diáfisis de sección triangular y una curvatura hacia el exterior del cuerpo que hace al borde radial cóncavo. En todos los ejemplares examinados, la superficie proximal que articula con el trapecoide es cóncava. La cara proximal externa (ulnar) presenta una proyección que se apoya en el magnum y se superpone sobre la cabeza del metacarpiano III. La epífisis proximal es menos ancha que la distal en todos los especímenes y el DAP supera el DT a ese nivel (tabla 8.2.5). Únicamente en MACN PV 3653 el DAP de la diáfisis supera el DT (tabla 8.2.5).

La articulación distal (ausente en MACN PV 4445) presenta una tróclea asimétrica con el reborde interno más desarrollado que el externo, y una quilla central que se extiende desde la región dorsal a la ventral donde alcanza un desarrollo mayor.

El metacarpiano III generalmente es más largo que los dos huesos que lo rodean (tabla 8.2.5). En MACN PV 4281 se observa un eje recto, simétrico y de sección cuadrangular. La epífisis proximal lleva un proceso triangular que se extiende posteriormente y que articula con el Mc II en toda su extensión medial. También presenta una gran superficie de articulación con el magnum. Externamente presenta dos facetas articulares para el Mc IV, una sobre el borde dorsal y otra más cerca del ventral; están erosionadas y no permiten mayor descripción. La epífisis distal es bastante más ancha que la proximal (tabla 8.2.5) y lleva una tróclea simétrica con una quilla central menos prominente sobre el lado dorsal.

El metacarpiano IV es un hueso alargado. De los tres ejemplares analizados MACN PV 2528 es más corto (tabla 8.2.5). La superficie lateral describe una curvatura uniforme a lo largo de toda la diáfisis al tiempo que la superficie medial exhibe una convexidad en ese trayecto. Las caras posterior y medial son relativamente planas y los diámetros anteroposterior y transversal similares (tabla 8.2.5). La epífisis proximal apoya sobre el extremo proximolateral del Mc III y es más estrecha que la distal en todos los casos, habiendo una diferencia muy destacada en MLP 186 (tabla 8.2.5). La superficie proximal de articulación con el unciforme es ligeramente convexa. Sobre el lado interno, la epífisis lleva dos facetas de articulación con el Mc III. La dorsal es alargada proximodistalmente y la ventral es cóncava y circular. La tróclea distal es asimétrica, con el borde interno más desarrollado anteroposteriormente que el externo y con una fuerte cresta media, más desarrollada del lado ventral, que articula con la primera falange.

El fragmento de coxal izquierdo CICYTTP-PV-M-1-8 conserva el ilion con un cuello corto y comprimido dorsoventralmente, que se expande en un ala amplia no tan desarrollada como en *Macrauchenia*. El borde superior de la cresta ilíaca es agudo y sinuoso. La región dorsocraneal de la espina ilíaca está fracturada, por lo que no se puede apreciar el sitio de unión con el sacro. En vista anterior, la región del ilion que converge con el pubis está fracturada. Por el lado externo del ala, la superficie glútea es lisa y suavemente cóncava. El acetábulo es circular y muy cóncavo. Internamente, la escotadura ciática mayor es cóncava y la espina ciática presenta una rugosidad. Solo conserva el principio del isquion, de sección ligeramente circular.

Ninguno de los fragmentos de fémures analizados conserva la región proximal. Todos son similares morfológicamente, pero difieren en tamaño (tabla 8.2.5). En vista anterior se puede apreciar la fosa suprapatelar, ubicada inmediatamente por encima de la tróclea. La tróclea presenta forma de polea con un surco central continuo y es algo asimétrica, ya que el cóndilo medial está más desarrollado que el lateral. En vista posterior y ventral se puede observar que los cóndilos están separados por la fosa intercondilar. En vista ventral, el cóndilo lateral es más estrecho y se proyecta lateralmente, al tiempo que el medial es más globoso y se proyecta posteriormente. En vista distal, la fosa para la inserción del músculo extensor se aprecia por delante del cóndilo lateral.

En el ejemplar más completo conservado (MACN PV 3145) no se aprecia claramente el tercer trocánter, sino un suave esbozo de él.

Algunos de los ejemplares están ingresados con una denominación genérica. Así, MACN PV 3145, MACN PV 3064 y MLP 41-XII-13-277 pertenecerían a *Scalabrinitherium*. Sin embargo, por las mismas razones expuestas en el caso de los fragmentos de húmeros se los mantiene como *Macraucheniinae* indet.

Las tibias presentan una similitud morfológica significativa contrarrestada, en ciertos casos, por importantes variaciones de tamaño.

La epífisis proximal es bastante mayor que la distal (tabla 8.2.5); la superficie articular lateral es más comprimida anteroposteriormente y menos cóncava lateralmente que la medial. En vista proximal se pueden apreciar los tubérculos intercondiloideos medial y lateral (este último más saliente y posterior que el medial) y entre ellos existe una depresión posterior conocida como área intercondiloidea caudal. También se observa el surco del tendón extensor (o corredera tibial) en el margen lateral y por delante de él la tuberosidad tibial que continúa en la cresta tibial que culmina en la diáfisis y se observa claramente en vista dorsal junto con el surco de la tuberosidad. En vista lateral, se puede apreciar la fosa tibial y, posterolateralmente, una faceta relativamente pequeña y cóncava para la articulación proximal de la fíbula (por debajo de la superficie articular lateral).

La diáfisis es recta en todos los ejemplares, robusta y de sección triangular en la porción proximal; se estrecha gradualmente hasta la región distal, donde apenas se vuelve a ensanchar.

La epífisis distal está formada por dos cavidades separadas por un reborde intercondilar donde articula la plea del astrágalo. La superficie de articulación interna es más ancha que la externa y posee una expansión posterior.

El ejemplar MACN PV 4715 conserva un fragmento de fíbula fusionada. Ésta es mucho más pequeña y delgada que la tibia. Se trata de un hueso comprimido lateralmente en su porción media que se ensancha anteroposteriormente al llegar a la base y sobrepasa el maléolo externo. En vista distal se puede apreciar la superficie de articulación para el calcáneo, convexa anteriormente y cóncava posteriormente; en vista lateral se observa un surco para la inserción del tendón peroneal.

La longitud total varía en las tibias completas entre 20 cm y 36 cm; en todos los casos los diámetros proximales superan los distales (tabla 8.2.5). Las diferencias entre los diámetros de la diáfisis no son muy marcadas, siendo el DT apenas mayor en la mayoría de los casos. Esto indica que en la mitad el hueso presenta una sección casi cuadrangular.

Los astrágalos presentan un contorno cuadrangular. La región de la tróclea es más ancha que la zona distal. La tróclea es asimétrica, con la cresta lateral mayor que la medial. En vista dorsal se observa una fosa ancha en la base del cuello, poco excavada y algo desplazada hacia el costado externo. El cuello es más corto que en los proterotéridos. La cabeza astragalar es ancha y aplanada dorsoventralmente, con la articulación para el navicular convexa y orientada externamente. En vista ventral, la faceta sustentacular es ligeramente plana y alargada proximodistalmente. En MLP 52-X-1-61, en el centro de la faceta sustentacular hay una protuberancia que no se aprecia en otros astrágalos y que puede deberse al deterioro parcial que presenta en dicha región. En vista lateral, la faceta ectal es cóncava y alargada lateromedialmente. Estas dos facetas están separadas por un surco estrecho y profundo.

La longitud total de los astrágalos varía entre 40 y 53 mm. La distancia entre las crestas supera el ancho de la cabeza (salvo en MACN PV 4254 que no se pudo medir correctamente por estar asociado al calcáneo) (tabla 8.2.5).

Entre los astrágalos de mayor tamaño se encuentran MACN PV 4227 y MLP 156 (tabla 8.2.5). Si bien ambos ejemplares se aproximan en longitud, la distancia entre las crestas en MACN PV 4227 es superior a MLP 156. Asimismo, MACN PV 3959 y MACN PV 4247 son similares en LT y distancia entre crestas, pero el ancho del cuello es mayor en MACN PV 3959 y la distancia entre la concavidad de la polea y la cabeza es mayor en MACN PV 4247. Se puede apreciar la variación métrica que presentan los astrágalos de macrauquénidos indeterminados de Entre Ríos incluso cuando sus longitudes totales coinciden.

Los calcáneos presentan, en vista dorsal, el borde anterior más estrecho que el posterior. En vista lateral, la faceta fibular es convexa y semicircular. En vista medial, la faceta ectal se dispone en dos planos: dorsal y lateral, en éste último forma una concavidad circular. La faceta sustentacular se dispone posteromedialmente respecto de la anterior y las separa un surco estrecho que hacia el seno del calcáneo se ensancha para desaparecer cerca de la faceta del

cuboides. Esta última se ubica distalmente en el calcáneo, es cóncava y oblicua en sentido anteroposterior.

Los ejemplares de Entre Ríos varían la LT entre 84 mm y 108 mm (tabla 8.2.5). En la mayoría, el DAP de la tuberosidad dobla el DT de la misma, salvo excepciones como MACN PV 3783, MACN PV 4714, MLP 41-XII-13-292, MLP 149, MLP 150 y MLP 153 (tabla 8.2.5). Finalmente, el DAP máximo de todos los calcáneos supera el DT (tabla 8.2.5).

El navicular es un hueso relativamente ancho. La faceta de articulación con el astrágalo (proximal) es ligeramente circular y cóncava. Desde la superficie ventral se extiende un proceso prominente y comprimido lateralmente que se dirige hacia atrás. En la porción distal lleva tres facetas de articulación con los cuneiformes. La faceta mayor es para el ectocuneiforme, ésta se encuentra flanqueada por la del cuboides externamente y por la del mesocuneiforme internamente. Una pequeña faceta para el entocuneiforme se encuentra posteriormente a la del mesocuneiforme. Los dos ejemplares entrerrianos (MACN PV 4253 y MACN PV 4254) presentan los DAP y DT similares pero varían en la altura del hueso (tabla 8.2.5).

Los metatarsianos II son huesos largos y delgados, con la sección de la diáfisis en cuarto de círculo (Guerín y Faure, 2004), la cara anteroexterna es convexa, la interna ligeramente cóncava y la posterior plana. La diáfisis está curvada hacia el exterior, contrariamente a lo que sucede en el metatarsiano IV. Presentan la articulación proximal cóncava lateromedialmente y más estrecha que la distal (tabla 8.2.5). La cara interna presenta dos facetas articulares para el metatarsiano III pequeñas y ligeramente circulares, bastante separadas una de otra. La epífisis distal es asimétrica (como en el metacarpiano II) y una quilla se extiende desde la región anterior a la posterior donde tiene un desarrollo mayor. A ambos lados de la tróclea existen dos foseas para la inserción de ligamentos.

Las LT de los ejemplares estudiados varían entre 130 y 162 mm y el ancho de la articulación distal dobla en tamaño el de la proximal (tabla 8.2.5).

Las diáfisis de MACN PV 3262, MACN PV 3651 y MLP 192 poseen los DAP y DT similares, mientras que en MACN PV 4259 y MACN PV 4267 el DAP supera el DT y en MLP 195 es al revés (tabla 8.2.5). Este último (MLP 195), además, carece de la región de la tróclea, pero puede apreciarse la zona rugosa de osificación por lo que se concluye que pertenece a un individuo juvenil.

Los metatarsianos III son huesos largos y rectos, cuyas LT varían entre 145 mm y 175 mm y con la porción distal más ancha que la proximal (tabla 8.2.5). La mitad proximal de la diáfisis posee una sección más bien cuadrangular con los ángulos de las distintas caras agudos; en la porción distal, las superficies angulosas tienden a desaparecer y la sección se transforma en circular. En la epífisis proximal, la faceta articular para el ectocuneiforme es estrecha, suavemente convexa dorsoventralmente y ligeramente cóncava transversalmente. Sobre la cara interna hay una faceta articular para el metatarsiano II y sobre la cara externa hay dos facetas (una anterior y otra posterior sobre la apófisis plantar) que articulan con el metatarsiano IV. Las diáfisis presentan generalmente los DAP menores que los DT, salvo en MACN PV 4263 y MACN PV 4265 (tabla 8.2.5). En la epífisis distal, la quilla es grande y está localizada en el centro de la tróclea, extendiéndose desde la región anterior a la posterior, donde tiene un desarrollo mayor.

Los metatarsianos IV también son huesos largos, de sección triangular y algo curva hacia la región interna del cuerpo. La cara anterointerna es ligeramente convexa, la externa levemente cóncava y la posterior plana. La epífisis distal es más ancha respecto de la proximal al tiempo que ésta presenta un DAP mayor que la distal (tabla 8.2.5) dada la presencia de una apófisis plantar posterior. La articulación proximal con el cuboides es ligeramente cóncava, estrecha mediolateralmente y se prolonga en dirección anteroposterior a lo largo de la apófisis plantar. Internamente existen dos facetas articulares con el Mt III, la dorsal es convexa y la ventral más bien plana. La epífisis distal es simétrica y presenta

una quilla que se extiende desde la región anterior a la posterior donde tiene desarrollo mayor.

No ha sido posible determinar si las falanges corresponden al miembro anterior o al posterior, dado que no han sido halladas en asociación y presentan una marcada similitud morfológica, por lo que se reúnen y describen en este apartado.

La primera falange del dedo III es la más larga de las tres que forman la extremidad digital. Es un hueso comprimido, con la región proximal más ancha que la distal (tabla 8.2.5). La superficie proximal es levemente cóncava, presenta un surco anteroposterior marcado que separa las dos cavidades glenoideas. La extremidad distal es aplanada anteroposteriormente; la faceta para la articulación de la segunda falange es suavemente cóncava transversalmente y en vista dorsal forma un reborde en semicírculo.

De las dos primeras falanges del dedo III estudiadas, se puede decir que MACN PV 2517 supera a MACN PV 3008 en todas las mediciones salvo en el diámetro anteroposterior de la diáfisis (tabla 8.2.5).

Las primeras falanges de los dedos laterales (II ó IV) son similares a las del dedo III pero presentan la superficie de articulación proximal asimétrica, con la cavidad glenoidea interna, en el caso del dedo IV, o externa, en el caso del dedo II, más desarrollada anteroposteriormente y más comprimida lateralmente que su contraparte. En la porción distal, la faceta que articula con la segunda falange presenta en vista dorsal el reborde semicircular levemente desplazado hacia el lado de la cavidad glenoidea más estrecha.

Las longitudes de las falanges laterales varían entre 54 y 69 mm (tabla 8.2.5). Exceptuando MACN PV 3006, los diámetros anteroposteriores de la articulación proximal son inferiores a los transversos; lo mismo se puede apreciar en la articulación distal. Las diáfisis, salvo algunas diferencias (MACN PV 3005, MACN PV 3006), presentan prácticamente los mismos diámetros anteroposterior y transversos (tabla 8.2.5).

La segunda falange del dedo III es cuadrangular. La extremidad proximal (deteriorada en MACN PV 3000) es cóncava anteroposteriormente y suavemente

convexa transversalmente. En vista dorsal presenta una protuberancia medial y ventralmente una depresión que llega casi a la base. La extremidad distal lleva la faceta para la articulación con la falange ungueal, es convexa anteroposteriormente y cóncava lateralmente.

MACN PV 3003 es apenas más larga que MACN PV 3000 (tabla 8.2.5). También la supera en el diámetro anteroposterior de la articulación proximal y en el transverso de la distal, en el resto de las medidas la situación es inversa (tabla 8.2.5).

La tercera falange o falange ungueal (CICYTTP PV M-1-189b) tiene un contorno romboidal. La epífisis proximal tiene un diámetro transverso que supera en aproximadamente 10 mm (tabla 8.2.5) el de las dos epífisis distales de las segundas falanges estudiadas, lo que da a entender que pertenecería a un animal notablemente mayor. En vista proximal se aprecia una prominencia posterior y dos concavidades a cada lado siendo la región dorsal más bien plana. La superficie dorsal de esta falange presenta surcos angostos y paralelos en toda su extensión y una depresión hacia la región distal. Ventralmente, la superficie es cóncava con dos depresiones destacadas a cada lado.

Comparación y discusión

Las comparaciones no sólo se realizan con taxones de la subfamilia Macraucheniinae, sino también con algunos macrauquénidos más basales tales como *Coniopternium*, *Cramauchenia* y *Theosodon*.

En lo que a vértebras se refiere, los axis descriptos (CICYTTP PV-M-1-189a y MACN PV 2644) sólo se comparan con AMNH 15216, asignado por Scott (1910) a *Theosodon lallemanti* Mercerat 1891. Respecto del tamaño, se puede indicar que los ejemplares de Entre Ríos claramente superan al de Santa Cruz. Además, existen diferencias a nivel de las apófisis odontoides y espinosa (Scott 1910: lám. 18). En los ejemplares entrerrianos, la primera tiende orientarse dorsalmente,

mientras que en AMNH 15216 sigue la línea recta del cuerpo vertebral. La apófisis espinosa de CICYTTP PV-M-1-189a presenta el borde convexo, mientras que en *T. lallemanti* la porción dorsal es más bien recta. Finalmente, la cresta que nace en la base ventral de la apófisis odontoides a lo largo del cuerpo vertebral y culmina en una bifurcación posterior no se aprecia en *T. lallemanti* (Scott, 1910).

La observación y el estudio de diferentes ejemplares de macraucheníidos correspondientes al lapso Mioceno tardío-Plioceno han permitido comprobar que existe una marcada uniformidad de caracteres, contrarrestada por diferencias métricas. Por lo tanto, se pone particular énfasis en los contrastes de medidas y se indican las diferencias morfológicas más notorias cuando el caso lo requiera.

Los húmeros entrerrianos MACN PV 3071 y MLP 41-XII-13-280 presentan valores de diámetro transversal máximo de la epífisis distal próximos a MACN PV 7986 y MACN PV 5710, asignados a *Promacrauchenia antiqua* (Parodi, 1931) (tabla 8.2.5). Además, MACN PV 3071 y MLP 41-XII-13-280 se aproximan a MACN PV 5710 por el diámetro anteroposterior del epicóndilo lateral, medida que es apenas superada por MACN PV 7986 (tabla 8.2.5). Estos valores indican que los ejemplares entrerrianos son similares a los de *Promacrauchenia antiqua*. El húmero MACN PV 9526 de *Promacrauchenia kraglievichi* Parodi, 1931 es más largo que MACN PV 1011 y MLP 52-IX-30-39 de Entre Ríos y también los supera en el resto de las mediciones (tabla 8.2.5).

MACN PV 3052 y MACN PV 3070 son semejantes métricamente a MACN PV 2910 de *Promacrauchenia calchaquiorum* (Parodi, 1931) de Catamarca.

Todos los ejemplares entrerrianos e incluso los de las especies de *Promacrauchenia* son superados por *Macrauchenia patachonica* (MCN PV-324 y MCN PV-437, Scherer *et al.* 2009; UAP 1164 y CR-M1-4, Ferrero, 2009) en las medidas de las porciones distales (tabla 8.2.5).

Finalmente, es posible indicar que ciertos fragmentos de húmeros entrerrianos se aproximan en algunas medidas a ejemplares más antiguos como los tradicionales *Cramaucheniinae*. Así, MACN PV 4459 y CICYTTP PV-M-2-48

son similares a MPEF-PV 2524 de *Cramauchenia normalis*, pero la mayoría supera en casi todas las medidas a ACM 3201 de *Coniopternium andinum* (tabla 8.2.5; Dozo y Vera, 2010).

MACN PV 1009 es el único ejemplar completo de ulna-radio y comparado con *Promacrauchenia antiqua* (MACN PV 5710) es mucho menor (tabla 8.2.5). La expansión aliforme del radio en MACN PV 1009 está reconstruida en yeso y se ubica más distalmente que en MACN PV 5710, sin embargo, en el fragmento distal MACN PV 4464 se puede apreciar un esbozo de dicha expansión que está desplazada, como en MACN PV 5710, hacia el medio de la diáfisis.

MACN PV 4464 de Entre Ríos al igual que los ejemplares MACN PV 5710 de *Promacrauchenia antiqua* y MACN PV 9526 de *P. kraglievichi* de Monte Hermoso (Buenos Aires) presentan menos desarrollada la expansión aliforme interna del radio, más corta en sentido proximodistal (aunque no se aprecia en MACN PV 4464 por ser un fragmento) y más profundo y estrecho el valle posterior respecto del género pampeano *Macrauchenia*. Además, en MACN PV 4464, MACN PV 5710, MACN PV 9526 y MNHN-Bol-V-003372 —este último asignado a *Promacrauchenia* sp. por Anaya y MacFadden (1995), procedente de Inchasi, Bolivia—, también se puede observar la expansión aliforme del radio alejada de la región distal.

Vistos por la cara distal, MACN PV 1009, MACN PV 4463 y MACN PV 4464 no presentan soldados completamente ambos huesos, sino que pueden distinguirse claramente uno de otro, al contrario de lo que sucede en *Promacrauchenia antiqua* (Parodi, 1931). Anaya y MacFadden (1995) indican, sin embargo, que en *Promacrauchenia* sp. (MNHN-Bol-V-003372) ambos huesos están unidos en casi toda su longitud menos en la articulación distal con los carpales proximales. En *Macrauchenia*, si bien ambos huesos están soldados, se pueden reconocer uno del otro y el radio presenta las superficies articulares con el carpo diferenciables (Ameghino, 1889). Además, en MACN PV 8674 y MACN PV n°2 se puede distinguir uno del otro en la porción distal.

La altura de la cavidad sigmoidea de los especímenes entrerrianos es menor que el de las especies de *Promacrauchenia* y de MACN PV 5237 perteneciente a *Theosodon pozzii* (Kraglievich y Parodi, 1931) (tabla 8.2.5), ver Kraglievich y Parodi, 1940.

La ulna MACN PV 1009 de Entre Ríos y MACN PV 5710 de *P. antiqua* presentan una robustez semejante que es superada por MACN PV 9526 de *P. kraglievichi*.

Entre los restos entrerrianos se han encontrado algunos con ulna-radio fusionados y otros con ambos huesos libres. En el caso de huesos sin fusionar, MACN PV 3133 y MACN PV 4462 corresponden a dos radios aislados que, comparados con *P. antiqua* (MACN PV 5710), son de tamaño menor superando apenas a este último en el diámetro transversal de la epífisis distal (tabla 8.2.5).

La presencia de ulnas y radios aislados responde a individuos en estadios ontogenéticos tempranos que no llegaron a soldar ambas piezas.

La longitud total de los Mc II y III de Entre Ríos es superada por el ejemplar MNHN-Bol-V 003372 de Inchasi, Bolivia, asignado a *Promacrauchenia* sp. (Anaya y MacFadden, 1995) (tabla 8.2.5). Sin embargo, dos Mc IV (MLP 41-XII-13-318 y MLP 186) superan al ejemplar boliviano y uno es notablemente más pequeño (MACN PV 2528) (tabla 8.2.5). El Mc IV de *P. kraglievichi* (MACN PV 9526) supera en todas las medidas a los ejemplares entrerrianos e incluso a MNHN-Bol-V 003372 de Bolivia. El espécimen MPEF-PV 2524 de *Cramauchenia normalis* (Dozo y Vera, 2010) es de menor longitud respecto al resto (tabla 8.2.5), aunque se asemeja métricamente a MLP 41-XII-13-316 y a MACN PV 9526 en el diámetro transversal de la epífisis proximal (tabla 8.2.5) y solamente a MLP 41-XII-13-316 en el diámetro transversal de la epífisis distal y en el anteroposterior de la articulación distal. MPEF-PV 2524 presenta menores dimensiones respecto a MLP 41-XII-13-316 en el diámetro anteroposterior y transversal de la diáfisis; sin embargo, ambos ejemplares presentan un índice de gracilidad semejante (0,127 y 0,126, respectivamente).

El metacarpiano IV (MPCN 2248) de Uruguay, asignado a *Scalabrinitherium ferreriai* (Kraglievich, 1940d) es más corto que el de *P. kraglievichi* (MACN PV

9526), asemejándose por su longitud a MACN PV 2528 de Entre Ríos. Sus valores proximales superan ampliamente a MACN PV 2528, acercándose a MACN PV 9526, y los distales, curiosamente, se aproximan al ejemplar entrerriano (tabla). El DAP de la diáfisis de *S. ferreriai* es intermedio entre MACN PV 9526 y MACN PV 2528 y el DT se aproxima al de MACN PV 9526.

Los fémures entrerrianos presentan menor diámetro anteroposterior de la diáfisis que *P. antiqua* (MACN PV 2778), *P. kraglievichi* (MACN PV 9525) y *Promacrauchenia lydekkeri* (Moreno y Mercerat, 1891) (MLP 12-1638) (tabla 8.2.5). Asimismo, los diámetros transversos de la epífisis distal son menores a los de MACN PV 9525 y MLP 12-1638, siendo este último el que presenta el valor mayor de todos (tabla 8.2.5). Los diámetros intercondilios promedian los 18 mm, acercándose al ejemplar MACN PV 15061 de *Theosodon*.

La profundidad de la fosa suprapatelar en los ejemplares entrerrianos se equipara a la de *Promacrauchenia kraglievichi* (MACN PV 9525), es menos profunda que en *Coniopternium* sp. (MNHN-Bol-V-004502) (Shockey, 1999), pero más que en *P. lydekkeri* (MLP 12-1638). Según Shockey (1999), la fosa supratroclear profunda incidiría en un menor desplazamiento de la rótula en el taxón de Salla.

Las tibias completas (MACN PV 17731 y MACN PV 3792) presentan longitudes comparables a la de *Theosodon pozii* (MACN PV 5237) (tabla 8.2.5), pero menores al ejemplar MACN PV 2839 asignado por Parodi (1931) a *Macrauchenia antiqua*. Este autor fundó la especie *Scalabrinitherium rusconii* Parodi, 1931 a partir de una tibia (MACN PV 9692) procedente de “los afloramientos araucanos de las barrancas del río Quequén Salado”, caracterizada por su robustez (Parodi, 1931: 299: “por sus proporciones excesivamente robustas, esta tibia no permite atribuirla a ninguna de las especies ya creadas”). Según las medidas publicadas por el autor, el diámetro transversal distal (incluida la fíbula que aparece asociada a la tibia) cabe casi cinco veces en la longitud total del hueso, mientras que los de Entre Ríos (sin la fíbula) caben seis. Si despreciamos el ancho de la fíbula considerada en la medida por Parodi (1931)

posiblemente los valores se aproximen a los entrerrianos. Por otro lado, *Theosodon pozii* (MACN PV 5237) es más robusta, ya que el diámetro transversal distal entra casi cinco veces (4,67) en su longitud. Este ejemplar presenta una diáfisis ligeramente sigmoidea que podría responder a una deformación *postmortem* como consecuencia del proceso de fosilización.

Los ejemplares entrerrianos MACN PV 1005 y MACN PV 3792 fueron asignados por Parodi (1931) a *Oxydontherium zeballosi* y a *Scalabrinitherium bravardi*, respectivamente, sin un criterio claro. Ambos ejemplares presentan diferencias en longitud (MACN PV 1005 es más corto que MACN PV 3792) e incluso en el resto de las medidas (tabla 8.2.5). En esta Tesis, el material dentario reconocido para estos taxones incluye —en ambos casos— dos lotes de ejemplares de diferentes tamaños, pero similares morfológicamente, que pueden responder a casos dimorfismo sexual intraespecífico. En función de lo expuesto, no es posible determinar si MACN PV 1005 y MACN PV 3792 pertenecen a una o dos especies por lo que se mantienen como *Macraucheniinae* indet.

La longitud de los astrágalos entrerrianos promedia los 46 mm, valor que cae entre los de *Coniopternium andinum* ACM 3287 y ACM 3275 (tabla 8.2.5). Son huesos más pequeños que los de *Promacrauchenia chapadmalense* (MACN PV 17248) y el de *Promacrauchenia lydekkeri* (MLP 12-1638) que, a su vez, presentan valores comparables, y todos ellos son menores que *M. patachonica* (Scherer *et al.* 2009).

Los calcáneos de Entre Ríos son más pequeños que los de *Promacrauchenia*, *Macrauchenia*, *Macraucheniopsis*, *Theosodon* y *Coniopternium* (tabla 8.2.5). El holotipo de *Macraucheniopsis* (MLP 12-2460) dobla y en algunos casos supera el doble de la longitud de ejemplares como MACN PV 4163 y MACN PV 4277 (tabla 8.2.5).

Una característica importante a destacar es la ubicación y desarrollo de la faceta fibular. En los ejemplares entrerrianos, ésta se ubica en una posición intermedia entre *Theosodon* y *Promacrauchenia* (Parodi, 1931), pero más

semejante al primero. En *Theosodon*, la faceta se encuentra más alejada de la extremidad distal (ej. MACN PV 17625) que en *Promacrauchenia*, *Macrauchenia* y *Macraucheniopsis*.

Los dos naviculares estudiados (MACN PV 4253 y MACN PV 4254) son de tamaño similar, pero MACN PV 4253 es más alto. Comparados con MACN PV 17248 de *P. chapadmalense*, éste es de tamaño mayor (tabla 8.2.5) y presenta más desarrollado el proceso que se extiende posteriormente.

Los metatarsianos entrerrianos son más largos que los de *C. andinum* y algunos se aproximan a los valores de *T. lydekkeri* (tabla 8.2.5). Sin embargo, en el caso de los Mt II, son superados por *P. chapadmalense* y *Macrauchenia patachonica* (Scherer *et al.* 2009; tabla 8.2.5). El Mt? IV de *Cullinia* (MLP 29-IX-1-78) es menor en longitud que los de Entre Ríos pero supera a los de *Coniopternium* (tabla).

Los metatarsianos laterales de Entre Ríos presentan una morfología similar a la descrita por Kraglievich (1932) para un metatarsiano (sin epífisis distal) asignado a ?*Oxydontherium zeballosi* perteneciente a la colección Berro de Uruguay. Las medidas publicadas de esta pieza se aproximan a las de MLP 41-XII-13-323 de Entre Ríos, un Mt IV también asignado a este género, sólo que el ejemplar del MLP lo supera en LT.

El mayor desarrollo ventral de la quilla distal observado en los metápodos III de los macrauquénidos entrerrianos también se aprecia en el ejemplar LACM 117530 (Mt III derecho), proveniente de la Región del río Acre (Perú), considerado como un *Macraucheniidae* indeterminado (Frailey, 1986). Los ejemplares de Entre Ríos se diferencian, no obstante, de los metápodos de *Theosodon*, donde la quilla está suavemente indicada dorsalmente en los Mc III y se aprecia menos claramente en los Mt III (Scott, 1910).

Shockey (1999) indicó que los metápodos II y IV de los macrauquénidos de Salla (Bolivia) tienen bien desarrollada la quilla distal, a diferencia del Mt III donde falta el componente dorsal. Esto último también se puede apreciar en el Mc III de

Promacrauchenia sp. (MNHN-Bol-V-003372) (Anaya y MacFadden, 1995), en el Mt III de *Coniopternium andinum* (Loomis, 1914) y en el ejemplar MACN PV 19332 asignado a *Promacrauchenia*, procedente de las playas de Chapadmalal (Buenos Aires) (obs. pers). Según Shockey (1999), el buen desarrollo de las quillas distales en los metápodos II y IV probablemente facilitó los movimientos parasagiales y evitó desplazamientos o dislocaciones transversales. Siguiendo este criterio, es razonable inferir que, en el caso de los macrauquénidos entrerrianos, en el ejemplar LACM 117530 de Perú y en *Theosodon*, el movimiento lateral estaba imposibilitado en un grado mayor dado que la quilla del dedo III estaba más desarrollada.

La LT del Mt III MPCN 2248?, holotipo de *S. ferreriai*, perteneciente a la col. Berro de Uruguay (Kraglievich, 1940d), se ubica dentro de los valores de algunos ejemplares entrerrianos (tabla 8.2.5). Sin embargo, el DAP de la epífisis proximal supera a los especímenes de Entre Ríos, acercándose por el DT a MACN PV 3641 (tabla 8.2.5).

La mayoría de las medidas de las primeras falanges del dedo III (MACN PV 2517 y MACN PV 3008) son menores que el ejemplar MACN PV 7986 de *P. antiqua*, pero los diámetros trasversos de MACN PV 2517 son mayores y, por tanto, resulta una falange más robusta. Sin embargo, MACN PV 2517 presenta los diámetros transversos de la articulación proximal y de la diáfisis mayores que aquella (tabla 8.2.5). Esto indica que el ejemplar de *Promacrauchenia* es más grácil que las de Entre Ríos. El ejemplar de *T. lydekkeri* (AMNH 9219), publicado por Scott (1910), presenta la longitud total de la primera falange del dedo III menor que las anteriores (tabla 8.2.5), pero supera a la de *Promacrauchenia* sp. (MNHN-Bol-V 003372) y a la de *Coniopternium andinum* (AC 3287) (tabla 8.2.5).

Las segundas falanges del dedo III, MACN PV 3000 y MACN PV 3003, superan en longitud a MACN PV 7986 de *P. antiqua*, siendo sobrepasadas en el resto de las medidas por este ejemplar. Solamente el diámetro transversal de la articulación distal en MACN PV 3003 es mayor al de las otras dos (tabla 8.2.5). Las longitudes de estas falanges en *Promacrauchenia* sp. (MNHN-Bol-V 003372),

T. lydekkeri (AMNH 9219) y *C. andinum* (AC 3287) son menores que las de MACN PV 7986 (tabla 8.2.5).

La tercera falange del dedo III procedente de la localidad Toma Vieja (CICYTTP PV-M-1-189b) es más larga que la de *C. andinum* (AC 3287) (tabla 8.2.5).

Las longitudes totales de las primeras falanges de los dedos laterales (II y IV) de los macrauquénidos entrerrianos promedian los 63 mm, siendo claramente menores que las de *P. antiqua* (media = 81 mm) y mayores que las de *Theosodon* sp. (MACN PV 11757 y MACN PV 11767; 58 mm) y *T. lydekkeri* (AMNH 9219; 54 mm; Scott, 1910) (tabla 8.2.5).

La falange lateral de *S. ferrerai* (MPCN 2248?; Kraglievich, 1940d) presenta medidas que se aproximan a las de MACN PV 4240 y MACN PV 4243 de ejemplares entrerrianos (tabla 8.2.5).

La primera falange lateral MACN PV 2008 —ingresada en la colección como *Promacrauchenia*— es la de mayor longitud, supera a las restantes en todas las medidas consideradas e incluso notablemente a aquéllas asignadas a *P. antiqua* por lo que su asignación a este género debe reconsiderarse. Si bien entre las especies de *Promacrauchenia*, la de tamaño mayor es *P. kraglievichi* de Monte Hermoso y es más moderna que *P. antiqua* (Parodi, 1931), la procedencia del ejemplar MACN PV 2008 (Río de la Plata, Olivos, Buenos Aires) coincide con el de un fragmento distal de fémur (MACN PV 6276) que Paula Couto (1945) asignó a *Macraucheniaopsis ensenadensis* (Ameghino, 1888). En vista de que el macrauquénido de mayor tamaño conocido corresponde a esta especie del Pleistoceno temprano y la procedencia geográfica de MACN PV 2008 coincide con la de un resto asignado a ella, MACN PV 2008 se asigna a *M. ensenadensis*.

En vista de la variabilidad métrica que presentan los ejemplares postcraneanos entrerrianos, no es factible asociarlos fehacientemente con ninguno de los taxones que han sido reconocidos a partir de la dentición. Esta realidad se complica aún más dado que en esta Tesis se reconocen dos casos de dimorfismo sexual (*Oxydontherium* y *Scalabrinittherium*). Por lo tanto, esta situación

permanecerá irresuelta a la espera de que se halle material asociado en las barrancas o arroyos tributarios del río Paraná.

Sin embargo, a partir de las descripciones y comparaciones de los ejemplares postcraneanos de Entre Ríos, se puede resumir lo siguiente:

Respecto de los húmeros, existen algunos ejemplares que se parecen a *Promacrauchenia antiqua* y *P. calchaquiorum*, pero son superados por *P. kraglievichi* y todos estos a su vez son más pequeños que los de *Macrauchenia patachonica*.

Morfológicamente, las ulnas-radius entrerrianas se parecen a los de *Promacrauchenia* aunque son de tamaño menor. Lo mismo sucede con los metacarpianos y los fémures.

Entre las tibias, hay algunas comparables métricamente con *Theosodon pozii* aunque esta especie es más robusta. La tibia de *Scalabrinitherium rusconii* cae en el rango de valores de los ejemplares entrerrianos y, a su vez, todas son superadas por una de *P. antiqua*.

El promedio de la longitud de los astrágalos entrerrianos cae entre los de *Coniopternium andinum* y son más pequeños que los de *Promacrauchenia chapadmalense* y *P. lydekkeri*.

Los calcáneos entrerrianos son más pequeños que los de *Promacrauchenia*, *Macrauchenia*, *Macraucheniosis*, *Theosodon* y *Coniopternium*. Aunque intermedios entre *Theosodon* y *Promacrauchenia*, se parecen más a los de *Theosodon* por la ubicación de la faceta fibular.

Los naviculares y los metatarsianos son más pequeños que los de *P. chapadmalense*. Lo mismo sucede en el caso de las falanges donde son superadas por *P. antiqua*.

Una primera falange lateral ingresada en la colección del MACN (MACN PV 2008) como *Promacrauchenia* es considerada en esta Tesis perteneciente a *Macraucheniosis ensinadensis*.

Análisis filogenético de la familia Macraucheniidae

Hasta el momento, no existen contribuciones que aborden las relaciones filogenéticas entre los Macraucheniidae. Soria (1986: 160) destacó algunos aspectos evolutivos de la familia haciendo hincapié en las modificaciones de la morfología craneana que tuvieron lugar fundamentalmente en el Mioceno, estabilizándose hacia el Plioceno. Dos años más tarde, Cartelle y Lessa (1988) plantearon una hipótesis de las relaciones evolutivas de los Macraucheniinae de finales del Pleistoceno, pero sin utilizar metodología cladística. Si bien este fue otro intento por analizar la aparición y modificación de los caracteres, su hipótesis se reduce a una mera presentación esquemática.

En esta oportunidad, se realizó un análisis filogenético considerando a *Proadiantus* Ameghino, 1897 y *Tricoelodus* Ameghino, 1897 como grupos externos por tratarse de los litopternos de la familia Adiantidae del Oligoceno tardío (Deseadense) más completos y mejor conocidos (Cifelli y Soria 1983). Como grupo interno se seleccionaron 15 taxones a nivel genérico de la familia Macraucheniidae: *Cramauchenia* Ameghino, 1902; *Coniopternium* Ameghino, 1895; *Pternoconius* Cifelli y Soria 1983, *Theosodon* Ameghino, 1887b; *Cullinia* Cabrera y Kraglievich 1931, *Huayqueriana* Kraglievich, 1934; *Scalabrinitherium* Ameghino, 1883a; *Oxydontherium* Ameghino, 1883b; *Paranauchenia* Ameghino, 1904a; *Promacrauchenia* Ameghino 1904a; *Xenorhinotherium* Cartelle y Lessa, 1988; *Macrauchenia* Owen, 1838; *Macraucheniopsis* Paula Couto, 1945, *Windhausenina* Kraglievich, 1930 y "*Theosodon*" *hystatus* Cabrera y Kraglievich, 1931. Éste último se analizó a nivel específico, ya que la asignación genérica que le dieron sus autores originales (Cabrera y Kraglievich, 1931) fue cuestionada por Bond y López (1995) y se discute asimismo en esta Tesis (pág. 199).

La matriz de datos está compuesta por un total de 17 taxones y 26 caracteres, 8 craneanos y 18 dentarios (matriz 2) y se analizó con el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008) usando Máxima Parsimonia bajo pesos iguales. Se realizó una búsqueda exhaustiva de enumeración implícita y los caracteres fueron tratados como no ordenados.

Se obtuvo un árbol más parsimonioso de 57 pasos con un índice de consistencia (CI) de 0,63 y un índice de retención (RI) de 0,73 (Fig. 23).

En el árbol se puede apreciar que la monofilia de la familia Macraucheniidae está apoyada por dos sinapomorfías (nodo 2): hipoconúlido no expandido en m3 (18¹) y valle del trigónido en p4 igualmente desarrollado al del talónido (24¹) y que el género *Cramauchenia* aparece como el taxón más basal.

Posteriormente, se observa una topología pectinada que separa a *Pternoconius* en el nodo 3, sustentado por el hipolofúlido en p4 más corto que el paralófido (16⁰), y *Coniopternium* en el nodo 4, apoyado por el entocónido en el m3 desarrollado y unido al hipolófido (21⁰).

El nodo 5 está sustentado por dos sinapomorfías: ejemplares de talla mediana (0¹) y paralófido en m1-m2 desarrollado, terminado lingualmente (20⁰). En este clado, *Theosodon* aparece como el grupo hermano del clado que incluye a los taxones con caracteres más derivados, representados tradicionalmente por la subfamilia Macraucheniinae (nodo 6).

El nodo 6 está sustentado por cinco sinapomorfías: posición media de la abertura nasal (2¹), estrechamiento del paladar a nivel del P2-P3 (3¹), dentición prohipsodonte (8¹), parastilo en P3-P4 proyectado labialmente (10⁰) y concavidad acentuada entre los estilos en M1-M3 (11¹). Dentro de este gran clado, *Scalabrinitherium* se ubica como el grupo más basal. El nodo siguiente (Fig. 1, nodo 7), sustentado por la ausencia de diastema entre I3-C (9¹), muestra a *Oxydontherium* como el grupo hermano de los taxones reunidos en el nodo 8. Este nodo, que presenta a *Huayqueriana* como grupo hermano del resto de los taxones, está sustentado por el paladar estrechado a nivel del P3 (3²) y el precíngulo en M1-M2 levemente lingual o al mismo nivel que el cíngulo posterolingual (15¹). El nodo 9 reúne dos grupos monofiléticos con una sinapomorfía: dentición braquiodonte (8⁰). Uno de ellos está conformado por *Paranauchenia* y "*Theosodon*" *hystatus* (nodo 10), quienes comparten el metacónido desplazado lingualmente en el m2 (22¹). El otro clado (nodo 11), sustentado por el entocónido en el m3 incipiente sobre el hipolófido (21¹) y la implantación oblicua de c-p2 (23⁰), presenta a *Cullinia* como el grupo hermano del

resto de los taxones. El nodo 12 presenta a *Promacrauchenia* como grupo hermano de los taxones plio-pleistocenos y está sustentado por cuatro sinapomorfías: dentición hipsodonte (8²), m2 rectangulares (12¹), hipocono en el M2 mas labial (14⁰) e hipolofúlido en p4 igual que el paralófidio (16¹). El nodo 13 está definido por ejemplares de talla grande (0²), con posición de la abertura nasal posterior (2²) y depresiones o concavidades en los frontales (7¹). Este nodo incluye a *Windhausenienia* como grupo hermano de *Xenorhinotherium*, *Macrauchenienopsis* y *Macrauchenia*. Los dos últimos, más emparentados entre sí, forman un clado (nodo 15) sustentado por la presencia de diastema entre I3-C (9⁰), hipocono en M1-M2 frente al metacono (13⁰) y ausencia de entolófidio en m1-m2 (17¹).

Las relaciones filogenéticas entre *Windhausenienia* y los taxones pleistocenos no están claramente resueltas, ya que no hay sinapomorfías que sustenten el clado reunido en el nodo 14. Es probable que esto suceda debido a la gran cantidad de datos faltantes en *Windhausenienia*.

Comentarios sobre algunos caracteres

Debido al estado de conservación actual que presentan los ejemplares MACN PV 8463 (holotipo) y MLP 41-IV-29-4 pertenecientes a *Huayqueriana cristata*, es posible observar que en el primero las órbitas no están conservadas y, en el segundo, sólo la derecha se conserva parcialmente. Sin embargo, el carácter 4 fue codificado como órbita cerrada teniendo en cuenta la descripción y la ilustración de Rovereto (1914: 212; lám. 29, fig. 4): “la apófisis orbitaria baja perpendicularmente hasta juntarse con la apófisis cigomática del temporal”. Otros autores como Soria (1986), Cartelle y Lessa (1988) y Cerdeño *et al.* (2008: 224) también sostienen que *Huayqueriana cristata* presenta la órbita cerrada.

En cuanto a *Scalabrinitherium*, Cerdeño *et al.* (2008: 223) mencionan en la discusión que presenta la órbita abierta. No obstante, entre los ejemplares revisados, no hemos visto ninguno que preserve la región orbital completa, por lo que consideramos este carácter como un dato faltante.

El estudio de un ejemplar adulto inédito de *Oxydontherium* (MACN PV 13671, ver pág. 141) permitió reconocer que el nivel de hipsodoncia (carácter 8) es similar al de otros ejemplares adultos de *Scalabrinitherium*, siendo ambos prohipsodontes.

En *Coniopternium*, la concavidad entre los estilos en M1-M3 (carácter 11) fue codificada como poco acentuada (11^0) considerando los ejemplares asignados a ?*Coniopternium primitivum* Cifelli y Soria, 1983. Si bien los autores indicaron que los dientes superiores no se encontraron asociados a los inferiores, la adecuada oclusión que manifestaban les permitió considerarlos de la misma especie.

Discusión

Soria (1981) y Cifelli y Soria (1983) plantean la existencia de dos subfamilias dentro de Macraucheniidae: Cramaucheniinae y Macraucheniinae. En la filogenia obtenida, no se reconocen estas dos subfamilias tan claramente. No obstante, se observa un clado más terminal (fig. 23, nodo 6) sustentado por cinco sinapomorfías que incluiría a los Macraucheniinae tal como se los ha considerado desde los trabajos mencionados. Respecto a los Cramaucheniinae, si bien la topología obtenida no sustenta la conformación de dicha subfamilia, los taxones *Cramauchenia*, *Pternoconius*, *Coniopternium* y *Theosodon* se disponen en una posición más basal, exhibiendo caracteres más primitivos, respecto a los Macraucheniinae. Asimismo, se observa cierta coherencia temporal, ya que *Paranauchenia* y *Cullinia*, registradas en el Mioceno tardío, aparecen entre otros taxones de edad similar (*Scalabrinitherium*, *Oxydontherium* y *Huayqueriana*) y del Mioceno tardío-Plioceno temprano como *Promacrauchenia*. Teniendo en cuenta el registro geológico, se esperaría que *Paranauchenia* y *Cullinia* fueran taxones más basales. No obstante, de acuerdo al análisis filogenético, estos taxones presentan caracteres más derivados que el resto de los Macraucheniinae del Mioceno tardío.

Como ya se indicó, los taxones fueron considerados a nivel genérico. En la mayoría de los casos se trata de taxones monoespecíficos, con la excepción de *Theosodon*, que presenta diez especies (ver Croft *et al.*, 2004), y de *Pternoconius*, *Coniopternium* y *Promacrauchenia*, con dos especies cada uno. La notable

diferencia en el número de especies para *Theosodon* es indicativa de la necesidad de una revisión taxonómica profunda que escapa a los propósitos de esta contribución.

Según Cifelli y Soria (1983), *Pternoconius* sería el miembro más primitivo de los "Cramaucheniinae", basándose en la ausencia de la curvatura anterior del p1 observada en *Coniopternium*, *Cramauchenia* y *Theosodon*. Sin embargo, en la filogenia obtenida, *Cramauchenia* aparece como el taxón más basal seguido por *Pternoconius*, *Coniopternium* y *Theosodon*.

El análisis cladístico muestra que *Theosodon* aparece como el grupo hermano de los Macraucheniinae. Dentro de este grupo se encuentran *Huayqueriana* y *Promacrauchenia* y este último es el que presenta caracteres más derivados. Soria (1986) planteó que *Huayqueriana* representa un grado evolutivo intermedio entre las especies de *Theosodon* y las especies de *Promacrauchenia* o géneros afines. Si bien la hipótesis planteada por Soria (1986) es general, el análisis cladístico obtenido es coherente con su propuesta.

En nuestro análisis, se observa que *Huayqueriana* está más relacionado con géneros de Macraucheniinae, como *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium*, que con *Theosodon*; por tanto, no apoya la hipótesis de Soria (1986) de que *Huayqueriana* desciende de alguna especie de *Theosodon* o de algún género afín.

Autores como Ameghino (1893), Scott (1910) y Soria (1986) consideraron el tamaño como un carácter diagnóstico válido para reconocer especies y grados evolutivos. Soria (1986) planteó que, por su antigüedad geológica y su tamaño, *Huayqueriana* sería uno de los últimos representantes de los Macraucheniinae con un grado evolutivo primitivo. En nuestro análisis, si bien el tamaño resulta un carácter de importancia filogenética, *Huayqueriana* presenta un tamaño corporal mediano. Este estado no se corresponde con el estado más primitivo que es tamaño corporal pequeño observado en otros Macraucheniinae como *Cullinia*. Por otro lado, este estado de carácter no sería exclusivo de los Macraucheniinae ya que *Theosodon* también lo presenta.

Respecto a la morfología craneana, Soria (1986) consideró que *Scalabrinitherium* y *Promacrauchenia* serían taxones más derivados que

Huayqueriana. Los resultados de nuestro análisis cladístico revelan que *Scalabrinitherium* presenta caracteres más primitivos que *Huayqueriana* pero coinciden con lo señalado para *Promacrauchenia*.

Soria (1986) sugirió que habría dos linajes en la evolución de los Macraucheniidae: uno que dio origen a *Promacrauchenia antiqua* y otro que dio origen a *M. patachonica*, proponiendo que *Huayqueriana cristata* estaría más relacionada con este último. El análisis cladístico realizado no refleja la presencia de estos dos linajes, sino que se observa que *Huayqueriana* presenta caracteres más primitivos respecto a *Promacrauchenia* y *Macrauchenia*, y que, además, *Promacrauchenia* está más relacionada con los taxones plio-pleistocenos entre los que se encuentra *Macrauchenia*, siendo éste el taxón con caracteres más derivados.

Marshall *et al.* (1984) consideran a *Windhausenienia* sinónimo de *Macraucheniopsis*. Cartelle y Lessa (1988), siguiendo la idea de la evolución de los Macraucheniidae propuesta por Soria (1986), están en desacuerdo con este planteamiento ya que ambos taxones pertenecerían a dos linajes diferentes. El análisis filogenético obtenido no apoya la propuesta de Marshall *et al.* (1984) ni la de Cartelle y Lessa (1988). *Windhausenienia* presenta una serie de caracteres diagnósticos, como el tamaño corporal grande (0^2) y la presencia de entolofido y entocónido débil en m1 y m2 (17^0 y 19^0), que no están presentes en *Macraucheniopsis*. Además, el resultado indica que *Windhausenienia* está más emparentada con *Xenorhinotherium* que con *Macraucheniopsis*.

En el análisis cladístico *Xenorhinotherium* aparece como el grupo hermano de *Macraucheniopsis* y *Macrauchenia*, apoyando la determinación de Cartelle y Lessa (1988). Estos resultados no apoyan la propuesta de Guérin y Faure (2004) que *Xenorhinotherium bahiense* sería un sinónimo de *Macrauchenia patachonica*.

De acuerdo a nuestros resultados, "*Theosodon*" *hystatus* aparece dentro del grupo de los macraucheninos y separado de *Theosodon*, lo que apoya la propuesta de Bond y López (1995) de que esta especie correspondería a un género distinto. El hecho de que "*Theosodon*" *hystatus* aparece formando un grupo monofilético con *Paranauchenia* apoya la propuesta planteada en el capítulo

de Sistemática de incluir esa especie en este género, creando la nueva combinación *Paranauchenia hystata*. Los caracteres compartidos por ambos taxones son: metacónido del m2 desplazado lingualmente (22¹), que aparece como sinapomorfía del nodo 10 (Fig. 1), tamaño corporal mediano (0¹), dientes braquiodontes (8⁰), concavidad entre los estilos marcada en M1-M3 (11¹), entocónido débil en m1-m2 (19⁰) y paralófidio en m1-2 desarrollado y terminado lingualmente (20⁰).

Lista de caracteres utilizada en el análisis cladístico de la familia Macraucheniidae.

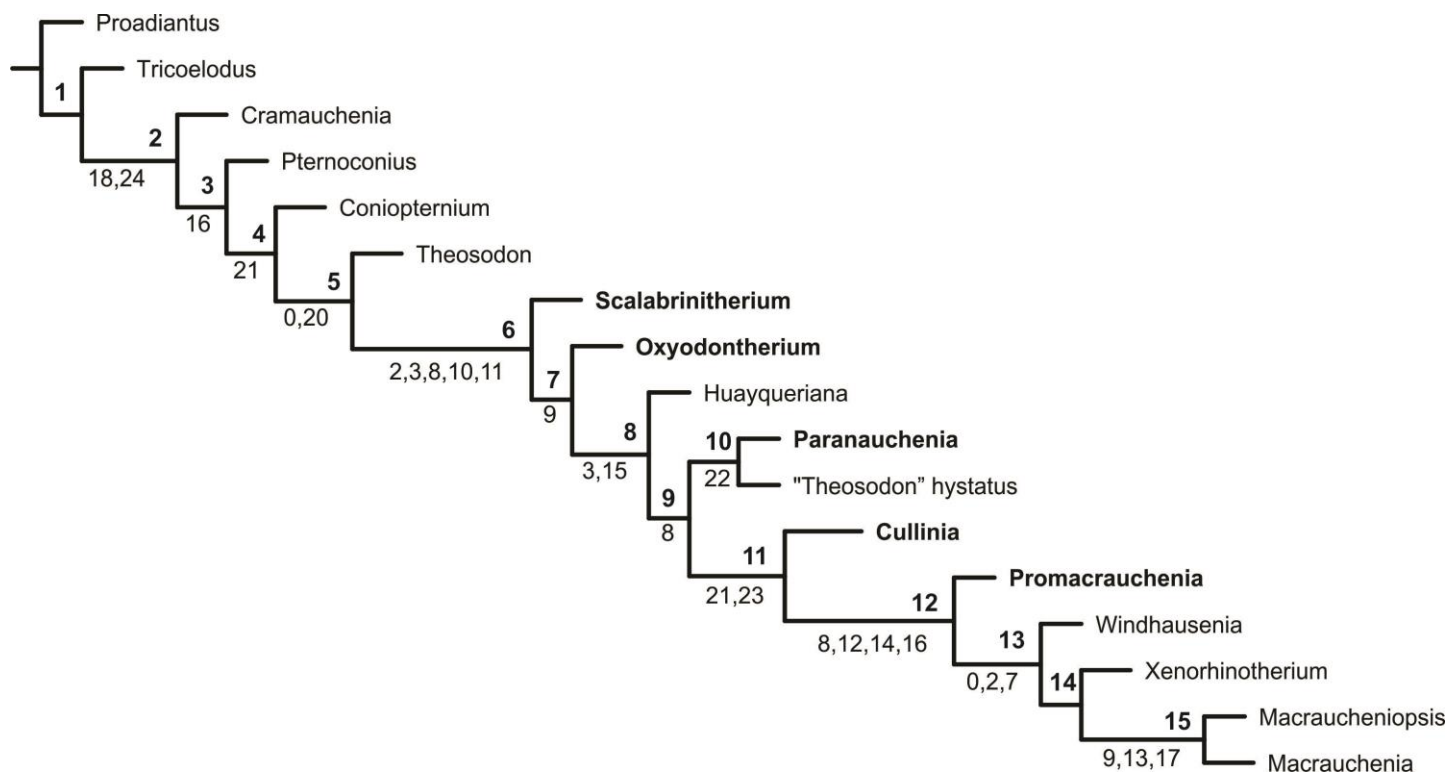
- 0- **Tamaño:** pequeño (0); mediano (1); grande (2), muy grande (3).
- 1- **Desarrollo de los nasales:** desarrollados (0); reducidos (1); vestigiales (2).
- 2- **Posición de la abertura nasal:** anterior (0); media (1); posterior (2).
- 3- **Forma anterior del paladar:** sin estrechamiento (0); con estrechamiento a nivel de P2-P3 (1); con estrechamiento a nivel del P3 (2).
- 4- **Forma de las órbitas:** cerradas (0); abiertas (1).
- 5- **Borde anterior de los premaxilares en vista palatal:** recto (0); aguzado (1); redondeado (2).
- 6- **Borde rostral anterior en vista lateral:** curvado ventralmente (0); no curvado (1).
- 7- **Depresiones o concavidades en los frontales:** ausentes (0); presentes (1).
- 8- **Nivel de hipsodoncia:** braquiodonte (0); prohipsodonte (1); hipsodonte (2).
- 9- **Diastema entre I3-C:** presente (0); ausente (1).
- 10- **Parastilo en P3-P4:** proyectado labialmente (0); no proyectado labialmente (1).
- 11- **Concavidad entre los estilos en M1-M3:** poco acentuada (0); acentuada (1).
- 12- **Proporción L/A M2:** < 1,25 cuadrangulares (0); > 1,25 rectangulares (1).
- 13- **Posición del hipocono en M1-M2:** frente al metacono (0); cercano al protocono (1).
- 14- **Ubicación del hipocono en el M2:** más labial que el protocono (0); más lingual que el protocono (1).
- 15- **Cíngulo anterolingual (precíngulo) en M1-M2:** notoriamente más lingual que el cíngulo posterolingual (0); levemente lingual o al mismo nivel que el cíngulo posterolingual (1).
- 16- **Hipolofúlido en p4:** más corto que el paralófidio (0); igual que el paralófidio (1).
- 17- **Entolófidio en m1-m2:** presente (0); ausente (1).
- 18- **Hipoconúlido en m3:** expandido formando un tercer lóbulo (0); no expandido (1).
- 19- **Entocónido en m1-m2:** débil (0); desarrollado (1); ausente (2).

- 20-**Paralófido en m1-2:** desarrollado, terminado lingualmente (0); menos desarrollado, terminado en posición medial anterior (1).
- 21-**Entocónido en m3:** desarrollado y unido al hipolófido (0); incipiente sobre el hipolófido (1); unido al hipoconúlido (2); ausente (3).
- 22-**Metacónido en m2:** no desplazado lingualmente (0); desplazado lingualmente (1).
- 23-**Implantación de c-p2:** oblicua (0); paralela al borde mandibular (1).
- 24-**Valle del trigónido en p4:** más desarrollado que el valle del talónido (0); igualmente desarrollado que el valle del talónido (1).
- 25-**Entocónido en p4:** presente (0); ausente (1).

Matriz 2. Matriz de caracteres utilizada en el análisis filogenético de los Macraucheniidae. La letra A representa los estados polimórficos 0 y 1.

TAXONES	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
<i>Proadiantus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	2	0	?	0	A		
<i>Tricoelodus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	?	0	1	
<i>Cramauchenia</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	3	0	?	1	1	
<i>Coniopternium</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	0	?	1	0	0	0	1	1	1	0	0	?	0	1	
<i>Pternoconius</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	1	2	0	1	1	1	
<i>Theosodon</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	A	1	1	1	
<i>"Theosodon" hystatus</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	0	?	1	?	0	0	?	0	0	?	1	1	1	1	
<i>Cullinia</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	?	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	
<i>Huayqueriana</i>	1	2	1	2	0	1	0	0	1	1	?	1	0	1	1	1	?	?	?	?	0	?	0	?	1	1	
<i>Scalabrinitherium</i>	A	2	1	1	?	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	?	1	1	
<i>Oxydontherium</i>	A	2	1	1	1	1	0	?	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	3	0	?	1	1	
<i>Paranauchenia</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0	0	1	1	?	0	1	0	0	0	0	1	?	?	1
<i>Promacrauchenia</i>	1	2	1	2	1	1	0	0	2	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	
<i>Xenorhinotherium</i>	2	2	2	2	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	3	0	0	1	0	
<i>Macrauchenia</i>	2	2	2	2	0	0	1	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2	0	3	0	0	1	1	
<i>Macraucheniopsis</i>	3	2	2	2	?	2	?	?	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	3	0	0	1	1	
<i>Windhausenia</i>	2	?	2	?	?	?	?	1	2	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	0	0	?	?	0	1	1	

Fig. 23. Único árbol más parsimonioso del análisis cladístico de los Macraucheniidae (longitud del árbol = 57 pasos, CI = 0,63; RI = 0,73).



Conclusiones

El estudio de los restos de macrauquénidos procedentes del “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero” de Entre Ríos (la mayoría restos maxilares, mandibulares, dientes aislados y en menor medida fragmentos de cráneos) permite reconocer los siguientes taxones: *Scalabrinitherium bravardi*, *Oxydontherium zeballosi*, *Paranauchenia denticulata*, *Promacrauchenia antiqua*, cf. *Promacrauchenia* y *Cullinia* sp.

Dentro de *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium* se presentan diferencias de tallas, pero no morfológicas, que se interpretan en esta Tesis como dimorfismo sexual. En el caso de *Scalabrinitherium*, esta interpretación lleva a considerar a *S. rothii* como sinónimo de *S. bravardi*.

Se establece la probable presencia de *Scalabrinitherium* en la Fm. Cerro Azul, en la provincia de La Pampa, a partir del estudio de dos ejemplares aislados y su comparación con los restos de Entre Ríos.

El holotipo de *Mesorhinus piramydatus* es comparable al ejemplar inédito MACN PV 13671, cuya morfología coincide con la del cráneo de *Oxydontherium zeballosi* de La Petra (San Luis), lo que permite proponer con certeza la sinonimia de *M. piramydatus* con *O. zeballosi*.

“*Theosodon*” *hystatus* procedente de Arroyo Chasicó de Buenos Aires se considera como *Paranauchenia*, lo cual está apoyado por el análisis filogenético estableciéndose la nueva combinación: *P. hystata*.

Se amplía al Mioceno tardío de la Fm. Ituzaingó el registro de *Promacrauchenia antiqua* que sólo era conocida para la Fm. Monte Hermoso (Montehermosense, Plioceno temprano) de Buenos Aires.

Los ejemplares craneales asignados a *Promacrauchenia* sp. por Anaya y MacFadden (1995) procedentes de Inchasi, Bolivia, presentan diferencias morfológicas con aquéllos de *P. antiqua* de Monte Hermoso (Buenos Aires), *P. chapalmalense* de Barranca de Los Lobos (Buenos Aires) y con los del “Mesopotamiense” (Entre Ríos), lo que supondría reinterpretar su asignación taxonómica, descartando su pertenencia a *Promacrauchenia*.

Se confirma la presencia de *Cullinia* sp. en Entre Ríos, ampliando la distribución geográfica y temporal del género, reconocido originalmente para la localidad clásica de Arroyo Chasicó, Fm. Arroyo Chasicó (Chasiquense, Mioceno tardío) de Buenos Aires y la Fm. Los Loros (Mioceno tardío) de Río Negro. Se diferencia de la especie tipo, *Cullinia levis*, por su tamaño mayor.

Un grupo de ejemplares dentarios aislados se consideran Macraucheniinae indet., al no poder reconocer en ellos las características diagnósticas apuntadas para los taxones reconocidos y estudiados en este trabajo.

El material postcraniano no se pudo determinar más allá del nivel de subfamilia, ya que ninguno se presenta asociado a restos dentarios, y se compara con otros taxones determinados a nivel específico de otras edades y localidades.

El análisis filogenético de la familia Macraucheniidae resultó en un árbol más parsimonioso de 57 pasos con un índice de consistencia (CI) de 0,63 y un índice de retención (RI) de 0,73.

Dentro del clado que reúne a los taxones considerados tradicionalmente como Macraucheniinae, ***Scalabrinitherium*** y ***Oxydontherium*** ocupan una posición basal.

"Theosodon" hystatus se ubica entre los macraucheninos, apoyando su separación del género *Theosodon* y su relación con ***Paranauchenia***, con la que aparece formando un grupo monofilético. ***Cullinia*** aparece como grupo hermano de ***Promacrauchenia*** y los taxones plio-pleistocenos (*Windhausenia*, *Xenorhinotherium*, *Macraucheniopsis* y *Macrauchenia*).

Orden Notoungulata Roth 1903

Suborden Toxodontia Owen 1853

Familia Toxodontidae Gervais 1847

Antecedentes

La familia Toxodontidae reúne a mamíferos herbívoros de mediano a gran tamaño que tuvieron una amplia distribución temporal durante el Cenozoico, entre el Oligoceno y el Pleistoceno tardío, pero una restricción geográfica a América del sur (Argentina, Brasil, Perú, Ecuador, Bolivia, Uruguay, Venezuela y Colombia), aunque también hay registros en el Pleistoceno de América Central (Honduras y El Salvador) (Nasif *et al.*, 2000; Bond *et al.*, 2006).

Los antecedentes referidos a los notoungulados de la familia Toxodontidae de Entre Ríos comienzan en 1842, cuando Alcides D'Orbigny describió la estratigrafía y varios fósiles procedentes de las barrancas del río Paraná. Entre dichos fósiles se hallaba una especie de ungulado nativo del género *Toxodon*, descrito por Laurillard en el trabajo de D'Orbigny (1842), denominada *Toxodon paranensis*. Poco después, Bravard (1858) mencionó la misma especie en su *Monografía sobre los terrenos terciarios del Paraná* a partir de un fragmento de molar superior.

A lo largo de varios años, Ameghino (1883b, 1885, 1886) también asignó a esta especie nuevas piezas dentarias e indicó, entre las diferencias con *Toxodon* de la región pampeana, el tamaño menor del taxón entrerriano. En su trabajo de 1885, Ameghino sumó tres nuevos taxones. Una especie nueva que asignó con dudas al género pampeano, *Toxodon? plicidens*, y otra, de pequeña talla, que denominó *Toxodon foricurvatus*. Además, fundó un género y especie nuevos que designó *Haplodontherium wildei*, citando entre sus caracteres dentarios superiores la pérdida de una faja de esmalte y el ensanchamiento de la cavidad de la raíz.

En 1885, Burmeister publicó su trabajo sobre el examen de los restos nominados por Bravard (1858), describiendo y figurando nuevas piezas dentarias de *Toxodon paranensis*.

Algunos años antes, Ameghino (1883a) reconoció el género y la especie *Toxodontherium compressus* [sic] a raíz de un canino de tamaño considerable, procedente de las barrancas del río Paraná. En trabajos posteriores (Ameghino, 1883b, 1885, 1886), sumó nuevos ejemplares completando la diagnosis de este taxón.

En 1886, Ameghino sinonimizó *Toxodon parvulus* -también procedente de Entre Ríos y fundado por Burmeister (1885)- con *T. foricurvatus* y creó dos especies nuevas: *Toxodon virgatus* y *Haplodontherium limun*. También erigió el género *Stenotephanos* a partir de su *Toxodon? plicidens*, conformándose la nueva combinación: *S. plicidens* (Ameghino 1885). Finalmente, creó los géneros *Dilobodon* y *Tomodus* con las especies *D. lutarius* y *T. elautus*, respectivamente.

En 1887, Ameghino creó el género *Xotodon*, basándose en la especie *Toxodon foricurvatus*, surgiendo de este modo la nueva combinación *Xotodon foricurvatus* (Ameghino 1885). Asimismo, fundó la especie *Toxodon protoburmeisteri* a partir de un incisivo inferior.

En 1889, Ameghino erigió el género *Eutomodus*, incluyendo en él la especie *T. elautus*, y creó la especie *Toxodontherium reverendum*, a la que posteriormente (Ameghino, 1894) le reconoció afinidades con *Trigodon gaudryi* Ameghino 1887 de Monte Hermoso, diferenciándose de ésta por la morfología de los premolares.

En 1891, Ameghino asignó, con dudas, al género *Adinotherium* (creado anteriormente dentro de la familia Nesodontidae a partir de restos procedentes de Patagonia; Ameghino, 1887b) un premolar inferior recogido de las barrancas del río Paraná por Pedro Scalabrini, al que denominó *Adinotherium? paranense*.

El mismo año, Burmeister (1891) reconoció un taxón nuevo: *Pachynodon modicus*, pero Ameghino (1892) refutó este acto nomenclatorial, aduciendo que los caracteres indicados por Burmeister correspondían a los de *Haplodontherium limun* Ameghino, 1886, descripto previamente.

En 1895, Mercerat creó el género *Dinotoxodon* sobre la base de *T. paranensis*, estableciendo la nueva combinación *Dinotoxodon paranensis* (Laurillard, 1842). Posteriormente, Ameghino (1904) creó el género *Palaeotoxodon* para la especie *P. paranensis* (Laurillard, 1842), sin aludir al género *Dinotoxodon* y

añadiendo un astrágalo al material de la especie. Sin embargo, el nombre *Dinotoxodon* tiene prioridad sobre *Palaeotoxodon*, por lo que este último se convierte en sinónimo. A pesar de ello, autores como Pascual (1965) y Pascual *et al.* (1966) mantuvieron el género *Palaeotoxodon* como válido. En la lista faunística de Cione *et al.* (2000) aparecen asignadas con dudas a este género otras dos especies: *P.? virgatus* (Ameghino 1886) y *P.? protoburmeisteri* (Ameghino 1887), originalmente atribuidas a *Toxodon*.

En 1920, Frenguelli creó la especie *Xotodon doellojuradi* [sic] a partir de un fragmento mandibular derecho con tres piezas dentarias que ilustró y describió en su trabajo: “*Apuntes sobre mamíferos fósiles entrerrianos*”.

Por último, Cione *et al.* (2000, Tabla 1) citaron con dudas en Entre Ríos el género *Berroia* Kraglievich 1932 descrito para Uruguay (Kraglievich, 1940d).

Diagnosis (ampliada de Madden, 1990: 260): toxodontia con cráneo generalmente piriforme y dorsoventralmente deprimido. Cráneo con lóbulo frontal expandido y surcos secundarios extensamente desarrollados en los lóbulos frontal y temporal; meato auditivo externo muy alto; *crista meati* diferenciada y extendida muy por debajo del proceso postglenoideo; incisivos dispuestos en una línea transversa; I2/i3 de crecimiento continuo; canino y primer premolar reducidos o ausentes; molares hipsodontes o de crecimiento continuo; molares superiores con surcos y fosetas, o sin ellas; molares con bandas longitudinales de esmalte; miembros relativamente cortos, robustos y de igual longitud; pies mesaxónicos; fila carpiana proximal más larga que la distal; unciforme pequeño; articulación unciforme/III metacarpiano grande; IV metacarpiano más corto y robusto que el II; V metacarpiano vestigial; falanges ungueales anchas y robustas; fémur con tercer trocánter a mitad de la diáfisis; tibia y fíbula fusionadas proximalmente; tuberosidad medial presente en el astrágalo; mesocuneiforme fusionado al endocuneiforme; metatarsiano IV más grande o igual en tamaño que el II; articulación calcáneo-cuboide a nivel de la articulación navicular-entocuneiforme; calcáneo y navicular en contacto.

Si bien Paula Couto (1979) indicó que la familia Toxodontidae estaba representada por tres subfamilias (Nesodontinae, Toxodontinae y Haplodontheriinae), en otros trabajos (Pascual *et al.*, 1966; Madden, 1990; 1997), se consideraron cinco: Nesodontinae (*Proadinothorium*, *Adinothorium*, *Nesodon*), Xotodontinae (*Xotodon*, *Hemixotodon*, *Nonotherium*, *Posnanskytherium*, *Hyperoxotodon*), Haplodontheriinae (*Trigodon*, *Stereotoxodon*, *Palyeidodon*, *Paratrigodon*, *Hoffstetterius*, *Ocnerotherium*), Toxodontinae (*Toxodon*, *Alitoxodon*, *Pisanodon*) y Dinotoxodontinae (*Dinotoxodon*, *Plesiotoxodon*, *Gyrinodon*, *Pericotoxodon*). Además, Madden (1990) indicó que *Mixotoxodon* y *Andinotoxodon*, dos géneros poco conocidos, no tenían resueltas sus afinidades subfamiliares. Al respecto, Saint-André (1993) señaló que *Mixotoxodon* estaba relacionado a los Haplodontheriinae.

El análisis filogenético realizado por Nasif *et al.* (2000) no apoyó esta diferenciación de los toxodóntidos en las cinco subfamilias mencionadas, ya que la mayoría no aparecía representando grupos monofiléticos; por ello, dichos autores sólo consideraron válidas las subfamilias Nesodontinae y Toxodontinae, esta última incluyendo la mayor parte de los géneros reconocidos hasta ahora.

Subfamilia Toxodontinae Trouessart 1898

Diagnosis (sinapomorfías del análisis filogenético presentado en esta Tesis): toxodontes con cresta sagital corta; molares hipsodontes, sin raíces; molares superiores sin fosetas; M1-M3 con surco posterior suave o ausente; m2-m3 sin fosétida accesoria; esmalte lingual de m1-m2 entre el surco anterior y el hipoconúlido sin cubrir a éste totalmente; esmalte lingual de m3 alcanzando el nivel del hipoconúlido.

Géneros incluidos

En el “Mesopotamiense” de Entre Ríos se reconocen los siguientes géneros de Toxodontinae: *Dinotoxodon*, *Stenotephanos*, *Haplodontherium* y cf. *Pisanodon*.

Dinotoxodon Mercerat 1895a

Dinotoxodon Mercerat 1895a: 208, 213 (fig. 4); 1895b: 275; Kraglievich 1934: 37; Zetti 1972: 29; Madden 1990: 280, 349; 1997: 335; Bond *et al.* 2006: 286; Perea *et al.* 1994: 379.

Toxodon (*partim*) Laurillard 1842 (*non* Owen): 112; Bravard 1858: 33; Ameghino 1883b: 279; 1885: 72; 1886: 80; 1887c: 399; 1889: 54 (vol 7); 432 (vol 8); 1892: 459; Burmeister 1885: 135; 1891: 424.

Toxodontherium (*partim*) Ameghino 1883b: 276; 1886: 94; 1889 (vol 7): 68, 69; 1889 (vol 8): 433, 434 (lám. 17, fig. 3; lám. 96, figs. 1 y 3, P4).

Palaeotoxodon Ameghino 1904: 401; Cabrera y Kraglievich 1931: 18; Kraglievich 1934: 37; Madden 1990: 279.

Especie tipo: *Toxodon paranensis* Laurillard 1842.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosís ampliada (a partir de Pascual, 1965; Madden, 1990): P3-P4 con un surco lingual como en *Toxodon*. M1-M3 con un surco posterior al surco lingual, diferenciando una columna intermedia. M1-M2 de sección triangular, más pequeños y comprimidos que *Haplodontherium*. Ectolofos con tres morfologías diferentes: con dos rebordes medianos y tres depresiones; con una convexidad

medial y depresiones en los extremos anterior y posterior; con un reborde desplazado hacia la mitad posterior del ectolofa formándose dos depresiones donde la primera es más ancha y levemente más profunda que la segunda. Molares inferiores con dos pliegues linguales al igual que en *Toxodon*, pero con ectolofa convexo en lugar de plano. Entocónido más estrecho que en *Pericotoxodon* y sin fosétidas accesorias efímeras. Cuerpo mandibular comprimido, abovedado ventralmente, con o sin la expansión ventrolateral presente en *Pericotoxodon* o *Hoffstetterius*.

Comentarios: la complejidad y alto grado de dificultad que conlleva el estudio de taxones que han sido basados en piezas del postcráneo o de dientes aislados es bien conocida y este caso no representa una excepción.

El holotipo de *Toxodon paranensis* Laurillard 1842 es un húmero actualmente depositado en el Muséum national d'Histoire naturelle de París. Ameghino (1883b, 1885, 1886, 1887) y Burmeister (1885) asignaron restos dentarios superiores a esta especie, destacando la similitud morfológica y el tamaño menor respecto a *T. platensis* Owen. En cuanto a los molares inferiores, Burmeister (1885; 1891) y Ameghino (1886) reconocieron diferencias en la anchura de la columna del hipoconúlido, más angosto en *T. platensis*. La asociación entre la dentición y el húmero se basó en el tamaño menor respecto a la especie cuaternaria.

El M3 elegido por Mercerat (1895) para fundar *Dinotoxodon* se distinguía por el tamaño menor de la columna del protocono respecto a *Toxodon*, la curvatura en el eje principal menos destacada y el diámetro transversal más reducido respecto a otros miembros de la familia.

El astrágalo utilizado por Ameghino (1904) para crear *Palaeotoxodon* presentaba caracteres intermedios entre los de *Toxodon* y *Nesodon* Owen 1846.

Por su parte, Zetti (1972) indicó que entre tanto no se encuentren restos asociados procedentes del complejo "Mesopotamiense" es muy difícil asignar restos aislados, pero de hacerlo, *Dinotoxodon* tiene prioridad sobre *Palaeotoxodon*.

La información obtenida de la bibliografía (Burmeister 1885, Ameghino 1883b, 1885) indica que el húmero elegido por Laurillard (1842) como holotipo de *Toxodon paranensis*, era de tamaño menor en relación al de las especies pampeanas *T. platensis* y *T. burmeisteri*. Las piezas dentarias que se asignaron posteriormente a *T. paranensis* (Ameghino 1883b, 1885, 1886 entre otros; Burmeister 1885, 1891) presentaban semejanzas morfológicas con las de las especies cuaternarias mencionadas pero eran de tamaño menor, lo que justificaba su asignación y correlación métrica con el holotipo de la especie. Vale aclarar que varios ejemplares (M1-M2) estudiados en esta Tesis coinciden con las descripciones y medidas de las piezas señaladas por los autores citados.

El género *Dinotoxodon*, fundado por Mercerat (1895) en base a *T. paranensis*, resultó en la nueva combinación: *D. paranensis* (Laurillard 1842). Al igual que con los M1-M2 reconocidos originalmente como *T. paranensis*, varios M3 procedentes del “Mesopotamiense” coinciden con las características señaladas por Mercerat (1895) para *Dinotoxodon paranensis* y merecen ser reunidas bajo una misma entidad taxonómica junto a los M1-M2. A su vez, estas características (morfológicas y métricas) difieren de las de otras dos especies reconocidas para los niveles terciarios entrerrianos: *Stenotephanos plicidens* y *Haplodontherium wildei*. En este sentido, es posible afirmar que el húmero de *T. paranensis* (especie tipo de *Dinotoxodon*) no correspondería a alguno de los últimos taxones mencionados dado que *Stenotephanos* está representado por individuos más pequeños y *Haplodontherium* por especímenes notablemente mayores que *Dinotoxodon*. De esta manera quedaría justificada la asociación entre el húmero de Laurillard (1842) y las piezas dentarias superiores asignadas a *Dinotoxodon*.

Finalmente, el género *Palaeotoxodon* creado por Ameghino (1904c) para la especie *P. paranensis* (Laurillard, 1842) (sin referirse a *Dinotoxodon*) se convierte en sinónimo de *Dinotoxodon*.

Dinotoxodon paranensis (Laurillard 1842)

Láminas 19-20

Toxodon paranensis Laurillard 1842: 112; Bravard 1858: 33; Ameghino 1883b: 279; 1885: 72; 1886: 80; 1887c: 399; 1889: (vol. 7) 54; 1889 (vol. 8) 432; 1892: 459; Burmeister 1885: 136, lám. 3, fig. 11; 1891(*partim*): 424.

Dinotoxodon paranensis Mercerat 1895a: 213; 1895b: 275; Kraglievich 1934: 37; Zetti 1972: 29; Madden 1990: 349; 1997: 340; Bond *et al.* 2006: 286.

Toxodontherium compressum (*partim*) Ameghino 1883b: 276; 1886: 94; 1889 (vol. 7): 68; 1889 (vol 8): 434 (lám. 17, fig. 3; lám. 96, fig. 3: P4-M1); Mercerat 1895a: 215; 1895b: 273.

Toxodontherium reverendum (*partim*) Ameghino 1889: 434 (lám. 96, fig. 1, P4).

Palaeotoxodon paranensis Ameghino 1904: 401.

Holotipo de *Toxodon paranensis*: fragmento de húmero derecho (sin sigla), depositado en el MNHN de París.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis: igual que la del género por monotipia.

Material referido. Molares superiores.

Dentición superior: premolares: P3: MACN PV 13153. P4: MACN PV 2555; MACN PV 3313. M1 aislados: jóvenes: MACN PV 3301a, MLP 52-X-2-7; MAS PALEO-VERT 463. Adulto-jóvenes: MACN PV 3952; MLP 58-IX-3-38. Adultos: MAS PALEO-VERT 461, MAS PALEO-VERT 494, MACN PV 4136; MACN PV 3316; MACN PV 3320; MACN PV 6415; MACN PV 3308; MACN PV 3953; MACN PV 3965; MLP 58-IX-3-37; MLP 58-IX-3-87 (calco MACN A-1559); MLP 58-IX-3-88

(calco MACN A-1560). M2 aislados: adulto-joven: MACN PV 3978. Adultos: CICYTTP PV-M-1-244 (se le ha salido el esmalte labial y anterolingual); MAS PALEO-VERT 447; MAS PALEO-VERT 448 (MLP M-211); MAS PALEO-VERT 482; MACN PV 2562; MACN PV 3233; MACN PV 3342; MACN PV 3347; MACN PV 4622; MACN PV 4624; MACN PV 4743; MACN PV 8590; MACN PV 9185; MACN PV 9190; MACN PV 13341; MACN PV 13332; MLP 41-XII-13-8; MLP 58-IX-3-31; MLP 58-IX-3-33; MLP 58-IX-3-34; MLP 58-IX-3-36; MLP 58-IX-3-39; MLP 58-IX-3-42. M3 aislados: MAS PALEO-VERT 502; MLP 41-XII-13-10; MLP 58-IX-3-32. Adultos: MAS PALEO-VERT 457; MAS PALEO-VERT 516; MAS PALEO-VERT 526; MAS PALEO-VERT 496; MAS PALEO-VERT 460; MAS PALEO-VERT 498 (fragmento); MACN 4623; MACN PV 2560; MACN PV 3977; MACN PV 4744; MACN PV 3270; MACN PV 13343b; MLP 58-IX-3-35; MLP 58-IX-3-47; MLP 58-IX-3-48; MLP 58-IX-3-105; MACN A-1567 [P4 de *T. compressum*, Ameghino 1889, lám. 17, fig. 3; lám. 96, fig. 3].

Dentición inferior: premolares: p3? MACN PV 4619a; p4: MACN PV 6417 (menos marcado el surco externo); MACN PV 3796a; MACN PV 3796b; MACN PV 3804; MACN PV 4103a; MACN PV 4103b; MACN PV 4619a; MACN PV 4619b; MACN PV 4754; MLP 41-XII-13-24. Fragmentos mandibulares: MACN A-1555 (calco), fragmento mandibular con m2? (roto) y m3; MACN 4144, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3; MACN 8767, fragmento mandibular derecho con m1 (roto), m2 y m3 completo; MACN 4629, fragmento mandibular derecho con m1-m2 incompletos y m3 completo; MLP 41-XII-13-4, fragmento mandibular derecho con m2-m3. Molares inferiores aislados: m1 aislados: MAS PALEO-VERT 430; MAS PALEO-VERT 432; MAS PALEO-VERT 434; MACN PV 3803; MACN PV 3805; MACN PV 6613; MACN PV 3348; MACN PV 13334; MACN PV 2520; m2 aislados: MAS PALEO-VERT 431; MAS PALEO-VERT 433, MAS PALEO-VERT 521; MAS PALEO-VERT 435 (fragmento); MAS PALEO-VERT 436 (fragmento); MAS PALEO-VERT 437 (fragmento); MACN A-1439; MACN PV 4614; MACN PV 4617; MACN PV 4618; MACN PV 3808; MACN PV 3961; MACN PV 4612; MACN PV 3812; MACN PV 6614; MACN PV 3817; MACN PV 3184; MACN PV 13136; MACN PV 3800; MACN PV 3799; MLP 41-XII-13-16; MLP 52-X-6-24; MLP 58-IX-

3-43; MLP 61-XII-10-22; MLP 41-XII-13- s/n°; MLP 41-XII-13-3-4; MLP 58-IV-3-44; MLP 58-IV-3-45; MLP 58-IV-3-46; MLP 58-IX-3-65; MLP 58-IX-3-66; MLP 58-IX-3-67; m3 aislados: MACN PV 13143 (joven); MACN PV 3229; MACN PV 3231; MACN PV 13333 (en fragmento mandibular).

Descripción

La dentición asignada a *Dinotoxodon* en el presente estudio presenta un claro parecido morfológico con *Toxodon* tal como se ha expresado en diferentes trabajos (Laurillard, 1842; Ameghino 1904c, Burmeister 1885a; Pascual, 1965, entre otros). No obstante, se han hallado diferencias en la dentición que se detallan más abajo y, en vista de que casi todo el material estudiado proveniente del “Mesopotamiense” corresponde a dientes aislados, en repetidas oportunidades la ubicación certera de dichas piezas (superiores e inferiores) en *D. paranensis* se realizó tras la comparación con especímenes completos pertenecientes al género pampeano mencionado.

Dentición superior

El P3 MACN PV 13153 es elipsoidal y presenta un surco de esmalte en la región posterolingual, el protocono es menos prominente y es apenas menor en tamaño que los P4.

Los P4? aislados (MACN PV 2555 y MACN PV 3313) presentan un contorno cuadrangular, con el ángulo anterolabial agudo. El esmalte está interrumpido en varios sectores de la corona, faltando en la zona posterolateral, posterior y posterolingual; en una franja anterolingual y en el protocono. Lingualmente, hay un surco corto tapizado de esmalte y curvado anteriormente. Si bien tienen una conformación general muy similar, MACN PV 2555 presenta en la cara labial una concavidad marcada que no se aprecia en MACN PV 3313.

Los M1 de individuos muy jóvenes (MACN PV 3301a, MLP 52-X-2-7, MAS PALEO-VERT 463) presentan una morfología oclusal compleja. En los tres ejemplares, el surco lingual anterior (inmediatamente posterior al protocono)

ingresa en la corona y forma en el extremo una pequeña foseta circular tapizada de esmalte; el surco posterior está bien desarrollado; y el protofo es más cóncavo anteriormente. En MAS PALEO-VERT 463 se aprecia otra foseta mediana posterior. Con el desgaste, desaparecen las fosetas y se modifican las proporciones, aumentando el largo hacia la base del diente. La pared labial presenta dos pliegues formando tres profundas depresiones, de las cuales la intermedia es la de mayor amplitud y profundidad.

Los individuos adulto-jóvenes (MACN PV 3952, MLP 58-IX-3-38, MACN PV 3978) presentan dos pliegues en el ectofo y tienen una concavidad lingual posterior en lugar de un surco marcado (excepto en MLP 58-IX-3-38 donde está presente).

Los M1-M2 de ejemplares adultos son dientes arqueados, de sección triangular siendo los M1 algo más pequeños que los M2. Presentan el ectofo cubierto de esmalte. Algunos especímenes exhiben la cara externa ondulada, con tres depresiones suaves (MAS PALEO-VERT 447, MAS PALEO-VERT 494, MACN PV 4136, MLP 58-IX-3-87, MLP 58-IX-3-88, MACN PV 3342, MACN PV 8590, MACN PV 9190). Otros ejemplares, en cambio, muestran solo dos, con una convexidad medial amplia sin mesostilo (MAS PALEO-VERT 461, MACN PV 3308, MACN PV 3347, MACN PV 4624). Un tercer grupo de especímenes presentan un único mesostilo desplazado hacia la mitad posterior del ectofo formándose dos depresiones de diferente longitud, la primera más ancha y levemente más profunda que la segunda (MAS PALEO-VERT 448, MACN PV 2562, MACN PV 9185, CICYTTP PV M-1-244, MLP 58-IX-3-33). En los tres casos expuestos, el esmalte labial alcanza el borde anterior del diente pero no así el posterior donde queda una faja ligeramente convexa sin esmalte. La región anterolabial del protofo presenta una franja estrecha sin esmalte, éste puede adquirir un contorno convexo (MLP 58-IX-3-87, MLP 58-IX-3-88, MACN PV 3320, MACN PV 3965) o levemente sinuoso (MACN PV 4136, MACN PV 3316; MACN PV 6415; MACN PV 3308; MACN PV 3953, MACN PV 4622, MLP 58-IX-3-31); el protocono carece de esmalte en todo su contorno lingual, que es bien convexo, quedando destacado por un surco anterior y la entrada del surco lingual anterior. El protofo

está muy inclinado hacia atrás respecto al ectofo, por lo que el protocono se ubica en la porción media del diente. El surco lingual anterior presenta sus lados muy próximos cubiertos de esmalte y está menos inclinado que en los P4 (e.g., MACN PV 2555). El hipocono está bien delimitado anteriormente por el surco posterior, poco profundo y más suave en algunos ejemplares como MACN PV 2562, MACN PV 3347 y MACN PV 8590.

Los M3 con poco desgaste (MAS PALEO-VERT 502, MLP 41-XII-13-10 y MLP 58-IX-3-32) presentan el protocono sinuoso y esmaltado. La pared externa está cubierta de esmalte y los estilos longitudinales están menos desarrollados (MLP 58-IX-3-32 los tiene más destacados que MLP 41-XII-13-10 y MAS PALEO-VERT 502 tiene la cara externa lisa). La superficie oclusal es más pequeña en largo y en ancho que la que se observa en el extremo opuesto del diente (tabla 8.2.6.1). Las regiones anterolingual y posterolingual no tienen esmalte al igual que el protocono. El metalofo es convexo y los ejemplares MAS PALEO-VERT 502 y MLP 58-IX 3-32 tienen más destacado el surco posterior que MLP 41-XII-13-10.

Los M3 con mayor desgaste son dientes alargados anteroposteriormente y comprimidos bucolingualmente. Los ejemplares (MAS PALEO-VERT 526, MAS PALEO-VERT 516, MACN PV 2560, MACN PV 3977, MACN PV 4623) presentan para-, meso- y metastilo. En ocasiones, el mesostilo está algo desplazado posteriormente (MAS PALEO-VERT 460, MAS PALEO-VERT 457, MACN PV 3270, MACN PV 4744, MLP 58-IX-3-32, MLP 58-IX-3-47, MLP 58-IX-3-48) y la concavidad anterior es más marcada que la posterior; el borde anteroexterno es convexo y el posteroexterno más bien recto e inclinado posteriormente. Por el lado lingual, una capa de esmalte posterior al protocono penetra en la dentina formando el surco anterior y culmina a mitad del metalofo en un pequeño surco posterior.

Dentición inferior.

Las ramas mandibulares MACN PV 4629 y MACN PV 8767 son bastante similares en forma y tamaño. Presentan la cara externa convexa. Aproximadamente a 4 cm por debajo del m3 la fosa masetérica se extiende

posteriormente y llega casi al borde inferior. En MACN PV 8767, un foramen nutricio se ubica aproximadamente a nivel del p4 (este diente falta pero se conserva la región inferior de la rama mandibular) y a 5 cm del borde alveolar. La cara interna es convexa a nivel de los alvéolos, luego se deprime tornándose plana hasta llegar al borde inferior agudo. En vista lateral, el borde inferior de la mandíbula describe una trayectoria descendente desde el m1 hasta el m3 y luego asciende nuevamente. Esta trayectoria hace que el alto máximo de la mandíbula sea a nivel del m3, donde alcanza 103 mm en MACN PV 8767, medido a nivel del ectofléxido, y 108 mm en MACN PV 4629. En ambos ejemplares se conserva el comienzo de la rama ascendente que forma un ángulo amplio con la rama horizontal. El fragmento MLP 41-XII-3-4 es similar, pero presenta el borde ventral deteriorado y no se puede observar la característica indicada respecto al alto mayor a nivel del m3.

El ejemplar MACN PV 4144, como ya se indicó, conserva la serie p4-m3. Sin embargo, por la cara lingual y posteriormente al p4 (roto a nivel del alvéolo) se observa un fragmento de diente que no corresponde al p4 ni al m1 que le sigue. Una explicación a esta anomalía sería considerar la posibilidad de que el p4 no pertenezca a la serie original y haya sido colocado posteriormente quedando un fragmento del anterior. Se descarta que pueda corresponder a un remanente de la dentición decidua por las características y grado de desarrollo que presenta el fragmento. Además, la rama mandibular es más baja que en MACN PV 8767 y MACN PV 4629, conservando la misma morfología general (incluso dentaria) salvo que el borde ventral es uniforme. La altura de la mandíbula a nivel del m3 es de 83 mm.

El calco MACN A-1555 conserva parte de la rama ascendente cuyo ángulo con la rama horizontal es similar a MACN PV 8767 y MACN PV 4629 y ha perdido casi toda la mitad inferior. Conserva restos de m1-m3 (el m2 muy incompleto) pero mal definidos. El m3 es mayor que los demás ejemplares reconocidos como *D. paranensis* pero por su morfología, con dos surcos linguales e hipoconúlido y pliegue ento-hipocónido extendidos posteriormente, se lo incluye con reservas en *D. paranensis*.

El único p3? hallado en las colecciones (MACN PV 4619a) asignable a *Dinotoxodon* es un diente recto. La superficie externa está cubierta de esmalte y en la mitad de dicha cara presenta un surco longitudinal marcado que divide el trigónido del talónido. El trigónido es más estrecho que el talónido y presenta la región anterolingual aguda y algo extendida lingualmente; la región posterior del talónido es redondeada. Las regiones anterior, posterior y lingual no están cubiertas de esmalte y en ésta última se aprecia una concavidad levemente desplazada posteriormente que luego se convierte en un reborde posterior marcado.

Los p4 son similares al p3? descrito pero carecen de la expansión anterolingual destacada en aquél, siendo el trigónido más cuadrangular. El trigónido es más corto y estrecho que el talónido. La pared anterior del diente es recta y la posterior ligeramente redondeada. Presentan el ectoflécido marcado y una concavidad medial en la cara lingual (sin esmalte) que culmina en un reborde posterior. El ejemplar MACN PV 6417 no presenta ectoflécido, sino una concavidad marcada, y en la cara externa del trigónido se aprecia una suave depresión longitudinal no observada en los demás ejemplares referidos. No obstante, dado que el resto de las características indicadas para los otros p4 se mantiene constante, aquellas diferencias son interpretadas como una variación individual.

Los molares inferiores carecen de fosétidas accesorias. En m1-m2, al igual que en los p4, una capa de esmalte comienza en la mitad de la cara anterior (levemente cóncava), recorre toda la pared labial y culmina antes de llegar al borde posterior lingual, dejando una franja sin esmalte más delgada que la de la cara anterior. El ectoflécido separa el trigónido del talónido y es más profundo que en los premolares. En el lado interno se aprecian dos pliegues. El anterior (pliegue meta-entocónido) es menos profundo que el posterior (pliegue ento-hipocónido). Estos pliegues junto al lóbulo del trigónido dividen la cara interna en cuatro columnas. La anterior (columna del paracónido) no posee esmalte y es ligeramente redondeada. Las columnas del metacónido y del entocónido son

planas y están tapizadas completamente. La columna del metacónido es la más estrecha, su comienzo y el del esmalte coinciden con la posición del ectoflécido. En la cuarta (o columna del hipoconúlido) el esmalte llega a la mitad. Esta última es más ancha y sobresale lingualmente. La cara externa del talónido es convexa.

El ejemplar MACN PV 2520 manifiesta algunas diferencias respecto al resto. Presenta la columna del metacónido más estrecha, la del entocónido más desarrollada y ancha, la cara anterior algo oblicua y una suave concavidad posteroexterna. No obstante, los dos pliegues linguales y la ausencia de proyección del paracónido, propia de *Stenotephanos* (ver más adelante pág. 230), permite incluirlo en *D. paranensis*.

MACN PV 3800 presenta también un carácter particular que consiste en una extensión anterior del paracónido (diferente de la de *Stenotephanos* por dirigirse anteriormente). Por su parte, MACN PV 4614 presenta el ángulo posteroexterno más marcado que el resto de los ejemplares, el trigónido más pequeño y la cuarta columna no extendida lingualmente. No obstante, la morfología general de ambas piezas responde a la de molares inferiores de *D. paranensis* por lo que estas diferencias se consideran variaciones individuales.

MACN PV 13143 es un fragmento de m3 muy pequeño (tabla 8.2.6.2) que corresponde aproximadamente a la porción media (en altura) del diente. Observado tanto por la cara lingual como por la labial su contorno es trapezoidal (más ancho en la base), lo que indica un individuo joven. El esmalte comienza en la mitad anterior del diente, recorre la cara externa donde hay un ectoflécido marcado y culmina en la región posterior. Internamente, presenta el pliegue meta-entocónido separado del pliegue ento-hipocónido por un entocónido globoso y ancho. La región del hipoconúlido es más estrecha y corta que la del entocónido, situación que se revierte en los ejemplares adultos. El esmalte lingual comienza en el surco anterior al metacónido (a nivel del ectoflécido) y culmina pasada la mitad del hipoconúlido. Una característica destacable y que se repite en los ejemplares adultos es la presencia de una suave depresión labial a nivel del pliegue ento-hipocónido.

Los m3 adultos presentan la región del trigónido similar a los m1-m2. En el talónido, el lóbulo del hipoconúlido se extiende posteriormente al tiempo que se inclina suavemente hacia el interior, haciendo al diente más largo. El pliegue ento-hipocónido está algo desplazado posteriormente, lo que hace al entocónido más largo respecto al de los m1-m2.

MACN PV 13333 y MACN PV 8767 son morfológicamente muy similares, pero el primero es más largo que el segundo incluso cuando el resto de las medidas son coincidentes (tabla 8.2.6.2).

El pliegue ento-hipocónido en MACN PV 3231, MACN PV 4144 y MACN PV 3229 presenta un desarrollo menor y, a su vez, los dos primeros también tienen menos definido el pliegue meta-entocónido. MACN PV 4144 es el de tamaño menor y MACN PV 3231 presenta la región del paracónido suavemente extendida lingualmente.

MACN PV 4629 presenta el metacónido algo extendido posteriormente, haciendo la columna longitudinal un poco más ancha y el esmalte lingual no alcanza la mitad del lóbulo del hipoconúlido, sino que termina un poco antes.

MLP 41-XII-13-4 es similar en tamaño a MACN PV 13333, pero el primero presenta una suave inflexión lingual en el lóbulo del entocónido y el segundo tiene algo más extendido el lóbulo del hipoconúlido.

Nota: el ejemplar MLP 57-X-10-123 (fragmento mandibular izquierdo con m1-m3) está mencionado en la Tesis de Madden (1990: 271, Fig. 59-C) como ejemplar referido de *Dinotoxodon paranensis*, procedente de la Fm. Itzaingó de Entre Ríos, al igual que en el trabajo de Bond *et al.* (2006: fig. 1). Al mismo tiempo, Madden (1990: 348) lo cita como holotipo de *Pisanodon nazari* (Cabrera y Kraglievich, 1931). Esta cita es errónea, ya que el holotipo descrito originalmente es el ejemplar MLP 12-1667 (porción palatal con P1, DP2-DP4 y M1-M3 izquierdos; DP2-DP4 y M1-M3 derechos y una mandíbula con los dientes de leche y m1-m3, con el último molar sin acabar de salir) procedente de Arroyo Chasicó, Buenos Aires (Cabrera y Kraglievich 1931: 18) y aparece catalogado como tal en el MLP. A su vez, la ficha de colección del MLP 57-X-10-123 no indica que se trate

del holotipo (aunque aparece en una ficha distintiva) de *P. nazari*, pero sí asignado a este taxón y procedente de Salinas Grandes de Hidalgo (La Pampa). Dicha ficha fue quizá el origen del error de Madden (1990) al considerarlo holotipo de *P. nazari*, aún cuando el ejemplar fue estudiado por Zetti (1972) entre los mamíferos huayquerienses de La Pampa y referido con ciertas dudas a *?Pisanodon nazari*. En ningún caso, hay razón para suponer que este ejemplar proceda de la Fm. Ituzaingó.

Tras examinar el resto, la morfología de los m1-m2 de MLP 57-X-10-123 se acerca a la de *D. paranensis* por la extensión lingual del hipoconúlido, aunque en MLP 57-X-10-123 es mucho más acentuada como sucede en el m1 izquierdo de *P. nazari* (MLP 12-1667). El entocónido del m3 de MLP 57-X-10-123 es recto o ligeramente cóncavo, al tiempo que en *D. paranensis* es convexo. Además, hay que destacar que los ejemplares de *P. nazari* revisados son más jóvenes (MLP 12-1667 y MLP 60-VI-18-63), por lo tanto, MLP 57-X-10-123 podría tratarse de un adulto-viejo de esa especie.

Discusión

Los molares de *Dinotoxodon paranensis* se han comparado con las siguientes especies: *Pisanodon nazari* (Cabrera y Kraglievich, 1931), provincia de Buenos Aires, Edades Chasiquense-Huayqueriense; *Paratrigodon euguii* Cabrera y Kraglievich, 1931, provincia de Buenos Aires, Edad Chasiquense; *Ocnerotherium intermedium* Pascual, 1954, Barranca del Retamo, Estratos de los Llanos, San Luis, Edad Chasiquense; *Calchaquitherium mixtum* Nasif, Musalem y Cerdeño, 2000, Valle El Cajón, Catamarca, Edad Huayqueriense; *Gyrinodon quassus* Hopwood, 1928, Oeste de Buchivacoa, Estado de Falcón, Venezuela, Fm. La Puerta, Edad Huayqueriense (también registrado en Bolivia y Brasil); *Trigodon gaudryi* Ameghino, 1887, provincia de Buenos Aires, Edades Huayqueriense y Montehermosense (también registrado en Bolivia); *Hoffstetterius imperator* Saint-André, 1993, noroeste del Altiplano boliviano, Fm. Mauri, Edad Huayqueriense; *Andinotoxodon boliviariensis* Madden, 1990, Fm. Nabón, Ecuador, y Fm. Mauri, Bolivia, Edad Huayqueriense; y *Pericotoxodon platignathus* Madden, 1997,

Mioceno medio de Colombia y Ecuador, Edades Santacrucense-Friasense. Finalmente, se comparó con *Toxodon platensis* Owen, 1840, del lapso Chapadmalalense-Lujanense en Argentina y Uruguay, aunque también hay registros en Brasil, Uruguay, Venezuela, Paraguay y Bolivia (Miño Boilini *et al.* 2006). [Las edades para cada taxón se obtuvieron de Nasif *et al.*, 2000 y bibliografía referida allí (595: fig. 4)].

Los P3-P4? de *Dinotoxodon* se diferencian de los de *Pa. euguii*, *O. intermedium*, *T. gaudryi*, *H. imperator* y *Pe. platignathus*, porque presentan columna (P4) y surco lingual. Por estas características se acercan más a *Toxodon* (MLP 121125, MNHN 247).

Los M1-M2 de *Dinotoxodon paranensis* (MACN PV 3952, MLP 58-IX-3-38 y MACN PV 3978) presentan una diferenciación a nivel del ectolofo respecto a *Pi. nazari* (MLP 12-1667, MLP 60-VI-18-114), ya que tienen dos pliegues medianos longitudinales, mientras que en estos dos últimos ejemplares hay un pliegue anterior cercano al paracono. Además, los M1 de *Pi. nazari* tienen el ectolofo plano, como *D. paranensis*, pero los M2 presentan una concavidad que alcanza el metacono. Los M2 de *D. paranensis* no presentan la foseta en el centro de la región posterior del diente presente en *Pi. nazari* (más destacada en el M2 izquierdo de MLP 12-1667 y de MLP 60-VI-18-114). La pared posterior del diente en los M1-M2 de *D. paranensis* es convexa, al tiempo que en *Pi. nazari* es recta y está algo más desarrollada. Los M3 de ejemplares jóvenes de *D. paranensis* (MAS PALEO-VERT 502; MLP 41-XII-13-10 y MLP 58-IX-3-32) no presentan el “crochet” (según la descripción de Cabrera y Kraglievich, 1931) que tienen los de *Pi. Nazari* y son más grandes (tablas 8.2.6.1 y 8.2.6.10), excepto MAS PALEO-VERT 502. Los ejemplares entrerrianos tienen el protolofo sinuoso a diferencia de *Pi. nazari* que lo tiene convexo.

De la comparación con el holotipo de *Paratrigodon euguii* (MLP 12-1664) se desprende que los molares superiores de *D. paranensis* son de tamaño menor, el ectolofo presenta concavidades y el surco posterior está más marcado. Las diferencias fundamentales se aprecian en el M2, ya que en *Pa. euguii* la región del paracono es ancha y roma; la región del hipocono es más larga, ancha y

extendida lingualmente, por lo que la distancia entre el hipocono y el protocono es menor. A partir del alvéolo del M3 de MLP 12-1664, se puede deducir que los M3 de *D. paranensis* eran notablemente más pequeños y comprimidos.

La serie molar superior de *D. paranensis* es de tamaño menor que la de *Ocnerotherium intermedium* (MLP 52-IX-17-1) (tabla 8.2.6.10). Además, los M1-M2 no son tan globosos, la pared posterior del hipocono es más corta y recta y la distancia entre el hipocono y el protocono es mayor. No obstante, comparten el ectolofa irregular y el surco posterior marcado, lo que diferencia a ambos de *Pa. euguii*. Los M3 son notablemente más pequeños y comprimidos que los de *O. intermedium* y presentan los extremos anterior y posterior más destacados formando un ectolofa suavemente cóncavo, a pesar de la suave convexidad del mesostilo.

La comparación con *Calchaquitherium mixtum* (PVL 4794) de Catamarca se reduce al M3. Entre los M3 de *D. paranensis* hay ejemplares que se aproximan al tamaño de *C. mixtum* (tabla 8.2.6.10). Morfológicamente, se diferencian en que los ejemplares del taxón entrerriano presentan la región del paracono más extendida labialmente, el ectolofa suavemente cóncavo y el surco posterior en el metalofa más destacado que el de *C. mixtum*.

Los M1-M2 de *G. quassus* (Hopwood 1928; Madden 1990: 271, fig. 59B) tienen el ectolofa recto, a diferencia de *D. paranensis* (ver descripción). Curiosamente, Hopwood (1928: 576) sostiene que en el M3 de *G. quassus* el metalofa está ausente, pero el esquema de Madden (1990) representa un M3 completo donde se puede apreciar un metalofa con un surco posterior ligeramente insinuado. La concavidad del ectolofa del M3 de *G. quassus* coincide con la de *D. paranensis*, pero este último siempre presenta pliegues que forman, a su vez, depresiones entre ellos que no se aprecian en *G. quassus* (Madden 1990). Además, *D. paranensis* presenta el protolofa sinuoso y no convexo como en aquél. Respecto de las dimensiones, los M1 de *G. quassus* son mayores y relativamente más anchos que los de *D. paranensis*, pero los M2-M3 presentan medidas similares.

La comparación métrica con los molares superiores (M1-M2) de *Trigodon gaudryi* (datos inéditos de P 71-IV-17-9, Museo Municipal “Dámaso Arce” de Olavarría, Buenos Aires) indica que los de *D. paranensis* son más pequeños. En cuanto a la morfología, *D. paranensis* se diferencia por su ectolofa más ondulada, la región del paracono más aguda, el surco posterior marcado formando el fondo del diente, el protofofo convexo o sinuoso y el protocono más pequeño. Los M3 de *D. paranensis* son más pequeños, más cóncavos labialmente y con el surco posterior del metalofa más marcado que en *T. gaudryi*.

Los M1-M2 adultos de *D. paranensis* son algo más pequeños que los de *Hoffstetterius imperator* (tabla 8.2.6.10). Respecto a la morfología, la distancia entre el protocono y el hipocono es mayor en *D. paranensis* y el surco posterior está menos marcado. Los M3 se diferencian por el surco posterior, mucho más profundo en *H. imperator*.

Los fragmentos de molares superiores de *Andinotoxodon bolivariensis* (Madden 1990: 235) impiden determinar la presencia o ausencia del surco posterior del metalofa presente en *D. paranensis*, aunque tienen un surco anterior y el protocono está menos desarrollado.

Los molares superiores de *Dinotoxodon* presentan un surco anterior simple mientras que los de *Pe. platignathus* pueden presentar o no un surco lingual bifurcado de conformación diferente.

Toxodon platensis (MLP 121125) presenta la región del hipocono expandida lingualmente (pero menos que en *Ocnerotherium intermedium*), haciendo más breve la distancia entre hipocono y protocono.

El ejemplar ilustrado por Ameghino (1889, lám. 17, fig. 3, 3a; lám. 96, fig. 3) como un P4 de *Toxodontherium compressum* es considerado un M3 de *D. paranensis* en virtud de su similitud morfológica y métrica con otros ejemplares identificados para esta especie.

El espécimen que Ameghino (1889: lám. 96, fig. 1) ilustró como un P4 de *Toxodontherium reverendum* es considerado un M2 de *Dinotoxodon paranensis* y probablemente se trate del mismo ejemplar que Burmeister (1885: 136, lám. 3, fig. 11) ilustró y describió como un M1 de *Toxodon paranensis*.

El fragmento de molar superior asignado a "*Toxodontherium*" *listai* por Kraglievich (1940d), si bien es algo mayor (A tot.= 30,6 mm; A col.= 15,5 mm), presenta tres depresiones en el ectolofa y una sinuosidad en el protolofa que se ajustan mejor a lo observado en algunos ejemplares de *Dinotoxodon paranensis* (MACN PV 8590, MASB2-10a, MACN PV 4136, MLP 58-IX-3-87, MLP 58-IX-3-88, MACN PV 3342) que a *Haplodontherium*, ambos taxones reconocidos para Entre Ríos. Por lo expuesto, es posible que dicho fragmento pertenezca a *Dinotoxodon paranensis*.

Las hemimandíbulas mejor conservadas de *Dinotoxodon* (MACN PV 8767, MACN PV 4629 y MACN PV 4144) no presentan la proyección ventrolateral que aparece bien desarrollada en *Pericotoxodon* o *Hoffstetterius*. Según Madden (1997: 340), el ejemplar adulto MLP 39-XII-2-8 procedente de Entre Ríos presenta una proyección ventrolateral a nivel de m2-m3 menos pronunciada que en *Pericotoxodon*. Dicho ejemplar no se pudo ubicar en la colección del Museo de La Plata. No obstante, en la ilustración de Zetti (1972: lám. 5) se puede apreciar la proyección mencionada y la superficie oclusal de los dientes responde a la de otros ejemplares asignados a *D. paranensis*. En MACN PV 8767 y MACN PV 4629 de Entre Ríos se aprecia que el contorno ventral de la mandíbula está más desarrollado a nivel del m3, pero de ninguna manera presentan la característica observada en MLP 39-XII-2-8, *Pericotoxodon platignathus* (Madden, 1990: figs. 14 y 15; 1997: 340) o *Hoffstetterius imperator* (Saint-André, 1993: 543, fig. 5). La presencia de una expansión ventrolateral en algunos ejemplares entrerrianos de *Dinotoxodon* (MLP 39-XII-2-8) y su ausencia en otros (MACN PV 8767, MACN PV 4629 y MACN PV 4144) estaría indicando, quizá, alguna diferenciación a nivel sexual.

La presencia de una proyección ventrolateral similar a la de *Pe. platignathus* se observa en el ejemplar FC-DPV-514 de Uruguay. Perea *et al.* (1994) y Perea (2005) consideraron que el espécimen provenía de la Fm. Camacho y lo asignaron a *Dinotoxodon paranensis*. No obstante, los datos recientes de colecta y morfológicos del ejemplar indican que corresponde a un toxodóntido

indeterminado proveniente del derrumbe de un bloque del suprayacente Miembro San José de la Formación Raigón (Perea *et al.*, en prensa). La determinación taxonómica del ejemplar uruguayo no está resuelta, pero la morfología de la rama mandibular lo acerca a *Pericotoxodon* y *Hoffstetterius* y lo diferencia de la mayoría de los ejemplares de *D. paranensis*, incluso de MLP 39-XII-2-8, ya que en FC-DPV-514 la proyección es más aguda ventralmente y ubicada a nivel del m3.

En MACN PV 8767 y MACN PV 4629, el ángulo con la rama vertical (por detrás del m3) no es tan marcado como en *Calchaquitherium mixtum* (PVL 4794) del Mioceno tardío de Catamarca (Nasif *et al.*, 2000).

En los molares inferiores de *Dinotoxodon paranensis*, como en todos los otros Toxodontidae avanzados (Pascual, 1965; Nasif *et al.*, 2000; Bond *et al.*, 2006), el esmalte no es continuo alrededor de la corona, sino que está interrumpido anterior y posteriormente, y la cara labial del talónido es convexa en lugar de plana como ocurre en *Toxodon* (Pascual 1965: 115). Con *Pi. nazari* (MLP 12-1667, MLP 76-VI-12-132, MLP 60-VI-18-63) comparten el pliegue meta-entocónido más corto que el ento-hipocónido, aunque en el m2 de MLP 60-VI-18-63 está apenas marcado. Los m2 se diferencian porque, en *Pi. nazari*, el hipoconúlido no es transversalmente más ancho que el entocónido, estando ambos casi al mismo nivel. El m3 joven de *D. paranensis* (MACN PV 13143) se distingue de MLP 12-1667 porque es más grande (tabla 8.2.6.2), la cara externa del trigónido es más angular en la región anteroexterna, el ectofléxido es más marcado, la columna del entocónido es más larga anteroposteriormente y la región del hipoconúlido más ancha. Se parece al m3 de MLP 60-VI-18-63 por la forma del pliegue ento-hipocónido, pero se diferencian por el del meta-entocónido, ya que MACN PV 13143 lo tiene más desarrollado. Los m3 adultos de *D. paranensis* se diferencian de MLP 76-VI-12-132 porque presentan los pliegues linguales más desarrollados.

Los m2 de *D. paranensis* son menores que los de *Ocnerotherium intermedium* (MLP 52-IX-17-1; tabla 8.2.6.10) y el hipoconúlido sobresale lingualmente respecto al entocónido.

Los m1-m2 de *Dinotoxodon paranensis* difieren de *Calchaquitherium mixtum* en la orientación del pliegue ento-hipocónido, dirigido hacia adelante en el primero y labialmente en el segundo. Los m3 de *Dinotoxodon* presentan los pliegues linguales del talónido más marcados que en *Calchaquitherium*.

Según la ilustración de Hopwood (1928), los pliegues linguales en los m1-m2 de *Gyrinodon quassus* tienen el mismo largo, mientras que en *Dinotoxodon* el pliegue meta-entocónido es más corto. Además, se diferencian porque en *Gyrinodon* la región del hipoconúlido no es tan ancha como en *Dinotoxodon*. Los m3 de *Gyrinodon* presentan menos marcado el surco lingual paralelo al ectofléxido que se observa en *Dinotoxodon*.

Los molares inferiores de *Dinotoxodon paranensis* son más pequeños y se distinguen de los de *Trigodon gaudryi* porque presentan dos pliegues linguales en lugar de uno.

En los m1 de *Hoffstetterius imperator* (MNHN ACH 1; Saint-André, 1993, fig. 1B), el esmalte lingual comienza en la pared anterior del pliegue meta-entocónido, más retrasado que en *Dinotoxodon* (frente al ectofléxido). Los m2 presentan la pared lingual del entocónido plana y la región del hipocono redondeada, mientras que en *D. paranensis*, la primera es convexa y la segunda, angulosa. Los m3 comparten la presencia de una concavidad lateral frente al pliegue ento-hipocónido, más marcada en *Hoffstetterius* y se distinguen porque en éste el pliegue mencionado está reducido a una concavidad suave. En *Hoffstetterius*, el metacónido es más pequeño y la región del hipoconúlido es más corta anteroposteriormente que en *Dinotoxodon*.

Andinotoxodon boliviensis (Madden, 1990: 235, figs. 48-5 a 7) difiere de *Dinotoxodon* porque presenta la región posterolabial del m1 en ángulo recto. Los m2 de *Andinotoxodon* y *Pericotoxodon platignathus* (Madden, 1990: 120, fig. 20 B, C) se distinguen porque la región del hipoconúlido es más estrecha lateralmente que en *Dinotoxodon*. El m3 de *A. boliviensis* se parece a los ejemplares adultos de Entre Ríos, pero el YPM (PU) 21965 se diferencia en la forma del pliegue ento-hipocónido que está reducido a una concavidad marcada. El m3 de *Pe. platignathus* (IGM 184367) (Madden, 1990: 115, fig. 4) presenta una concavidad

labial posterior como los adultos de *Dinotoxodon*, pero más marcada, incluso se distinguen por la forma del lóbulo del hipoconúlido que es más agudo en este ejemplar de *Pe. platignathus*. Sin embargo, el m3 del taxón colombiano (Madden, 1990: 120, E) presenta el pliegue ento-hipocónido cóncavo, en vez de agudo, y entrante en la corona como los de *Dinotoxodon*. El talónido del m3 joven de *Pe. platignathus* (Madden, 1990: 115, fig. 17-2, IGM 183268) es similar a MACN PV 13143 de *D. paranensis*, pero se distinguen por la presencia, en el primero, de una fosétida circular en el entocónido.

Los m1-m2 de *Toxodon platensis* (MACN PV 11077, MACN PV 14266. MLP 121191, MLP 121195) se distinguen de *Dinotoxodon paranensis* porque tienen más desarrollada la columna del paracónido, el ángulo posterolabial es más marcado y la pared posterior del diente es plana. Los m3 se diferencian porque la región del hipoconúlido es más corta anteroposteriormente.

Stenotephanos Ameghino 1886

Stenotephanos Ameghino 1886: 104; 1887: 416; 1889 (vol. 7): 98; (vol. 8): 437; 1894: 77; Scott 1912: 235; Cione *et al.* 2000: 221.

Stenotephanus Lydekker 1894: 24.

Toxodon (*non* Owen) Ameghino 1885: 72; 75; 1886: 91.

Xotodon Ameghino 1887: 415; Ameghino 1888: 474; 1889 (vol. 7): 88; 1894: 71; Moreno y Mercerat 1891: 32; Lydekker 1894: 21; Rovereto 1914: 49, 123; Frenguelli 1920: 37; Riggs y Patterson 1939: 154; Madden 1990: 279; 1997: 338.

Tomodus Ameghino 1886: 109; 1887: 417.

Eutomodus Ameghino 1889 (vol. 7): 87.

Palaeotoxodon? Cione *et al.* 2000: 221.

Especie tipo: *Toxodon? plicidens* Ameghino 1885.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío); Buenos Aires (Fm. Monte Hermoso); Catamarca (Fm. Andalhuala); Mendoza (Huayquerías de San Carlos).

Diagnos enmendada (a partir de Pascual *et al.* 1966, para *Xotodon*): cráneo alto y comprimido, con el paladar angosto y bastante excavado. Premolares superiores muy comprimidos dispuestos en serie cerrada; P1 semilunar, con la convexidad en la cara labial y la concavidad en la lingual, o al revés, ambas con una capa de esmalte; P2-P4 con la cara labial convexa o posterolateralmente cóncava, con o sin surco posterolingual. Molares superiores con el diámetro anteroposterior muy oblicuo respecto de la dirección de la serie molariforme y con el lóbulo lingual posterior más corto que el mismo en *Hemixotodon*; fajas perpendiculares sin esmalte muy angostas, M3 con o sin surco en el metalofo, con la cara lingual convexa y esmalte hasta casi su convergencia con la cara externa. Molares inferiores con el esmalte de la cara interna muy extendido anteriormente, con la columna de dentina anterointerna muy corta anteroposteriormente y muy prominente. Presentan cuatro columnas y dos surcos linguales como en *Dinotoxodon*, pero de conformación diferente.

Comentario: La mayoría de las especies entrerrianas atribuidas a xotodontinos fueron definidas a partir de dientes aislados o fragmentarios o incluso de ejemplares jóvenes. La revisión de las mismas (cinco especies) puso de manifiesto una sobreestimación taxonómica sin haber tenido en cuenta la variación ontogenética, por lo que ahora su número se reduce notablemente.

Stenotephanos plicidens (Ameghino 1885)

Láminas 21-22

Stenotephanos plicidens Ameghino 1886: 105; 1887: 417; 1889 (vol. 7): 98; 1889 (vol. 8): 437; Madden 1990: 204.

Toxodon? plicidens Ameghino 1885: 72.

Toxodon foricurvatus Ameghino 1885: 75, 1886: 85.

Toxodon parvulus Burmeister 1885: 172; 1891: 431, 435.

Toxodon virgatus Ameghino 1886: 91; 1887: 400; 1889 (vol. 7): 63; 1889: (vol. 8): 432.

Xotodon foricurvatus Ameghino 1887: 415; 1889 (vol. 7): 89; 1892: 461.

Xotodon doellojuradoi Frenguelli 1920a: 37.

Tomodus elautus Ameghino 1886: 109; 1887: 417.

Eutomodus elautus Ameghino 1889 (vol. 7): 87; 1889 (vol. 8): 437.

Palaeotoxodon? virgatus Cione *et al.* 2000: 221.

Holotipo de *Toxodon? plicidens*: se encuentra perdido, pero existen calcos del mismo: MLP M-193 y MACN A-1287, M3 izquierdo.

Holotipo de *Toxodon foricurvatus*: está perdido, pero se conserva el calco MLP M-192, fragmento mandibular derecho con m3 (individuo joven).

Holotipo de *Toxodon parvulus*: MACN PV 4627, fragmento mandibular derecho con m1-m3.

Holotipo de *Toxodon virgatus*: MAS PALEO-VERT 501, M1 izquierdo.

Holotipo de *Xotodon doellojuradoi*: MLP 52-X-6-21, fragmento mandibular derecho con m1-m3.

Holotipo de *Tomodus elautus*: está perdido, pero en el MACN se conserva un calco del mismo: MACN A-1545 que Ameghino (1886) reconoció como un incisivo inferior izquierdo. Según la presente revisión, se trata de un p1 ó p2.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis: Premolares superiores con dos bandas de esmalte y arqueados longitudinalmente. P1? semicircular, más grande que el de *Stenotephanos cristatus* y *Hemixotodon chasicoensis*. P2-P4 comprimidos lateralmente, con surco posterolingual presente. Región posterolabial sin esmalte y ligeramente convexa. P4 con surco posterolingual acentuado como en *H. chasicoensis*, pared externa cóncava y posterior recta como en *S. cristatus* y *H. chasicoensis*. M1-M2 con ectolofo cóncavo cubierto de esmalte excepto su borde posterior; borde anterolabial convexo, con pliegue suavemente marcado (ausente en *H. chasicoensis*). Protofofo sinuoso cubierto de esmalte excepto anteriormente. Protocono menos desarrollado que en *Dinotoxodon* y sin esmalte. Surco lingual anterior presente, metalofo cubierto de esmalte con un surco posterior similar a *S. cristatus* y apenas insinuado en *H. chasicoensis*. M3 con hipocono extendido posteriormente, con o sin surco en el metalofo; cuando presente, menos marcado que en *H. chasicoensis*. Región posterointerna sin esmalte. Los i1-i3 son de sección triangular. Los p1-p2 son elípticos, comprimidos lateralmente y rodeados de esmalte. Los p3 tienen el ectofléxido desplazado anteriormente y una suave concavidad posterior. Cara lingual cubierta de esmalte con surco anterior. Regiones anterolingual y posterolingual sin esmalte. Los m1-m2 son curvados hacia afuera, paracónido más estrecho y extendido lingualmente que en *Dinotoxodon*; metacónido cóncavo y más largo que el entocónido, ambos esmaltados; hipoconúlido esmaltado en la región anterior. Pliegue ento-hipocónido más abierto que en *Dinotoxodon* y cara externa esmaltada, con una suave concavidad posterior. Los m3 son más largos anteroposteriormente y presentan la concavidad labial a nivel del pliegue ento-hipocónido como en *Dinotoxodon*.

Comentarios: en el año 1885 Ameghino creó, en base a un molar superior aislado (M3) procedente de las barrancas del Paraná, una especie que asignó con dudas al género *Toxodon*: *T? plicidens*. En ese mismo trabajo, pero unas páginas después, fundó la especie *T. foricurvatus* a partir de un molar inferior (m3). El mismo año, Burmeister (1885) creó la nueva denominación *T. parvulus* para sustituir a *T. foricurvatus*, por considerarla una “denominación extraña que atenta contra las leyes de la buena latinidad”. Lo cierto es que con dicho epíteto específico, Ameghino solamente quiso indicar la característica que presentaba la corona del molar inferior de estar curvada hacia afuera, es decir con la convexidad lingual, cuando lo común entre los toxodontes es la convexidad labial. La propuesta de Burmeister no prosperó y el mismo Ameghino lo consideró sinónimo de *T. foricurvatus* que tenía prioridad. En 1886, Ameghino publicó otro trabajo sobre los restos de mamíferos fósiles procedentes de Entre Ríos y fundó una tercera especie de *Toxodon*: *T. virgatus*, a partir de un molar superior (M1), a la que incorporó nuevos restos posteriormente (Ameghino 1887, 1889); dicha especie aparece incluida con dudas en el género *Palaeotoxodon* en la lista faunística de Cione *et al.* (2000) para la Fm. Ituzaingó.

En la misma contribución de 1886, Ameghino también creó el género *Stenotephanos*, basándose en la especie *T? plicidens*, diferenciándolo de los otros toxodontes por la cara externa del M3 marcadamente excavada en sentido longitudinal y la disposición distinta de las bandas de esmalte. Además, en este mismo trabajo (Ameghino, 1886), a partir de un incisivo inferior, erigió la especie *Tomodus elautus* dentro de los “Typotheridea”. El género *Tomodus* había sido utilizado para un género de peces (Trantschold 1879), por lo que Ameghino (1889: 86) lo renombró como *Eutomodus*, ubicándolo entre los Xotodontidae.

En 1887, Ameghino creó el género *Xotodon* para la especie *T. foricurvatus*, diferenciándolo de *Toxodon* por la curvatura de la corona hacia afuera, con la que había caracterizado previamente a la especie (Ameghino, 1885).

Dentro del género *Xotodon*, se incluyeron otras especies procedentes de diferentes regiones geográficas: *X. prominens* Ameghino 1888 y *X. ambrosseti* Rovereto 1914 de Monte Hermoso (Buenos Aires); *X. cristatus* Moreno y Mercerat

1891 de Catamarca (= *X. catarmarcensis* Lydekker 1894); *X. major* Rovereto 1914 de las Huayquerías de San Carlos, Mendoza; y *Xotodon smaltatus* Kraglievich 1932, procedente de Uruguay. Cabe aclarar que los ejemplares tipo de *X. major* (MACN PV 8578) y *X. ambrosseti* (MACN PV 7965) no han sido localizados, aunque en el caso de *X. major* se cuenta con datos cedidos gentilmente por la Dra. E. Cerdeño.

En 1920, Frenguelli creó a *X. doellojuradi* [sic], a partir de un fragmento de mandíbula derecha con m1-m3 procedente de las barrancas del Paraná. Este ejemplar presenta marcadas similitudes morfológicas y métricas con *T. parvulus* (Burmeister 1885) y con el ejemplar de *Stenotephanos plicidens* ilustrado por Ameghino (1889, lám. 78, fig. 6).

En resumen, a la hora de encarar la revisión de los toxodontes de Entre Ríos, había cinco especies de “Xotodontinae” registradas en la Fm. Ituzaingó: *Stenotephanos plicidens*, *Xotodon foricurvatus*, *X. doellojuradoi*, *Toxodon virgatus* (*Palaeotoxodon? virgatus*) y *Eutomodus elautus*.

Material referido

Dentición superior: Premolares: MACN PV 3305, P1? izquierdo; MAS PALEO-VERT 500 (MACN A-580?), P2 izquierdo; MACN A-1546a, P2 derecho; MAS PALEO-VERT 487 (MACN A-579?) P3 izquierdo; MLP 52-X-1-33, P3 izquierdo; MAS PALEO-VERT 499, P3 izquierdo; MLP 41-XII-13-27, P4 derecho; MACN PV 2554, P4 derecho; MACN PV 2556, P4 derecho. Molares aislados: M1: holotipo de *T. virgatus*: MAS PALEO-VERT 501, izquierdo; MAS PALEO-VERT 503, derecho; MACN PV 3232, izquierdo; MACN PV 3814, fragmento izquierdo. M2: MACN PV 2553, izquierdo; MACN PV 2558, izquierdo; MACN PV 3302a, derecho; MACN PV 13343a, derecho; MACN PV 3304, derecho; MACN PV 13338, izquierdo; MACN PV 9186, izquierdo; MACN PV 9187, izquierdo. M3: CPK TV2, derecho; MACN PV 4035, derecho; MAS PALEO-VERT 462, derecho; MAS PALEO-VERT 459 (MACN A-742), fragmento de maxilar izquierdo con M1-M3 (ejemplar muy joven); MACN PV 13336, fragmento de maxilar derecho con M1-M3.

Dentición inferior: incisivos: MAS PALEO-VERT 491 (calco MLP M-203 y MACN A-1440), i1 izquierdo; MAS PALEO-VERT 443 (calco MACN A-1562), i2; MAS PALEO-VERT 444 (calco MACN A-1563), i3. Premolares: MACN A-1545, p1 ó p2 (calco del holotipo de *T. elautus*); MLP 41-XII-13-33, p3? derecho. MAS PALEO-VERT 449, fragmento mandibular izquierdo con m2-m3; MLP 52-X-6-21 (holotipo de *X. doellojuradoi*), fragmento mandibular derecho con m1-m3; MACN PV 4627 (holotipo de *T. parvulus*), fragmento mandibular derecho con m1-m3; MACN PV 3767, fragmento mandibular derecho con m1-m3. Molares aislados: MACN PV 2422, m1 izquierdo; MACN PV 4615, m1 derecho; MACN PV 3810, m1 izquierdo; calco MLP M-200 (calcos MACN A-1441 y 1456), m2 izquierdo; MLP M-202, fragmento molar inferior derecho; MACN PV 13137, m2 izquierdo; MACN PV 4606, m2 izquierdo; MLP M-192 (calco del holotipo de *T. foricurvatus*), m3 joven derecho en fragmento mandibular.

Descripción

Dentición superior.

La serie de premolares presenta una morfología similar, pero manifiestan diferencias de tamaño. El P1? (MACN PV 3305) es un diente pequeño, arqueado y de sección semicircular. Los P2-P4 aumentan de tamaño gradualmente (tabla 8.2.6.3), son comprimidos lateralmente y presentan una curvatura longitudinal menos marcada. Todos presentan dos bandas de esmalte. Una de ellas cubre casi todo el ectolofio, comienza en la mitad anterior del diente y termina antes de llegar al borde posterior. La otra, ubicada en la región lingual, comienza a 4 mm del borde anterior (dejando una franja sin esmalte) y finaliza 1 mm después de tapizar un suave surco lingual posterior (presente en todos los ejemplares). El ejemplar MAS PALEO-VERT 499 es más ancho que MACN A-1546a, pero ambos presentan una concavidad labial que se acentúa en MLP 41-XII-13-27, MACN PV 2554 y MACN PV 2556. Los dos últimos tienen el surco lingual posterior más marcado y la región del hipocono más extendida posteriormente. La superficie de contacto de los P4 con el M1 tiende a ser más bien recta.

El conjunto de ejemplares de molares superiores de “xotodontinos” presenta diferencias de tamaños que se pueden atribuir a distintos estadios ontogenéticos (Madden 1990: 198). Algunos M1 presentan más corta la región del paracono y el protofofo, resultando relativamente más cortos (MAS PALEO-VERT 503, MAS PALEO-VERT 459, MACN PV 3814); algo similar ocurre entre los M2 y M3 (MACN PV 2553, MACN PV 2558, MACN PV 3302a, MACN PV 13343a, MACN PV 3304, MACN PV 13338, CPK TV2, MACN PV 4035, MAS PALEO-VERT 459).

Los M1-M2 tienen el ectofofo cóncavo, con un pliegue desplazado anteriormente y cubierto casi completamente de esmalte, quedando una faja descubierta en su borde posterior. Una faja sin esmalte de alrededor de 3 mm se ubica en la región anterolabial. Desde aquí, una capa de esmalte cubre todo el protofofo sinuoso hasta la base de la región del protocono. El protocono no está tan desarrollado como en *Dinotoxodon*, pero también está desprovisto de esmalte. Inmediatamente posterior al protocono, se encuentra el surco anterior cuyo esmalte continúa posteriormente cubriendo el metalofo que presenta un surco posterior suave, más desarrollado en MAS PALEO-VERT 503 y MACN PV 13336. El ejemplar MAS PALEO-VERT 501 no presenta el surco posterior. La región posterior de los M1-M2 presenta una faja sin esmalte más ancha que la interna anterior (alrededor de 10 mm). Los ejemplares de tamaño mayor (MAS PALEO-VERT 501, MACN PV 3232, MACN PV 9186-87 y MACN PV 13336), además de presentar el protofofo más alargado, son más comprimidos bucolingualmente y presentan dos pliegues en el protofofo, cerca de la columna lingual, más marcados que en el resto de los ejemplares.

Los M3 se diferencian de los M1-M2 en que la región del hipocono se extiende posteriormente. El ejemplar CPK TV2 presenta la faja lingual anterior no esmaltada más delgada que el resto. La región lingual posterior de todos los ejemplares no está cubierta de esmalte, esta faja es la más ancha de las tres regiones no esmaltadas.

El metalofo de MACN A-1287 (“*T.*” *plicidens*) y de MACN PV 4035 presenta un surco marcado que también se observa en MACN PV 13336, aunque en este

último caso está seguido de una pequeña convexidad (lámina 21). El ejemplar MAS PALEO-VERT 462 carece del surco posterior en el metalofo.

Entre los restos superiores más completos, los fragmentos MAS PALEO-VERT 459 y MACN PV 13336 conservan la serie M1-M3 en un fragmento de maxilar. Ambos presentan las porciones superior e inferior de los dientes libres, por lo que se los puede analizar por ambos lados. MAS PALEO-VERT 459 es más joven dado que las regiones anterior y posterior de los dientes no alcanzaron su total desarrollo como en MACN PV 13336 o MAS PALEO-VERT 462, siendo la longitud anteroposterior de la región oclusal más corta que la opuesta (tabla 8.2.6.3). Una condición similar se aprecia en MACN PV 4035. MACN PV 13336 es un ejemplar adulto. La diferencia de tamaño con MAS PALEO-VERT 459 se debe al alargamiento de la región del paracono en los M1-M2 y del hipocono en el M3. El M3 en vista oclusal es diferente al de aquél ya que el metalofo presenta un surco y una convexidad que aparecen levemente insinuados en MAS PALEO-VERT 459 si se lo aprecia por el lado opuesto.

Dentición inferior.

Los tres incisivos inferiores son de sección triangular.

El i1 MAS PALEO-VERT 491 presenta las caras de tamaños diferentes: la lingual es la más ancha y levemente cóncava, luego sigue la labial y finalmente la mesial (tabla 8.2.6.4). Una capa de esmalte cubre la superficie labial, extendiéndose alrededor de 5 mm en la cara mesial.

Los incisivos inferiores 2 y 3 (MAS PALEO-VERT 443 y MAS PALEO-VERT 444) son más comprimidos bucolingualmente que el i1. En ambos, la cara lingual presenta una concavidad marcada sin esmalte que en el i3 (MAS PALEO-VERT 444) está desplazada mesialmente. La cara labial está completamente cubierta de una capa de esmalte (deteriorada en MAS PALEO-VERT 443) que se extiende hasta la mitad de la mesial. En el i3 el ángulo entre la cara labial y la mesial es más destacado que en el i2.

El p1 ó p2 (MACN A-1545, calco del holotipo de *T. elautus*) es de sección transversal elíptica, comprimido bucolingualmente y rodeado de esmalte.

El p3? (MLP 41-XII-13-33) es similar a MACN A-1545 pero la curvatura longitudinal es más marcada. La cara labial está cubierta de esmalte, el ectofléxido desplazado anteriormente y presenta una suave concavidad posterior. La cara lingual esmaltada presenta un surco anterior. Las regiones anterior y posterior están desprovistas de esmalte.

Las ramas mandibulares conservadas (MLP 52-X-6-21, MACN PV 4627 y MACN PV 3767) son altas, aumentan de tamaño sensiblemente hacia delante como en *S. ambrosettii*, *S. cristatus* y *S. major*; son comprimidas lateralmente y con el borde inferior estrecho. La cara externa es más convexa que la interna y en MLP 52-X-6-21 y MACN PV 3767 se aprecia un foramen nutricio ubicado por debajo de la parte media del m3, aproximadamente a 2 cm del borde inferior de la rama horizontal. Las ramas ascendentes conservadas (MLP M-192, MLP 52-X-6-21 y MACN PV 3767) forman con el borde alveolar de la mandíbula un ángulo ligeramente obtuso.

Los m1-m2 son de tamaño menor que *Dinotoxodon* (tabla 8.2.6.4) y presentan la corona con la convexidad lingual, mientras que aquéllos son rectos o ligeramente curvados hacia adentro. En la cara lingual, el pliegue ento-hipocónido es más abierto que el anterior. El paracónido es más corto que en *Dinotoxodon* y no está tapizado de esmalte. El metacónido presenta una suave concavidad central y está cubierto por una franja ancha de esmalte. El entocónido e hipoconúlido son convexos y apenas más anchos lateralmente que el paracónido. El entocónido está revestido totalmente por esmalte y el hipoconúlido sólo en su región anterior, quedando una faja lingual posterior sin esmalte. La cara labial está completamente cubierta por una capa de esmalte. El ectofléxido está menos marcado que en *Dinotoxodon*. El talónido presenta una suave concavidad labial a la altura del pliegue ento-hipocónido.

Los ejemplares MACN PV 4606 y MACN PV 13137 presentan algunas diferencias respecto al resto. El primero no presenta un pliegue meta-entocónido marcado, sino una concavidad suave. Además, el pliegue ento-hipocónido tampoco aparece desarrollado como en el resto de los ejemplares, aunque sí más marcado que el meta-entocónido. MACN PV 13137 presenta la columna del

entocónido más estrecha y larga respecto que el resto de los ejemplares. No obstante, por la forma del paracónido, la concavidad externa frente al pliegue ento-hipocónido y la curvatura longitudinal, es posible incluirlos en *Stenotephanos* atribuyendo las diferencias a una variación individual.

Los m1-m2 de MACN PV 3767 tienen el borde labial posterior del diente más agudo (fundamentalmente en el m1) semejándose a los de *S. major*. Sin embargo, el ancho del entocónido supera el del metacónido, siendo que en *S. major* eso no sucede. Una característica similar presenta MACN PV 4627, pero no tan marcada.

El m2 de MLP 52-X-6-21 y el de MACN PV 4627 presentan más expandida lingualmente la región del hipoconúlido.

Los m3 de ejemplares adultos manifiestan la conformación de los m1-m2 hasta la mitad del diente, pero con el talónido extendido posteriormente. Como en los m3 de *Dinotoxodon*, presentan en el lado externo una suave concavidad a la altura del pliegue ento-hipocónido. El esmalte labial comienza a mediados de la pared anterior del diente y culmina en el borde posterior. El esmalte lingual comienza en la base posterior del paracónido y se extiende hasta pasada la mitad del hipoconúlido. El m3 de MACN PV 3767 es más largo que los de MLP 52-X-6-21, MACN PV 4627 y MAS PALEO-VERT 449 (tabla 8.2.6.4), el metacónido es más largo y el entocónido más estrecho.

El m3 joven (MLP M-192, calco del holotipo de *T. foricurvatus*) es un diente pequeño y diferente respecto de los ejemplares adultos. Dado que la mandíbula en la que está implantado está rota, se puede ver que la superficie oclusal es bastante más corta que la opuesta. El diente está arqueado hacia atrás y presenta la típica curvatura externa. La cara labial está tapizada de esmalte y presenta un ectoflécido profundo. Si bien en el calco no se puede determinar con exactitud, según Ameghino (1885: 75, 1886: 86), el paracónido no está tapizado de esmalte y tampoco se aprecia la expansión lingual porque el calco es imperfecto en este sector. El metacónido es plano y está separado del paracónido por un surco poco pronunciado (Ameghino 1886: 86). El entocónido es convexo y más largo que el metacónido (a diferencia de los adultos donde tienen casi la misma longitud). Este

diente se diferencia de los ejemplares adultos porque los pliegues linguales son menos pronunciados, la región posterior desde el pliegue ento-hipocónido es corta y comprimida y porque no presenta la concavidad labial frente a este pliegue.

Discusión

Entre los molares superiores, el holotipo de *Toxodon virgatus* Ameghino 1886 (M1, MAS PALEO-VERT 501, *Palaeotoxodon? virgatus* en Cione *et al.* 2000: tab. 1) se puede reunir en una misma entidad taxonómica con el M3 (MLP M-193) de *Stenotephanos plicidens* (Ameghino 1885) en virtud del parecido morfológico y métrico y tras la comparación con ejemplares de xotodontinos más completos (ej: *S. cristatus* y *Hemixotodon chasicoensis*).

El premolar inferior [MACN A-1545, calcotipo de *Eutomodus elautus* (Ameghino 1886)] presenta una conformación general similar al de las otras especies reconocidas para el género *Xotodon* y por una correlación de tamaños se agrupa en un mismo taxón junto al resto de las piezas.

El m3 joven MLP M-192 [calcotipo de *Xotodon foricurvatus* (Ameghino 1885)] presenta la curvatura externa típica presente también en los ejemplares adultos MACN PV 4627 (holotipo de *Toxodon parvulus* Burmeister 1885, posiblemente ilustrado por Ameghino (1889) como *Stenotephanos plicidens*) y en el holotipo de *X. doellojuradoi* Frenguelli 1920. Además, comparten con las especies tradicionales de “*Xotodon*” otra característica fundamental como el paracónido corto y extendido lingualmente.

En vista de que la especie tipo del género *Xotodon* Ameghino 1887 (*X. foricurvatus*) se sinonimiza en esta Tesis con *S. plicidens*, especie tipo de *Stenotephanos* Ameghino 1886, ambos nombres genéricos entran en sinonimia, permaneciendo *Stenotephanos* como género válido por prioridad de año. En consecuencia, las especies válidas de *Xotodon* pasan a *Stenotephanos*.

En este sentido, *S. plicidens* se compara con *S. cristatus* (MLP 12-1672) de Catamarca, *S. prominens* (MACN PV 7708) y *S. ambrosseti* (MACN PV 7965) de Monte Hermoso (Buenos Aires), *S. major* (MACN PV 8578) de Mendoza y *Hemixotodon chasicoensis* (MLP 12-2179) de Fm. Arroyo Chasicó (Buenos Aires).

Finalmente, se brindan algunas características diferenciales con *Hyperoxotodon speciosus* (Ameghino 1887) de Santa Cruz.

El P1? de *S. plicidens* es semicircular y más grande que el de *S. cristatus* que es elíptico e incluso más grande que el de *H. chasicoensis* que es circular (tablas 8.2.6.3 y 8.2.6.10). Los P2 de *S. plicidens* tienen expandida anteriormente la región del paracono en forma de reborde agudo, ausente en *S. cristatus*, y la pared externa difiere, porque en éste es convexa. Los P2 de *H. chasicoensis*, por su parte, se diferencian por la presencia de un surco profundo de esmalte labial en su tercio anterior (Pascual, 1966; obs. pers.). Los P3 de *S. plicidens* son relativamente más anchos que en *S. cristatus* y el de *H. chasicoensis* es más circular (por lo tanto más corto y más ancho) (tabla 8.2.6.10). Los P4 de *S. plicidens* son más cortos y anchos (salvo MLP 41-XII-13-27 que es más estrecho) que en *S. cristatus* pero más largos y de anchura similar a los de *H. chasicoensis* (tabla 8.2.6.10). En *S. plicidens* y *S. cristatus* se acentúa el surco lingual posterior que anticipa el pliegue lingual que forma el protocono en los molares.

La diferenciación entre ejemplares jóvenes y adultos se basó en la comparación con los ejemplares figurados por Madden (1990: 185) de *Stenotephanos* sp. (FMNH 14357, juvenil con la serie DP4-M3) y *S. cristatus* (MLP 12-1672, adulto, serie P1-M3 izquierdos). Los ejemplares adultos procedentes de Entre Ríos conservan una inflexión en el metalofo, contrariamente a lo establecido por (Madden, 1990: 198).

Los M1 de *S. plicidens* difieren de *H. chasicoensis*, ya que en ésta el protolofo es más sinuoso, falta el pliegue anterolabial, el hipocono está más extendido posteriormente y el surco posterior está apenas insinuado.

Ameghino (1886: 92) destacó para el M1 de *T. virgatus* (MAS PALEO-VERT 501), como una característica particular de esta especie, que en el ectolofo está presente un pequeño surco medio de 1 mm de ancho. Cabe aclarar que dicho surco solamente está presente en el ejemplar tipo de la especie, pero no en el resto de los ejemplares, por lo que se lo considera un carácter individual.

Los M2 de *S. plicidens* se diferencian de los de *S. cristatus* y *H. chasicoensis* por la presencia de un pliegue anterolabial. Incluso, el protolofa de *S. plicidens* es menos cóncavo que el de *H. chasicoensis*.

Los M3 son los dientes que mayores diferencias presentan. Los de *S. plicidens* son menores que los de *S. cristatus* y éstos respecto a los de *H. chasicoensis* (tablas 8.2.6.3 y 8.2.6.10). El ejemplar MLP M-193 (calco del tipo de *T. plicidens*) presenta el ectolofa más cóncavo que el de *S. cristatus* y *H. chasicoensis*. Además, el metalofa de MLP M-193 y MACN PV 13336 presenta un surco posterior, ausente en *S. cristatus* (y MAS PALEO-VERT 462), y más desarrollado en *H. chasicoensis*. El M3 de *H. chasicoensis* es similar a MACN PV 13336 pero presenta un surco anterior a la columna del protocono ausente en el ejemplar de Entre Ríos y en *S. cristatus*.

El ejemplar MAS PALEO-VERT difiere de *S. cristatus* por la forma del protolofa, porque la región del hipocono es más ancha y por el pliegue labial anterior. Finalmente, comparte la forma del protolofa con *H. chasicoensis* pero se distingue porque el metalofa es más ancho y sin surco.

Los incisivos inferiores son similares a los de *S. prominens* y carecen de la estrecha banda lingual de esmalte presente en el i2 de *S. smaltatus* (ver Kraglievich, 1940d).

El p1 ó p2 MACN A-1545 (calco del holotipo de *T. elautus*) es más ancho que los p1 de *S. major* y *S. prominens* y carece de la concavidad lingual presente en ellos y en *S. cristatus*.

El p3? MLP 41-XII-13-33 difiere de *S. major* porque presenta un surco labial en lugar de dos suaves concavidades y de *S. prominens* por la ausencia de una suave concavidad lingual; se asemeja al p2 de *S. ambrosettii* (Rovereto 1914: lám. 21) porque está arqueado anteroposteriormente formando una convexidad en la cara anterior y una concavidad en la posterior.

En las ramas mandibulares MLP M-192, MLP 52-X-6-21 y MACN PV 3767 el ángulo entre la base de la rama ascendente y el borde alveolar es más obtuso

que en *S. ambrosettii* (Rovereto 1914, lám. 21, fig. 1), *S. cristatus* o *S. major*. Como en ellos, aumentan sensiblemente de tamaño de atrás hacia adelante.

Los m1 son más cortos que los de *S. cristatus* (tablas 8.2.6.4 y 8.2.6.10). MACN PV 4627 es similar a *S. prominens* pero el ectofléxido es más profundo, el pliegue ento-hipocónido es más abierto y el hipoconúlido está extendido lingualmente.

Los m2 MACN PV 4627, MLP 52-X-6-21 y MAS PALEO-VERT 449 son parecidos a *S. prominens* pero presentan la región del hipoconúlido más desarrollada.

El m3 joven MLP M-192 es similar al de *Dinotoxodon paranensis* (MACN PV 13143) aunque presenta diferencias que justifican su separación: es menor en tamaño (tabla 8.2.6.4), está curvado hacia afuera, los pliegues linguales están menos desarrollados y carece de la concavidad externa frente al pliegue ento-hipocónido.

Los m3 adultos de *Stenotephanos* se parecen a *S. prominens* porque el pliegue ento-hipocónido penetra en la dentina en ángulo agudo. El m3 de *S. major* se asemeja al de *S. cristatus* por presentar en su lugar una concavidad marcada.

El m3 de MACN PV 3767 presenta el metacónido más desarrollado por lo que el pliegue meta-entocónido es más largo. Esta característica no se presenta en ninguna de las especies de *Stenotephanos*, incluso en la de Entre Ríos.

Madden (1990: 204) indicó que *Stenotephanos plicidens* estaba relacionado con *Hyperoxotodon speciosus* (Ameghino, 1887) de Santa Cruz como ya lo había reconocido Ameghino (1887). La revisión del material de Entre Ríos permite establecer en detalle las diferencias y semejanzas entre estos dos taxones. Los ejemplares de *H. speciosus* revisados (holotipo MLP 12-59, MLP 55-XII-13-37, MACN A-1652 y MACN A-1653) son de tamaño menor (tabla 8.2.6.10). En los M1-M2, el hipocono no está extendido posteriormente como en *Stenotephanos*, el metalofo carece de surco posterior y no presentan la concavidad del ectolofo. Los M3 comparten con *S. plicidens* la concavidad del ectolofo pero tienen el surco posterior más desarrollado. Los m1-m2 de *H. speciosus* se distinguen porque presentan fosétidas accesorias a nivel del entocónido, el pliegue ento-hipocónido

más amplio, el entocónido más agudo lingualmente y la pared labial más redondeada.

Haplodontherium Ameghino 1885

Haplodontherium Ameghino 1885: 79; 1886: 97; 1887: 402; 1889 (vol 7): 71; 1889 (vol 8): 434; 1892: 461; 1894: 63.

Toxodontherium Ameghino 1883b (*partim*): 277; 1886 (*partim*): 93; 1887: 402; 1889 (vol. 7): 68; 1889 (vol. 8): 433.

Toxodon (*partim*) Burmeister 1891: 428.

Pachynodon (*partim*) Burmeister 1891: 433.

Toxodontotherium (*partim*) Lydekker 1894: 17.

Eutrigonodon (*non* Ameghino) Mercerat (*partim*) 1895b: 260.

Especie tipo: *Haplodontherium wildei* Ameghino 1885.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis: I1 curvos, de sección triangular y corona gastada transversalmente. Caras labial y lingual con una concavidad medial ancha como en *Paratrigodon* y *Ocnerotherium*. I2 más grandes que los de *T. compressum*. I3 elíptico-cilíndrico, similar al canino en grosor pero más largo. Canino de sección romboidal. P1-P4 elípticos, arqueados, sin raíces, con o sin surco anterolabial, con dos fajas longitudinales de esmalte, sin columna del protocono. P3-P4 con surco lingual posterior sin esmalte. M1-M2 con el ectolofa convexo, continuo; protolofa suavemente cóncavo, paracono aguzado, surco posterior en el metalofa insinuado e hipocono corto y agudo. M3 sin surco posterior en el metalofa; ectolofa con tres estilos y dos concavidades. Los incisivos, canino y premolares inferiores son

desconocidos. Molares inferiores con un solo pliegue lingual posterior (entohipocónido) como *Trigodon*.

Haplodontherium wildei Ameghino 1885

Láminas 23-25

Haplodontherium wildei Ameghino 1885: 79; 1886: 97; 1887: 403; 1889 (vol 7): 71; 1889 (vol 8): 434-435; 1892: 463; 1894: 65.

Haplodontherium limum Ameghino 1886: 102; 1887: 404; 1889 (vol 7): 76; 1892: 463; 1894: 65.

Toxodontherium compressum (partim) Ameghino 1883b: 277; 1885: 77; 1886: 94-96; 1887: 402; 1889 (vol. 7): 68-70; 1889 (vol. 8): 433 (lám. 17, figs. 2 y 2a; lám. 96, fig. 3: M2-M3).

Toxodontherium reverendum (partim) Ameghino 1889 (vol 8): 434.

Toxodontotherium compressum (partim) Lydekker 1894: 17.

Toxodon paranensis (partim) Burmeister 1891: 428.

Pachynodon modicus (partim) Burmeister 1891: 434; Mercerat 1895b: 264.

Pachynodon reverendum Mercerat 1895a: 214, fig. 10; 1895b: 297.

Eutrigonodon wildei Mercerat 1895a: 213, fig. 8; 1895b: 264.

Holotipo de *Haplodontherium wildei*: está perdido, pero se conserva el calco MACN A-1284, P4 derecho aislado.

Holotipo de *H. limum*: MAS PALEO-VERT 426, fragmento de maxilar izquierdo con P2-P4

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis: igual que la del género por monotipia.

Material referido:

Dentición superior: Incisivos 1: MAS PALEO-VERT 488; MAS PALEO-VERT 522; MACN PV 3702. Incisivos 2: MAS PALEO-VERT 469 (MACN A-590), MAS PALEO-VERT 492, MAS PALEO-VERT 525, MACN PV 4137. Incisivos 3: ?. Caninos?: MAS PALEO-VERT 468; MACN PV 3315; MACN PV 3331; MACN PV 3939; MACN PV 4616; MACN PV 13151; MLP 41-XII-3-30. Premolares: P1: MAS PALEO-VERT 471 (MLP M-205); MAS PALEO-VERT 476 (MLP M-206); MACN PV 4003; MACN PV 4601; MACN PV 13139; MLP 58-IX-3-97. P2: MAS PALEO-VERT 475 (MLP M-204); MACN PV 3310; MACN PV 3318; MACN PV 3945; MACN PV 3950; MACN PV 13147. P3: MAS PALEO-VERT 427 (MLP M-195 y MACN A- 1283); MACN PV 2559; MACN PV 3312; MACN PV 4038; MACN PV 13146; MLP 58-IX-3-94. P4: MACN A- 1284; MAS PALEO-VERT 509; MACN PV 3966; MACN PV 3967; MACN PV 3226; MACN PV 3319, MACN PV 8925; MAS PALEO-VERT 426, fragmento de maxilar izquierdo con P2-P4 (holotipo de *H. limum*). M1-M2: MAS PALEO-VERT 451 (fragmento de maxilar con talón de P4-M1); MACN PV 3983; MLP 52-X-6-23; MACN PV 4605; MAS PALEO-VERT 450; MAS PALEO-VERT 527; MACN PV 3268; MLP 58-IX-3-100 (fragmento), MACN PV 3982 (calcos MACN A-1274, MLP M- 138); MAS PALEO-VERT 517; MAS PALEO-VERT 477 (fragmento); MACN PV 3293; MLP 58-IX-3-30; MLP 58-IX-3-106. M3: MAS PALEO-VERT 473 (MLP M-184, MACN A-1568); MAS PALEO-VERT 474; MACN PV 13340; MAS PALEO-VERT 465; MACN PV 3309; MLP 41-XII-13-5; MLP 58-IX-3-98; MLP 58-IX-3-99.

Dentición inferior: p2?: MAS PALEO-VERT 524. MAS PALEO-VERT 514, fragmento mandibular derecho con m2-m3; MAS PALEO-VERT 515, fragmento mandibular izquierdo con m1-m2; MAS PALEO-VERT 512; fragmento mandibular derecho con m1-m3. Molares aislados: m1 ó m2: MAS PALEO-VERT 528; MAS PALEO-VERT 458; MAS PALEO-VERT 429 (fragmento); MAS PALEO-VERT 523; CICYTTP-PV-M-1-259; MACN PV 3818; MACN PV 4625; MACN PV 4626; MACN

PV 4716; MACN PV 13144; MLP 58-IX-3-102; MLP 58-IX-3-103; MLP 58-IX-3-104.
Los m3 aislados son: MACN PV 3334 y MACN PV 3815.

Descripción.

Dentición superior.

Los I1 son dientes curvos con la superficie oclusal gastada transversalmente. Son de sección triangular con la cara mesial más corta. La cara labial está cubierta de una capa de esmalte que gira sobre la esquina mesial y tapizan casi toda esa cara quedando al descubierto una estrecha faja posterior. La cara lingual no tiene esmalte y se une a la labial distalmente en ángulo agudo. Las caras labial y lingual presentan una concavidad ancha en el medio. MAS PALEO-VERT 488 es mayor en la base que en la cara oclusal (tabla 8.2.6.5).

Los I2 son más grandes que los I1, de sección triangular y ángulos redondeados. La cara labial, plana (MAS PALEO-VERT 469) o suavemente convexa (MAS PALEO-VERT 492, MAS PALEO-VERT 525, MACN PV 4137), está cubierta de esmalte, excepto una pequeña faja sobre el borde distal, donde se observa una columna redondeada; el esmalte continúa y cubre casi toda la cara mesial dejando al descubierto una pequeña franja posterior. La cara lingual es convexa y sin esmalte.

Incisivo 3?: de la revisión de los ejemplares procedentes de Entre Ríos ninguno responde a las características apuntadas por Ameghino (1889, vol. 8: 435-436), por lo que la presencia del I3 en *Haplodontherium* se mantiene con ciertas dudas. El ejemplar que ilustra Ameghino (1889: lám. 96, fig. 5) se trata de un diente elíptico-cilíndrico, de tamaño similar al canino (20 mm x 17 mm), con dos bandas longitudinales de esmalte, pero más largo.

La mayoría de los caninos son de sección romboidal con ángulos suavemente redondeados. Los ejemplares MACN PV 3315 y MACN PV 3939 son circulares, algo comprimido lateralmente el primero y más pequeño el segundo (tabla 8.2.6.5). Todos son arqueados, de base abierta y profunda y con dos fajas de esmalte; una cubre la mitad labial anterior y continúa por el vértice hasta la cara

lingual; la otra, más delgada, cubre el centro de la cara lingual y está separada de la anterior por espacio de 4 mm. MACN PV 3939 sólo tiene una faja de esmalte que cubre la región anterior y labial. Los ejemplares MLP 41-XII-3-30 y MACN PV 3331 presentan ligeramente deprimida la región externa esmaltada.

La disposición de las bandas de esmalte de los premolares es igual que en los caninos y aumentan de tamaño gradualmente.

Los P1 son similares a los caninos pero de tamaño mayor (tabla 8.2.6.5). En MAS PALEO-VERT 471 la cara oclusal está gastada a bisel y presenta un diámetro anteroposterior mayor que en la base. El ejemplar MAS PALEO-VERT 476 es más comprimido lateralmente (tabla 8.2.6.5). MACN PV 4003 y MAS PALEO-VERT 471 presentan una concavidad sobre el lado externo sin esmalte. MACN PV 13139 y MLP 58-IX-3-97 son circulares pero el ejemplar del MLP presenta la región anterior más aguda que el del MACN. MACN PV 4601 presenta en la región lingual posterior un surco sin esmalte que también se observa en algunos P2.

Los P2 son menos curvados que los P1 y más elípticos. Los ejemplares MAS PALEO-VERT 426, MAS PALEO-VERT 475, MACN PV 3945, MACN PV 3318 y MACN PV 3950 presentan en el extremo anterior de la cara labial una ligera depresión y en la región lingual posterior otro surco sin esmalte (éste no se distingue en MAS PALEO-VERT 426 por estar implantado en el fragmento de maxilar, ni en MACN PV 3318 porque está deteriorado). Los ejemplares MACN PV 3310 y MACN PV 3318 son más aovados que los anteriores.

Los P3 son arqueados, elípticos y más angostos en su parte anterior que en la posterior. La superficie oclusal de MAS PALEO-VERT 427 y MAS PALEO-VERT 426 presenta sobre el lado lingual posterior dos marcas profundas de contacto con el p3. Los ejemplares MAS PALEO-VERT 426, MACN PV 4038, MACN PV 13146 y MLP 58-IX-3-94 presentan un surco labial anterior (más marcado en MAS PALEO-VERT 426 y MLP 58-IX-3-94). Los ejemplares MAS PALEO-VERT 427, MACN PV 2559, MACN PV 4038, MACN PV 13146 y MLP 58-IX-3-94 presentan un surco lingual posterior sin esmalte que se observa en la mayoría de los P4.

Los P4 presentan la cara lingual deprimida en su región anterior y más convexa en la posterior; tienen una franja de esmalte medial pero carecen del surco de esmalte que se interna en la corona y que está presente en *Dinotoxodon*. Algunos ejemplares presentan el surco labial anterior (MACN PV 3966, MACN PV 3967) y otros carecen de él (MACN A- 1284, MAS PALEO-VERT 509, MAS PALEO-VERT 426, MACN PV 3226, MACN PV 3319, MACN PV 8925).

Los M1-M2 son curvos, de crecimiento continuo, similares entre sí aunque los M1 menores en tamaño. Presentan el ectolofa regularmente convexo (pero MLP 52-X-6-23 tiene tres costillas suaves y MACN PV 3983 líneas finas transversales) y cubierto de una capa de esmalte que no llega al borde posterior. La región del paracono es aguda; una capa de esmalte tapiza el protolofa (levemente cóncavo) pero no llega a borde anterior dejando una estrecha franja sin esmalte. El protocono no tiene esmalte. El surco anterior es profundo. Una capa de esmalte tapiza el metalofa donde hay un surco posterior apenas marcado. El hipocono es corto y agudo.

MACN PV 3983 es un poco más globoso que los restantes y MAS PALEO-VERT 527 presenta profundas marcas de oclusión en la corona que no se aprecian en ningún otro espécimen.

Algunos ejemplares [MACN PV 3982; MAS PALEO-VERT 517 MAS PALEO-VERT 477 (fragmento); MACN PV 3293; MLP 58-IX-3-30; MLP 58-IX-3-106], si bien presentan una morfología general afín a la de los demás especímenes de *H. wildei*, también manifiestan algunas diferencias: el ectolofa tiene una suave depresión medial, el paracono es más romo, el protolofa sinuoso y el hipocono es comprimido y apenas está curvado lingualmente. No obstante, estas diferencias son sutiles como para establecer una diferenciación específica por lo que los incluye en este taxón.

El ejemplar MACN PV 3982 presenta importantes semejanzas morfológicas y métricas con aquél descrito por Ameghino (1885: 77) como *Toxodontherium compressum*, pero que luego (Ameghino 1889:434) reconoció como perteneciente a *T. reverendum*. Si bien presenta algunas diferencias con otros ejemplares de *H. wildei* (e. g. MAS PALEO-VERT 527), como la depresión en el ectolofa, las

semejanzas que manifiesta (gran tamaño, el protocono prominente, forma del surco anterior, presencia del surco posterior insinuado, etc.) justifican su inclusión en este taxón.

Los M3 son alargados y comprimidos. El ectolofa está completamente cubierto de esmalte y presenta tres estilos que forman dos depresiones. En algunos ejemplares (MAS PALEO-VERT 473, MAS PALEO-VERT 474, MACN PV 13340) estas depresiones aparecen menos destacadas que en otros (MAS PALEO-VERT 465; MACN PV 3309; MLP 41-XII-13-5; MLP 58-IX-3-98; MLP 58-IX-3-99). El protocono es similar a los M1-M2. El protocono es robusto y sin esmalte. El metalofa no tiene esmalte ni surco en la región posterior excepto MAS PALEO-VERT 465 que presenta un surco apenas marcado.

El ejemplar MAS PALEO-VERT 451 presenta, además del M1, el talón del P4 cuyas características son equivalentes a los P4 ya descritos. Este ejemplar se ajusta perfectamente con MAS PALEO-VERT 450 y éste con MAS PALEO-VERT 473. Además, la coloración, la textura de la superficie de los dientes y de los restos de maxilar conservados son similares, existiendo altas probabilidades de que correspondan al mismo individuo.

Dentición inferior

El p2? (MAS PALEO-VERT 524) es pequeño (tabla 8.2.6.6) y tiene deteriorada la regiones oclusal y basal. Una capa de esmalte comienza en la mitad anterior, cubre la cara labial y termina casi en la mitad posterior de diente. La cara labial presenta un ectofléxido marcado. La región del hipoconúlido es aguda. La cara lingual presenta una concavidad en cuyo fondo se dispone una capa de esmalte de 2 mm de ancho. Entre los Toxodontinae, los premolares de *Palyeidodon* (Madden, 1990: 161, fig. 32B) y *Trigodonops lopesi* (Roxo 1921) (Kraglievich, 1940b: 619) presentan una banda de esmalte lingual, aunque más ancha que en MAS PALEO-VERT 524 de Entre Ríos.

El fragmento mandibular derecho MAS PALEO-VERT 514 es más ancho y plano ventralmente que el fragmento izquierdo MAS PALEO-VERT 515. La cara labial es convexa y presenta una amplia fosa masetérica. La cara lingual es plana.

MAS PALEO-VERT 515 es plano por el lado lingual y más convexo por el labial, donde presenta un foramen nutricio a nivel del ectofléxido del m1, a 4 cm del borde alveolar. Por el lado lingual se puede apreciar el comienzo de la sínfisis en el borde posterior del alvéolo (roto) del p4. La altura de la mandíbula, medida en la base lingual del trigónido del m1, es 12,6 cm. En este fragmento, el m1 es más largo que el m2. Sin embargo, el m2 conservado en el fragmento mandibular MAS PALEO-VERT 514 es más largo que el de MAS PALEO-VERT 515, con la misma morfología. En función de lo expuesto, la ubicación precisa de los molares sueltos se torna muy dificultosa por lo que en la tabla de medidas no se los ha discriminado en m1 y m2 (tabla 8.2.6.6).

El fragmento mandibular MAS PALEO-VERT 512 es bastante más grande y robusto que los dos anteriores. El ancho ventral de la mandíbula en MAS PALEO-VERT 512 medido a nivel del m2 es 69 mm; en MAS PALEO-VERT 514 es 56 mm y en MAS PALEO-VERT 515 es de 44 mm. La altura lingual de la mandíbula de MAS PALEO-VERT 512 en la base del trigónido del m1 también supera a MAS PALEO-VERT 515 (13,7 cm vs 12,6 cm). La morfología de la rama mandibular no presenta marcadas diferencias con MAS PALEO-VERT 515 salvo el tamaño. La cara labial está deteriorada por lo que es imposible apreciar forámenes nutricios. Los m1-m2 son similares a otros de *H. wildei*, pero difieren porque el esmalte lingual presenta en la región anterior (a 7 mm aproximadamente del comienzo) una suave y estrecha concavidad longitudinal. No obstante, estas diferencias no son suficientes como para considerarlo perteneciente a una entidad taxonómica diferente y se lo incluye en *H. wildei*.

Los m1-m2 de *H. wildei* presentan trigónido y talónido de anchura similar. La cara labial presenta un ectofléxido profundo. El esmalte comienza en la mitad anterior del diente, cubre la cara labial y termina pasada la mitad posterior. Por la cara lingual se aprecian tres columnas: la del paracónido, ancha y sin esmalte, la

del entocónido (cubierta de una capa lisa de esmalte que comienza a nivel del hipofléxido y penetra posteriormente en la dentina formando el pliegue ento-hipocónido) y la del hipoconúlido, sin esmalte y más estrecha que la primera.

Los m3 presentan la región del trigónido y la disposición del esmalte labial como en m1-m2. En el talónido, el hipoconúlido se extiende posteriormente en línea recta prolongando el diente. El pliegue ento-hipocónido está más abierto que en m1-m2. En la cara lingual el esmalte comienza en un suave surco a la altura del ectofléxido y se extiende hasta la mitad del hipoconúlido.

Si bien a MACN PV 3815 le falta parte del talónido y MACN PV 3334 está algo deteriorado lingualmente, presentan el resto de las características indicadas.

Discusión

La comparación de las piezas dentarias de *Haplodontherium wildei* se realiza con *Trigodon gaudryi*, *Ocnerotherium intermedium*, *Hoffstetterius imperator*, *Palyeidodon obtusum* y *Paratrigodon euguii*.

Los I1 de *H. wildei* presentan una concavidad medial sobre las caras labial y lingual como en *Paratrigodon* y *Ocnerotherium*. Se diferencian de *Trigodon* porque tienen esmalte y son de raíz abierta.

Los I2 de *H. wildei* se diferencian de *Trigodon* porque no son comprimidos lateralmente, no presentan la cara anterior fuertemente convexa ni dos bandas de esmalte.

Respecto del I3?, en *Trigodon* y *Palyeidodon* Roth 1898 es pequeño y cilíndrico, similar al canino. En *Ocnerotherium* se desconoce si estaba presente o no y en *Paratrigodon* y *Hoffstetterius* está ausente. De modo que no se puede llegar a una conclusión definitiva sobre su presencia o no en *Haplodontherium*.

El ejemplar MAS PALEO-VERT 426 (holotipo de *H. limun*) es el ejemplar más completo y conserva la serie P2-P4. Delante del P2 se observa el fondo de un alvéolo que debió estar ocupado por el P1.

Los adultos de *Trigodon*, *Paratrigodon* y *Hoffstetterius* tienen tres premolares, mientras que *Ocnerotherium* y *Palyeidodon* conservan el P1

alcanzando los cuatro. Ameghino (1889, lám. 96, fig. 2) ilustró la serie I3-M1 de *H. wildei* con cuatro premolares y el mismo número sostuvo en trabajos posteriores (Ameghino, 1892: 465; 1894b: 63), pero Burmeister (1891: 439) indicó que tenía tres. Considerando el ejemplar MAS PALEO-VERT 426 como la pieza más completa procedente de Entre Ríos, se comprueba que *H. wildei* tiene cuatro premolares.

Los premolares de *Haplodontherium* son elípticos y con todas sus caras convexas. En *Trigodon* los premolares son romboides, con sus ángulos redondeados pero con sus caras bien destacadas.

Los P1 de *H. wildei* son más grandes que los de *Ocnerotherium* (tabla 8.2.6.10).

La superficie oclusal de los P3 MAS PALEO-VERT 427 y MAS PALEO-VERT 426 presentan sobre el lado posterolingual dos marcas profundas de oclusión con el p3. Marcas similares se aprecian en *Ocnerotherium* (serie P2-P4) que, como algunos ejemplares de *H. wildei*, presentan un surco anterolabial en P2-P3.

Los premolares de *Paratrigodon euguii* (MLP 12-1664) son más pequeños y comprimidos que los de *H. wildei* (tabla 8.2.6.10), pero la disposición de las capas de esmalte es similar. El P3 izquierdo presenta una depresión anterolabial que no llega a ser un surco como en algunos ejemplares de *H. wildei*.

Los premolares de *H. wildei* carecen de la foseta central presente en *Palyeidodon obtusum* y son más grandes que los de *Hoffstetterius imperator*.

La morfología general de los premolares de *H. wildei* coincide con la de "*Toxodontherium listai* Kraglievich 1932 (procedente de Uruguay, creada en base a P3, P4 y fragmento de M1? aislados) aunque son mayores en tamaño (tabla 8.2.6.5; "*T. listai*: P3: L= 31 mm; A= 20; P4: L= 37; A= 21,5). Los P4 comparten los surcos labial anterior y lingual posterior. Se distinguen porque "*T. listai* presenta contorno romboidal, es comprimido transversalmente, el esmalte de la cara labial presenta una depresión media y el esmalte del protofofo está dividido en dos planos ligeramente cóncavos por una arista longitudinal situada posteriormente.

Los molares superiores de *Haplodontherium* y *Trigodon* son triangulares pero los del primero son más globosos. En *Trigodon* el metalofo está dividido por un surco que aparece insinuado en los ejemplares de *Haplodontherium*. En *Trigodon* el ectolofo presenta una concavidad anterior; en *Haplodontherium* es convexo y liso (MAS PALEO-VERT 451, MACN PV 3983; MLP 52-X-6-23; MACN PV 4605; MAS PALEO-VERT 450; MAS CM 830; MACN PV 3268) o puede presentar una suave concavidad medial (MACN PV 3982, MAS PALEO-VERT 517; MACN PV 3293; MLP 58-IX-3-106). *Haplodontherium* comparte con *Trigodon* la región del paracono estrecha.

Los M1-M2 de *Ocnerotherium intermedium* (MLP 52-IX-17-1) tienen el ectolofo recto con suaves ondulaciones y el hipocono más desarrollado e inclinado lingualmente. Los M3 de *H. wildei* se parecen al de *O. intermedium* pero son de talla mayor (tablas 8.2.6.5 y 8.2.6.10).

El M1 de *Hoffstetterius imperator* tiene el ectolofo convexo y el M2 suavemente ondulado, el hipocono está más desarrollado y presenta surco posterior en el metalofo.

Los M2 de *Palyeidodon obtusum* tienen un surco lingual bifurcado en contraposición al simple que presentan los de *H. wildei*.

La mayoría de los M3 de *H. wildei* se diferencian de *Hoffstetterius* y *Palyeidodon* porque en éstos el metalofo presenta un surco posterior marcado (sólo presente en MAS PALEO-VERT 465 de *H. wildei*). El M3 de *Paratrigodon euguii* ilustrado en Madden (1990: 274, fig. B) se asemeja a los de *H. wildei*.

Los molares inferiores (m1-m2) de *H. wildei* comparten con *Trigodon gaudryi* el pliegue ento-hipocónido pero difieren porque la capa de esmalte lingual comienza a nivel del ectoflécido al tiempo que en *Trigodon* empieza un poco más atrás. Los ejemplares MAS PALEO-VERT 528 y MAS PALEO-VERT 515 (m1) son similares a *Trigodon* por esta característica pero se diferencian porque el pliegue ento-hipocónido está más cerrado.

Los molares inferiores de *Hoffstetterius imperator*, *Palyeidodon obtusum* y *Ocnerotherium intermedium* presentan dos pliegues linguales.

Los m3 se parecen a los de *Trigodon gaudryi* por la presencia de un solo pliegue lingual, característica que los aparta de *Palyeidodon* que tiene dos.

cf. *Pisanodon* Zetti 1972

Lámina 26

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Material referido: MLP 58-IX-3-40, M2? izquierdo; MLP 58-IX-3-41, M2 izquierdo.

Descripción

Los ejemplares MLP 58-IX-3-40 y MLP 58-IX-3-41 muestran, en general, la morfología de los ejemplares adulto-jóvenes de *Dinotoxodon paranensis* (MACN PV 3952, MLP 58-IX-3-38, MACN PV 3978). Sin embargo, se distinguen porque presentan el protofo más corto, la región posterior recta en lugar de convexa, el surco en el metalfo menos marcado, una concavidad labial (más pronunciada en MLP 58-IX-3-41) y un solo pliegue anterior.

El ejemplar MLP 58-IX-3-41 es mayor que MLP 58-IX-3-40, porque el metalfo es más largo, pero comparten la región oclusal más corta que la basal.

Discusión

Los ejemplares MLP 58-IX-3-40 y MLP 58-IX-3-41 comparten con los M1-M2 de *Stenotephanos plicidens* el protofo sinuoso, el ectofo cóncavo y el pliegue anterolabial, pero se diferencian porque el protocono está más desarrollado y el metalfo es cóncavo con un suave surco. Si bien comparten el largo, MLP 58-IX-3-40 y MLP 58-IX-3-41 son más anchos (tabla 8.2.6.7).

Se distinguen de *Haplodontherium wildei* porque son comprimidos, con hipocono más desarrollado, ectofo cóncavo con un pliegue y son claramente menores en tamaño (tablas 8.2.6.5 y 8.2.6.7).

Las diferencias indicadas entre MLP 58-IX-3-40 y MLP 58-IX-3-41 con los taxones reconocidos en esta Tesis para el “Mesopotamiense” de Entre Ríos impiden asignarlos a alguno de ellos.

Entre los restantes taxones analizados, *Pisanodon nazari* de la Fm. Arroyo Chasicó (Buenos Aires) es el que más se aproxima a MLP 58-IX-3-40 y MLP 58-IX-3-41. Estos ejemplares comparten con los M1-M2 de MLP 12-1667 y MLP 60-VI-18-114 el pliegue anterior de la cara labial, la pared posterior recta y la concavidad del ectolofa (M2). El ejemplar MLP 58-IX-3-41 comparte con el M2 de *P. nazari* el hipocono extendido lingualmente. No obstante estas semejanzas, los ejemplares entrerrianos presentan el surco posterior menos marcado, el protolofa sinuoso y les falta la foseta central posterior del M2 de *P. nazari*. Estas diferencias, sumadas a la escasez de ejemplares, impiden ubicarlos certeramente en el taxón chasicuense y se mantienen como cf. *Pisanodon*.

Toxodontinae indet.

Lámina 27

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Itzaingó (Mioceno tardío).

Material referido: P1?: MACN PV 4604. P3: MACN PV 1302; MACN PV 3964; MLP 58-IX-3-93. P4: MACN PV 3314. p3?: MLP 41-XII-13-20; MAS PALEO-VERT 510; p4: MACN PV 2511; MACN PV 3285; MACN PV 3813, MACN PV 3806; MACN PV 3819; m1 ó m2 aislados: MACN PV 3350; MACN PV 3798, MACN PV 3811; MACN PV 3968; MACN PV 4036; MACN PV 4040; MAS PALEO-VERT 519, MAS PALEO-VERT 467; m3: MACN PV 3292.

El ejemplar MACN PV 4604, a diferencia de los P1 asignados a *H. wildeji*, es de sección romboidal, le falta la franja de esmalte lingual y es de tamaño menor.

Se diferencia de *Stenotephanos plicidens*, *Ocnerotherium intermedium* y *Palyeidodon obtusum* por la forma y el tamaño, siendo apenas mayor que el último (tablas 8.2.6.8, 8.2.6.3 y 8.2.6.10).

Los P3 presentan un surco lingual posterior. En MACN PV 3964 este surco presenta una capa de esmalte como en MLP 58-IX-3-93 pero es menos profundo. Además, MACN PV 1302 y MACN PV 3964 presentan el protofo más cóncavo y el ángulo labial (donde termina el esmalte) más marcado que MLP 58-IX-3-93.

Entre los P3 asignados a *H. wildei* hay ejemplares con el surco lingual no esmaltado pero son globosos y más anchos. Los de *S. plicidens* son más pequeños (tabla 8.2.6.3), comprimidos y presentan un suave surco posterior tapizado de esmalte. Los P3 de *O. intermedium*, *Hoffstetterius imperator* y *Paratrigodon euguii* no tienen surco posterior y los de *P. obtusum* presentan una foseta central.

El P4 MACN PV 3314 presenta un surco posterior poco profundo tapizado de esmalte, ausente en *H. wildei*, *O. intermedium*, *H. imperator* y *Paratrigodon euguii*. Es más grande y globoso que los de *S. plicidens* y se diferencia de *Dinotoxodon paranensis* por el tamaño mayor (tablas 8.2.6.8, 8.2.6.3 y 8.2.6.10) y porque no presenta columna del protocono.

Los p3? MAS PALEO-VERT 510 y MLP 41-XII-13-20 son similares entre sí. El ejemplar MAS PALEO-VERT 510 presenta la región del hipoconúlido aguda, característica que no se puede precisar en el ejemplar del MLP porque está deteriorado. Ambos comparten el ectofléxido poco entrante en la corona. Una capa de esmalte comienza en la mitad anterior, cubre la cara labial y termina casi en la mitad posterior del diente, pero carecen de la banda lingual del esmalte presente en *Palyeidodon* (Madden, 1990: 161, fig. 32B) y *Trigodonops lopesi* (Roxo 1921) (Kraglievich, 1940b: 619).

Entre los p4? existen dos morfologías: MACN PV 2511, MACN PV 3285 y MACN PV 3813 tienen un ectofléxido profundo (menos destacado en MACN PV 3285) que divide el diente en un trigónido más pequeño que el talónido. El esmalte

labial se dispone como en MAS PALEO-VERT 524 asignado a *H. wildei*. Presentan una concavidad lingual a nivel del ectoflécido, el hipoconúlido proyectado hacia adelante y más agudo que la región del paracónido. Estos premolares son similares al p4 derecho de *Trigodon gaudryi* ilustrado por Lydekker (1894: lám. 8, fig. 1) como *Toxodontherium*.

La otra morfología (MACN PV 3806 y MACN PV 3819) es similar a la anterior, pero el hipoconúlido es romo y la concavidad lingual es menos marcada. Por estas características se parecen al p4? de *Ocnerotherium intermedium* (MLP 52-IX-17-1), aunque difieren porque presentan el ectoflécido y la concavidad lingual más marcados. Se distinguen de los de *Dinotoxodon* por el tamaño mayor y por la forma más globosa y de los de *Palyeiododon* porque carecen de la fosétida accesoria (Madden, 1990: 162).

Los ejemplares MACN PV 3798, MACN PV 3968 y MACN PV 4040 presentan un surco anterior apenas marcado que en MACN PV 3350, MAS PALEO-VERT 519, MACN PV 4036, MACN PV 3811 y MAS PALEO-VERT 467 está más desarrollado formando casi un pliegue (principalmente en los tres últimos). *Ocnerotherium* y *Hoffstetterius* presentan un surco semejante, pero mucho más marcado. En el m2 de *Ocnerotherium* (MLP 52-IX-17-1) se pueden apreciar claramente dos pliegues linguales como en *Toxodon* o *Dinotoxodon*, pero con lóbulos más redondeados, el anterior más corto que el posterior y éste proporcionalmente más ancho (Pascual, 1965). En *Hoffstetterius* (MNHN ACH 1), el m1 presenta el pliegue meta-entocónido mucho más entrante en la corona que en el m2 y que en los ejemplares entrerrianos. MACN PV 4036 presenta el ectoflécido más abierto que en *Ocnerotherium* y en el resto de los ejemplares entrerrianos.

Los ejemplares MACN PV 3811, MACN PV 3798, MACN PV 4040, MAS PALEO-VERT 519 y MAS PALEO-VERT 467 comparten una convexidad en la región del entocónido y anterior al pliegue del ento-hipocónido, ausente en los otros especímenes. Esta característica no se presenta en *Haplodontherium*, *Trigodon*, *Ocnerotherium* ni *Hoffstetterius*. Particularmente, los ejemplares

entrerrianos se distinguen de *Hoffstetterius* porque en éste el entocónido es más corto anteroposteriormente y menos expandido lingualmente.

MACN PV 4036, MACN PV 3811 y MAS PALEO-VERT 467 presentan un pliegue meta-entocónido poco marcado y la capa de esmalte lingual comienza a nivel del ectofléxido, similar a lo que sucede en el m2 de *Trigodonops lopesi* (ver Kraglievich, 1940b: 621). No obstante, los m1-m2 ilustrados en ese trabajo presentan un estrechamiento en el límite trigónido-talónido que no se aprecia en MACN PV 3811 y MAS PALEO-VERT 467 y apenas se observa en MACN PV 4036. Las medidas brindadas por el autor son menores a las de los ejemplares entrerrianos (tabla 8.2.6.9).

Los m3 se parecen a los de *H. wildei* pero difieren porque el pliegue ento-hipocónido es más cerrado y presentan el surco anterior. MACN PV 3292 presenta el trigónido más ancho (tabla 8.2.6.9).

MACN PV 3292 se parece al m3 de *Hoffstetterius* (MNHN ACH 1), aunque es más grande (tabla 8.2.6.9), carece de la concavidad posterolabial en el talónido, el pliegue ento-hipocónido es más cerrado y el trigónido es más ancho.

Los ejemplares reunidos como *Toxodontinae* indet. no se pudieron identificar con los taxones reconocidos para el “Mesopotamiense” de Entre Ríos ni con los de otras regiones geográficas sudamericanas, por lo que se mantienen bajo esa denominación hasta que nuevos estudios y hallazgos permitan su certera identificación.

**Taxones nominales procedentes del “Mesopotamiense” de Entre Ríos
considerados *nomina dubia***

En este apartado, se reúne una serie de taxones cuya validez se pone en duda en vista de que han sido fundados sobre material fragmentario, escaso, que en la mayoría de los casos no han podido ser hallados en las colecciones revisadas y no presentan características particulares que permitan asignarlos con seguridad a ninguna de las especies conocidas de toxodontinos presentes en el “Mesopotamiense”.

Toxodontherium Ameghino 1883a *nomen dubium*

Toxodontherium Ameghino 1883a: 105; 1883b (*partim*): 274; 1885 (*partim*): 77; 1886 (*partim*): 93; 1889 (vol 8): 434.

Especie tipo: *Toxodontherium compressum* Ameghino 1883a

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Toxodontherium compressum Ameghino 1883 *nomen dubium*

Toxodontherium compressum Ameghino 1883a: 105; 1883b (*partim*): 274; 1885 (*partim*): 77; 1886 (*partim*): 93; 1889 (vol 8): 434.

Holotipo: canino inferior no ubicado.

Material referido: incisivo externo (I2) MAS PALEO-VERT 428, ilustrado en Ameghino 1889: lám. 71, fig. 10 e incisivo medio (i1) MAS PALEO-VERT 490.

Distribución geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Itzaingó (Mioceno tardío).

Comentarios: el canino inferior elegido por Ameghino (1883a) para fundar el género y la especie no fue ubicado. De los demás ejemplares que menciona en trabajos posteriores (1885, 1887, 1889), se consideran un incisivo superior (MAS PALEO-VERT 428) y uno inferior (MAS PALEO-VERT 490).

Descripción

El I2 izquierdo MAS PALEO-VERT 428 (MLP M- 187 ó MACN A-1550) es de sección triangular con lados desiguales y ángulos romos. Es macizo en toda su longitud; la cara labial está cubierta por una capa de esmalte que se extiende hasta la mitad de los lados mesial y distal. La cara lingual es ligeramente cóncava. Su diámetro mayor tiene 33,2 mm y 23,11 mm el menor.

El i1 izquierdo MAS PALEO-VERT 490 (MLP M-196) presenta la superficie oclusal gastada transversalmente, la sección transversal es triangular con la cara mesial más corta. La cara labial no está completamente cubierta de esmalte dejando una estrecha faja mesial sin esmalte. La cara lingual está excavada longitudinalmente. Tiene 26,89 mm en la cara labial; 21,26 mm en la cara mesial y 29,11 mm en la cara lingual.

Discusión

El I2 MAS PALEO-VERT 428 se diferencia del de *Trigodon* porque no es tan comprimido lateralmente. Por esta característica se parece al I2 de *Palyeidodon*, pero difiere en la disposición del esmalte ya que en éste cubre el ápice mesial, se extiende por toda la cara labial y la cara lingual no tiene esmalte.

El i1 es impar en *Trigodon* y muy comprimido respecto a MAS PALEO-VERT 490 que tiene forma triangular y es más ancho. Además tiene la corona

cortada a bisel mientras que es plana en *Toxodontherium compressum*. En *Hoffstetterius* también son algo comprimidos lateralmente, pero no tanto como en *Trigodon*.

La serie de “P4-M3” ilustrada por Ameghino (1889: lám. 96, fig. 3) como *Toxodontherium compressum* no es correcta según el presente estudio. Se puede observar que los dientes figurados presentan una capa de esmalte cubriendo toda la cara externa. De acuerdo con Burmeister (1891: 439): “*el último molar superior de los Toxodontes tiene siempre una capa de esmalte entera al lado externo de la corona, y solamente el primero y el segundo molar una abreviada; faltando al fin de la superficie externa una faja de esmalte*”. Por lo tanto, toda esa serie está formada por varios M3.

El “P4” ha sido identificado en esta Tesis como un M3 de *Dinotoxodon paranensis*. El “M2” corresponde a un M3 de *Haplodontherium wildei*.

Restaría determinar a qué especie/s corresponden las piezas ilustradas como “M1” y M3, que ciertamente son M3. Una alternativa sería considerar la posibilidad de que el “M1” ilustrado en Ameghino (1889: lám. 96, fig. 3) también corresponda a un M3 de *D. paranensis* y el M3 a uno de *H. wildei*, aunque algo mayores a los reconocidos en esta Tesis para dichas especies (ver apartados correspondientes).

Finalmente, entre los ejemplares de Toxodontidae revisados en esta Tesis ninguno responde a la morfología del P3 ilustrado en la lámina mencionada.

Por lo tanto, en vista de que el holotipo está perdido, los incisivos no presentan suficientes caracteres diagnósticos, la serie molar reconocida por Ameghino (1889) se considera incorrecta y conformada por M3 de diferentes taxones, la especie *T. compressum* y, en consecuencia, el género *Toxodontherium* son considerados *nomina dubia*.

Adinotherium? paranense Ameghino 1891 *nomen dubium*

Adinotherium? paranense Ameghino 1891a: 159; Cione *et al.* 2000: 221.

Holotipo: p3? actualmente perdido.

Distribución geográfica y estratigráfica: Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

El ejemplar que dio origen a esta especie se encuentra actualmente perdido. Según Ameghino (1891a: 159) se trataba de un p3? algo mayor que el de la especie santacrucesense *A. splendidum* Ameghino 1887, de raíces separadas, con una capa de esmalte labial alcanzando las raíces y más baja en el lado lingual; y esmalte interrumpido en la región anterior y posterior. Cara lingual casi plana y la externa con una depresión ancha y cóncava que divide la muela en dos lóbulos desiguales, el anterior más angosto que el posterior.

La revisión de notoungulados llevada a cabo en las instituciones mencionadas no arrojó ningún ejemplar con esas características ni la presencia de algún otro nesodontino en los niveles fosilíferos entrerrianos. Dado que el ejemplar tipo está perdido y pese a la detallada descripción de Ameghino (1891a) *Adinotherium? paranense* es considerado como *nomen dubium*.

Berroia Kraglievich 1932

Berroia? sp.

Berroia? sp. Cione *et al.* 2000: 221.

En la lista publicada por Cione *et al.* (2000: 221) aparece *Berroia? sp.* entre las especies de toxodontes de la Fm. Ituzaingó. *Berroia gregoriense* Kraglievich 1932 fue fundada a partir de una ulna derecha, N° 2395 de la colección Berro de

Uruguay (Kraglievich 1940d). Según el autor, era algo mayor que *Adinotherium ovinum* (Owen 1853) de la Formación Santa Cruz y una miniatura de la ulna de *Toxodon platensis*. Dado que no se sabe certeramente en qué ejemplar se basa la cita en el “Mesopotamiense” ni existe una descripción referida a este supuesto registro, se descarta la presencia del género *Berroia* en la Fm. Ituzaingó.

Toxodon protoburmeisteri Ameghino 1887 *nomen dubium*

Toxodon protoburmeisteri Ameghino 1887: 401; 1889 (vol. 7): 60; Roth 1895: 9; Cione *et al.* 2000: 221 (como *Palaeotoxodon? protoburmeisteri*).

Holotipo: el ejemplar con el que Ameghino fundó la especie está perdido, pero se conserva un calco del mismo: MACN A-1455, i3.

Distribución geográfica y estratigráfica: Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

El calco MACN A-1455 tiene la superficie oclusal gastada en declive en los bordes mesial y distal y es plana en el centro. Es triangular con la cara lingual más ancha y cóncava; está cubierto de esmalte, salvo en los ángulos linguales.

Este incisivo (MACN A-1455) se diferencia del i3 asignado a *Stenotephanos plicidens* (MAS PALEO-VERT 444) en el tamaño mayor y en la mayor cantidad de esmalte del primero. Sin embargo, tratándose de un sólo resto, no hay garantías de que no pertenezca a alguno de los demás taxones identificados para el “Mesopotamiense”, por ejemplo a *Dinotoxodon paranensis*. Por este motivo, *Toxodon protoburmeisteri* es considerado *nomen dubium*.

Dilobodon lutarius Ameghino 1886 *nomen dubium*

Dilobodon lutarius Ameghino 1886: 108; 1887: 407; 1889 (vol. 8): 436; 1891: 240; Cione *et al.* 2000: 221.

Holotipo: está perdido, pero en el MACN se conserva un calco del mismo: MACN A-1451, dp4? izquierdo.

Distribución geográfica y estratigráfica: Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Comentarios: Ameghino (1886) fundó la especie considerando que el ejemplar elegido se trataba de un p4. Más tarde, Ameghino (1891c: 240) indicó que el premolar descrito (figurado en Ameghino, 1889: lám. 85, fig. 3) era de la primera dentición, ya que era menor que otro p4 que consideró de la dentición permanente. Estos nuevos ejemplares (p4-m1) fueron descritos brevemente por Ameghino (Ameghino 1891c), pero no figurados por el autor.

El calco MACN A-1451 muestra un diente arqueado, con la cara labial cubierta de esmalte. El ectoflécido divide al diente en un trigónido más corto y estrecho que el talónido, ambos convexos labialmente. La cara lingual presenta una concavidad con una faja de esmalte ancha que no alcanza la base de la corona. Las regiones anterointerna y posterointerna no tienen esmalte. El diámetro anteroposterior es mayor en la base que en la cara oclusal. La altura de la corona (42,79 mm) y la similitud general con los p3 y p4 estudiados (e.g., *Dinotoxodon paranensis*) permiten identificar este diente como un premolar definitivo, aunque difiere de los de *D. paranensis* por la banda lingual del esmalte y su menor talla (L: 13,78 mm; A trigónido: 5,69 mm; A talónido: 8,46. L base: 15, 26 mm). Esta banda está presente en el premolar MAS PALEO-VERT 524, considerado como *H. wildei*. Tanto en éste como en *Palyeidodon obtusum* (Madden, 1990: 161, fig. 32B), “*Toxodontherium andinum*” (ver Kraglievich, 1940c: 635) y *Trigodonops lopesi* (ver Kraglievich, 1940b: 621), la banda de esmalte llega a la base del diente. Estas

diferencias no apoyan la inclusión de MACN A-1451 en alguna de las especies reconocidas en Entre Ríos, pero tampoco es un ejemplar suficientemente diagnóstico para identificar un taxón diferente. Además, este holotipo no coincide con la descripción de Ameghino (1891c) para *D. lutarius*, ya que habla de premolares definitivos con raíces. Por tanto, se considera *Dilobodon lutarius* como *nomen dubium*.

Análisis filogenético de la familia Toxodontidae

Para realizar el análisis filogenético de los Toxodontidae se tomó como referencia la matriz de Nasif *et al.* (2000). Se utilizaron los mismos géneros de las familias Notohippidae (*Rhynchippus* Ameghino y *Pampahippus* Bond y López) y Leontiniidae (*Leontinia* Ameghino y *Scarritia* Simpson) como grupos externos y se agregó un taxón (*Haplodotherium*) resultando una matriz de datos de 25 taxones y 59 caracteres (matriz 3). Los caracteres fueron numerados a partir de 0 (cero) por lo que la posición respecto a la lista de Nasif *et al.* (2000) disminuye en un valor. Se codificaron ó re-codificaron ciertos caracteres para *Dinotoxodon* y *Stenotephanos* (*Xotodon* en Nasif *et al.* 2000) y se sumó un estado en los caracteres 24, 26, 33 y 39. Así, el carácter 8 se codificó con estado 0 y 1 (rama horizontal de la mandíbula sin y con expansión ventral), mientras que aquellos autores lo codificaron con estado 1 (rama horizontal de la mandíbula con expansión ventral). El carácter 27 en la presente matriz se codificó como 0 (P3-P4 con esmalte lingual), mientras que anteriormente fue considerado un dato faltante (?). El carácter 29 se codifica con estado 0 (molares superiores con crista mediana y valle medio en forma de Y incipiente) y anteriormente se lo codificó con estado 2 (sin crista, con surco simple). El carácter 30 se consideró como estado 0 (M1-M2 con surco posterior F3-F4 o foseta bien marcada) correspondiendo en el análisis previo a un dato faltante (?). El carácter 32 se codificó con estado 2 (esmalte lingual del M3 sólo alcanzando el surco posterior) al tiempo que en aquel análisis se codificó como 1 (esmalte lingual del M3 sobrepasando el surco posterior).

Desde el carácter 43 al 48 y del 54 al 56 los datos faltantes (?) fueron completados. Así, los estados que manifiesta *Dinotoxodon* para esos caracteres son: esmalte lingual ausente en p2-p4 (43²); surco labial marcado en p2-p4 (44⁰); premolares-molares sin fosétidas (45¹); m2-m3 sin fosétida accesoria (46¹); pliegue anterior (paracónido-metacónido) de m1-m2 bien desarrollado (47⁰); pliegue anterior (paracónido-metacónido) de m1-m2 al mismo nivel que el ectoflécido (48¹); esmalte lingual de m1 entre el surco anterior y el hipoconúlido sin cubrir a éste totalmente (54¹); esmalte lingual de m2 entre el surco anterior y el hipoconúlido sin cubrir a éste totalmente (55¹) y esmalte lingual de m3 alcanzando el nivel del hipoconúlido (56¹).

En el caso de *Stenotephanos*, los caracteres 24 y 26 agregaron un estado (2) resultando en P2-P4 con surco lingual posterior y codificados con dos estados cada uno (24^{1&2} y 26^{1&2}). El carácter 32 difiere de la matriz de Nasif *et al.* (2000) dado que *Stenotephanos* (antes *Xotodon*) se codificó con dos estados en lugar de uno (32^{0&1}): esmalte lingual del M3 completo (0) ó sobrepasando el surco posterior (1). El carácter 39 también se codificó con dos estados (39^{2&4}): esmalte lingual de i3 tan ancho como el esmalte labial (2) ó ausente (4).

Finalmente, en *Trigodon*, el carácter 54 cambió de estado 2 al 1 dado que los m1 de este género no poseen pliegue meta-entocónido, por lo tanto el esmalte lingual se dispone entre el surco anterior y el hipoconúlido sin cubrirlo totalmente (54¹).

La matriz de datos fue analizada usando máxima parsimonia bajo pesos iguales e implicados con el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008) y los caracteres fueron tratados como no ordenados. Se realizó una búsqueda tradicional resultando 9 árboles más parsimoniosos de 184 pasos cada uno e índices de consistencia (CI) y retención (RI) de 0,46 y 0,64 respectivamente. A los fines de reducir las posibles homoplasias se realizaron búsquedas explorando la técnica de pesos implicados. La utilización de esta técnica con valores de concavidad K=3 (default), redujeron las topologías a 2. Con este valor de K se obtiene el mayor nivel de convergencia, es decir, el número de veces que el programa encuentra los árboles de longitud mínima (figs. 24 y 25).

De la observación de ambos árboles surgen dos diferencias: la primera es que en el árbol 1 (fig. 24) la monofilia de la familia Toxodontidae (nodo 1) está apoyada por cinco sinapomorfías: forma del cráneo triangular o piriforme (0¹), molares superiores con crista mediana y valle medio en forma de Y bien desarrollado (29¹), sección del i1 triangular (35¹), i3 desarrollado como defensa (37¹) y pliegue anterior (paracónido-metacónido) de m1-m2 suave (47¹); en el árbol 2, dicha monofilia está sustentada sólo por tres de las cinco sinapomorfías mencionadas (0, 35, 37). La segunda diferencia es la posición que ocupa *Pisanodon* en una y otra topología. En el árbol 1 aparece formando un clado con *Pericotoxodon* (nodo 16) y *Posnanskytherium* se ubica como grupo hermano de este clado (nodo 15). En el árbol 2 (fig. 25), *Pisanodon* presenta una posición más basal dentro de los Toxodontinae (nodo 5) relacionado a *Palyeidodon* y *Gyrinodon* quedando *Pericotoxodon* y *Posnanskytherium* formando un clado (nodo 16). En el resto de la topología ambos árboles coinciden, por lo que, indicadas las diferencias, se describe el árbol 1.

En el árbol 1 (fig. 24), como ya se indicó, la familia Toxodontidae está sustentada por cinco sinapomorfías (nodo 1). La ausencia de sinapomorfías en el nodo 2 indica que las relaciones filogenéticas entre *Proadinothierium*, *Nesodon* y *Adinothierium* no están claramente resueltas. Sin embargo, *Proadinothierium* aparece como grupo hermano del clado formado por *Nesodon* y *Adinothierium*, apoyado por molares superiores subhipsodontes, con raíces (nodo 3: 18¹). El nodo 4 reúne a los taxones incluidos en la subfamilia Toxodontinae de Nasif *et al.* (2000) y está sustentado por nueve sinapomorfías: cresta sagital corta (3¹), molares superiores hipsodontes, sin raíces (18²), molares superiores sin fosetas (28¹), M1-M3 con surco posterior suave o ausente (30¹, 31¹), m2-m3 sin fosétida accesoria (46¹), esmalte lingual de m1-m2 entre el surco anterior y el hipoconúlido sin cubrir a éste totalmente (54¹, 55¹), esmalte lingual de m3 alcanzando el nivel del hipoconúlido (56¹). Dentro de este gran clado, la primera divergencia está representada por *Palyeidodon* y la segunda por *Gyrinodon* [nodo 5: molares superiores sin crista, con surco simple (29²) y premolares-molares inferiores sin fosétidas (45¹)]. El nodo 6, que muestra a *Hyperoxotodon* como grupo hermano de

los taxones restantes, no presenta sinapomorfías (posiblemente debido a los 13 datos faltantes que presenta este taxón en la matriz). El nodo 7 constituye un grupo monofilético y está apoyado por cuatro caracteres en común: sección transversal del I1 triangular bucolingualmente aplanado (19⁴), P2 sin esmalte lingual (24¹), P3-P4 sin surco o foseta (26¹) y esmalte lingual de i1-i2 ausente (38²). Este grupo (nodo 7) presenta dos clados: uno de ellos está formado por *Nonotherium* y *Stenotephanos* y está soportado por dos sinapomorfías [nodo 8: arco cigomático sigmoideo (6¹) y ectolofos de los molares superiores muy cóncavo (33¹)]. El otro clado (nodo 9), sustentado por p1 ausente (42²) y esmalte lingual de p2-p4 reducido (43¹), también reúne dos clados principales. El primero de ellos (nodo 10), apoyado por el borde alveolar de la sínfisis recto (13¹), muestra a *Andinotoxodon* como grupo hermano del clado que agrupa a *Dinotoxodon*, *Toxodon*, *Ocnerotherium* y *Hoffstetterius* por tres sinapomorfías (nodo 11): sínfisis sin ángulo en el mentón bien diferenciado (15⁰), molares superiores con crista mediana y valle medio en forma de Y incipiente (29⁰) y esmalte lingual de p2-p4 ausente (43²). *Dinotoxodon* está más emparentado con *Toxodon* y forman un clado (nodo 12) sustentado por P3-P4 con surco lingual medio o foseta media (26⁰), columna del protocono bien destacada, con surcos limitantes (34¹) y pliegue anterior (paracónido-metacónido) de m1-m2 bien desarrollado (47⁰). *Ocnerotherium* y *Hoffstetterius* están reunidos en un clado (nodo 13), pero no comparten sinapomorfías probablemente por las entradas faltantes que presenta *Ocnerotherium* (ver matriz 3). El otro clado principal (nodo 14), está soportado por el foramen infraorbital cercano a la apófisis cigomática del maxilar (5⁰) y apófisis coronoides y cóndilos convergentes (10¹). Dentro de éste, *Posnanskytherium*, *Pericotoxodon* y *Pisanodon* están relacionados por dos sinapomorfías (nodo 15: 9¹, 48⁰); a su vez, *Posnanskytherium* aparece como grupo hermano del clado formado por *Pericotoxodon* y *Pisanodon* (nodo 16) sustentado por I3 presente (21⁰) y P1 sin esmalte (23¹). El nodo 17 soportado por la ausencia del canino (40¹), p1 sin esmalte (42¹) y longitud de p2-p4 menor que el 50% de la longitud de la serie molar (58¹), agrupa en un clado a *Calchaquitherium* y *Mixotoxodon* emparentados por cuatro sinapomorfías (nodo 18): esmalte lingual de i1-i2

reducido a una banda delgada (38¹), diastema detrás del i3 ausente (41⁰), esmalte lingual de p2-p4 ausente (43²), pliegue ento-hipocónido de m3 suave o ausente (52¹); y en otro clado (nodo 19) a *Haplodontherium*, *Paratrigodon* y *Trigodon* sustentado también por cuatro sinapomorfías: esmalte lingual del M3 sobrepasando el surco posterior (32¹), columna del protocono bien destacada, con surcos limitantes (34¹), pliegue meta-entocónido de m1-m2 suave o ausente (49¹) y ectolofido de los molares cóncavo-convexo (57¹). Finalmente, *Haplodontherium* aparece como grupo hermano del clado formado por *Paratrigodon* y *Trigodon* (nodo 20) apoyado por: P1 ausente (23²), P2 sin esmalte lingual (25¹) y P3-P4 sin esmalte lingual (27¹).

Discusión

Nasif *et al.* (2000), señalaron que varios taxones listados en Mones (1986) estaban basados en dientes aislados. En este grupo se incluye uno de los taxones “mesopotamienses” incorporado al análisis filogenético: *Haplodontherium*. La revisión y estudio del material procedente de estos niveles lo ha determinado como un género válido, con características propias que lo diferencian del resto de los Toxodontidae conocidos.

Según los resultados de este análisis *Proadinothierium*, *Nesodon* y *Adinothierium* están agrupados en un clado (nodo 2) pero sin sinapomorfías que lo sustenten, por lo que no queda claramente establecido su parentesco. En el análisis de Nasif *et al.* (2000), la subfamilia Nesodontinae aparece como un grupo parafilético, no obstante, en ambos análisis *Adinothierium* y *Nesodon* forman un clado compartiendo una sinapomorfía.

En ambos análisis, el nodo 4 reúne a los representantes de la subfamilia Toxodontinae con nueve sinapomorfías. Sin embargo, difieren ya que en el presente análisis aparece el carácter 56¹ (ausente en aquél) y en el de referencia, aparece la sinapomorfía 33¹ (32 del presente análisis) ausente en éste.

Respecto de los taxones “Mesopotamienses”, en el presente análisis (figs. 24 y 25) *Stenotephanos* aparece formando un clado con *Nonothierium*, sustentado por el ectolofido de los molares superiores muy cóncavo (34¹) y el arco cigomático

sigmoideo (6¹). En el análisis de Nasif *et al.* (2000, fig. 5), ambos taxones estaban igualmente agrupados pero compartían solo 34¹.

Dinotoxodon aparece formando un clado con *Toxodon* y compartiendo tres sinapomorfías (26⁰, 34¹, 47⁰). En el análisis anterior, *Dinotoxodon* aparecía reunido a *Pericotoxodon* por la extensión ventral de la rama horizontal.

En el caso de *Pisanodon* ya se adelantó que se trata de un taxón inestable que modifica las dos topologías que brinda el programa y *Haplodontherium* es el grupo hermano de *Paratrigodon* y *Trigodon*.

Las dos hipótesis filogenéticas presentadas aquí (figs. 24 y 25) apoyan las dos subfamilias (Nesodontinae y Toxodontinae) consideradas en Nasif. *et al.* (2000). Si bien muestran una organización general diferente, con ciertos clados soportados por varias sinapomorfías (nodos 7, 11, 12, 17, 18 y 19 en el árbol 1; y nodos 8, 12, 17, 18, y 19 en el árbol 2), mantienen algunas asociaciones presentes en aquella filogenia: *Stenotephanos* (antes *Xotodon*) y *Nonotherium*; *Ocnerotherium* y *Hoffstetterius*; y *Paratrigodon* y *Trigodon*. Además, en el análisis que aquí se presenta *Mixotoxodon* y *Calchaquitherium* forman un grupo monofilético compartiendo cuatro sinapomorfías (nodo 18: 38¹, 41⁰, 43², 52¹) que es grupo hermano del clado (*Haplodontherium* (*Paratrigodon*, *Trigodon*)), mientras que en la filogenia previa aparecían más relacionados con el clado ("*Xotodon*", *Nonotherium*).

Lista de caracteres utilizada en el análisis cladístico de la familia Toxodontidae.

CRÁNEO

- 0- **Forma general:** largo y estrecho (0); piriforme o triangular (1).
- 1- **Frontales:** planos o deprimidos (0); ligeramente abovedados (1); muy abovedado con una base de cuerno (2).
- 2- **Nasales:** largos (0); cortos (1).
- 3- **Cresta sagital:** larga (0) corta (1) ausente, crestas parietales separadas (2).
- 4- **Premaxilar:** no expandido lateralmente (0); expandido (1).
- 5- **Foramen infraorbital:** cercano a la apófisis cigomática del maxilar (0); separado de ésta (1).
- 6- **Arco cigomático:** más o menos rectilíneo (0); sigmoideo (1).
- 7- **Cóndilos occipitales:** no proyectados hacia atrás (0); proyectados hacia atrás (1).

MANDÍBULA

- 8- **Rama horizontal:** sin extensión ventral (0); con extensión ventral (1).
- 9- **Apófisis coronoides:** baja, cercana al nivel del cóndilo (0); alta, claramente sobre el nivel del cóndilo (1).
- 10- **Apófisis coronoides y cóndilos:** paralelos (0); convergentes (1).
- 11- **Borde posteroventral de la rama vertical:** redondeado (0); angular (1).
- 12- **Sínfisis anterior:** estrecha, con bordes poco divergentes (0); muy amplia, con bordes muy divergentes (1).
- 13- **Borde alveolar de la sínfisis:** lingualmente en forma de U (0); recto (1).
- 14- **Sínfisis:** sin quilla mediana labial (0); con quilla mediana labial (1).
- 15- **Sínfisis:** sin ángulo en el mentón bien diferenciado (0); con ángulo diferenciado pero suave (1); ángulo fuertemente marcado, en forma de S (2).
- 16- **Sínfisis:** borde posterior a nivel de p2-p4 (0); a nivel de p4-m1 (ant) (1); a nivel del m1 (post) (2).

- 17- **Sínfisis e incisivos:** procumbentes, a nivel de la serie molar (0); procumbentes, bien por debajo de la serie molar (1); verticalizados, no procumbentes (2).

DENTICIÓN SUPERIOR

- 18- **Molares:** braquiodontes (0) subhipsodontes con raíces (1); hipsodontes, sin raíces (2).
- 19- **Sección transversal del I1:** caniniforme (0); triangular (1); trapezoidal (2); arriñonado, con un surco lingual mediano (3); triangular bucolingualmente aplanado (4).
- 20- **I2:** no desarrollado como defensa (0); desarrollado como defensa (1).
- 21- **I3:** presente (0); ausente (1).
- 22- **C:** presente (0); ausente (1).
- 23- **P1:** con esmalte (0); sin esmalte (1); ausente (2).
- 24- **P2:** con surco lingual medio o foseta media (0); sin surco o foseta (1); con surco lingual posterior (2).
- 25- **P2:** con esmalte lingual (0) sin esmalte lingual (1).
- 26- **P3-P4:** con surco lingual medio o foseta media (0); sin surco o foseta (1); con surco lingual posterior (2).
- 27- **P3-P4:** con esmalte lingual (0) sin esmalte lingual (1).
- 28- **Molares:** con fosetas de esmalte internas (0); sin fosetas (1).
- 29- **Molares:** con crista mediana y valle medio en forma de Y incipiente (0); con crista mediana y valle medio en forma de Y bien desarrollado (1); sin crista, con surco simple (2).
- 30- **M1-M2:** con surco posterior F3-F4 o foseta bien marcada (0); con surco posterior suave o ausente (1).
- 31- **M3:** con surco posterior F3-F4 o foseta bien marcada (0); con surco posterior suave o ausente (1).
- 32- **Esmalte lingual del M3:** completo (0); sobrepasando el surco posterior (1); sólo alcanzando el surco posterior (2).

- 33- **Ectolofo de los molares:** cóncavo-convexo o rectilíneo (0); muy cóncavo (1), convexo (2).
- 34- **Columna del protocono:** no destacada del protolofo (0); bien destacada, con surcos limitantes (1).

DENTICIÓN INFERIOR

- 35- **Sección del i1:** espatulada (0); triangular (1); oval bucolingualmente (2).
- 36- **Sección del i2:** espatulada (0); triangular (1).
- 37- **i3:** caniniforme (0); desarrollado como defensa (1).
- 38- **Esmalte lingual de i1-i2:** ancho (0); reducido a una banda delgada (1); ausente (2).
- 39- **Esmalte lingual de i3:** continuo (0); más ancho que el esmalte labial (1); tan ancho como el esmalte labial (2); más estrecho que el esmalte labial (3); ausente (4).
- 40- **Canino:** presente (0); ausente (1).
- 41- **Diastema detrás del i3:** ausente (0); presente (1).
- 42- **p1:** con esmalte (0); sin esmalte (1); ausente (2).
- 43- **Esmalte lingual de p2-p4:** completo (0); reducido (1); ausente (2).
- 44- **Surco labial de p2-p4:** marcado (0); suave o ausente (1).
- 45- **Premolares-molares:** con fosétidas (0); sin fosétidas (1).
- 46- **Fosétida accesoria de m2-m3:** presente (0), ausente (1).
- 47- **Pliegue anterior (paracónido-metacónido) de m1-m2:** bien desarrollado (0); suave (1) ausente (2):
- 48- **Pliegue anterior (paracónido-metacónido) de m1-m2:** anterior al ectoflécido (0); al mismo nivel que el ectoflécido (1); posterior al ectoflécido (2); ausente (3).
- 49- **Pliegue meta-entocónido de m1-m2:** marcado (0); suave o ausente (1).
- 50- **Pliegue ento-hipocónido de m1-m2:** marcado y dirigido hacia adelante (0); marcado y aproximadamente recto (1); suave o ausente (2).
- 51- **Pliegue meta-entocónido de m3:** marcado (0); suave o ausente (1).
- 52- **Pliegue ento-hipocónido de m3:** marcado (0); suave o ausente (1).

- 53- **Ectoflécido de los molares:** suave y abierto (0); profundo y abierto (1); profundo y estrecho (2).
- 54- **Esmalte lingual de m1:** completo (0); entre el surco anterior y el hipoconúlido sin cubrir a éste totalmente (1); entre el pliegue meta-entocónido y el hipoconúlido sin cubrir a éste totalmente (2).
- 55- **Esmalte lingual de m2:** completo (0); entre el surco anterior y el hipoconúlido sin cubrir a éste totalmente (1).
- 56- **Esmalte lingual de m3:** completo (0); alcanzando el nivel del hipoconúlido (1); sin sobrepasar el pliegue ento-hipocónido (2).
- 57- **Ectolécido de los molares:** convexo-recto (0); cóncavo-convexo (1).
- 58- **Longitud de p2-p4:** igual o mayor que el 50% de la longitud de la serie molar (0); menor del 50% (1).

Figs. 24 y 25. Árboles de máxima parsimonia del análisis cladístico de los Toxodontidae (longitud de cada árbol= 184 pasos, CI = 0,46; RI = 0,64).

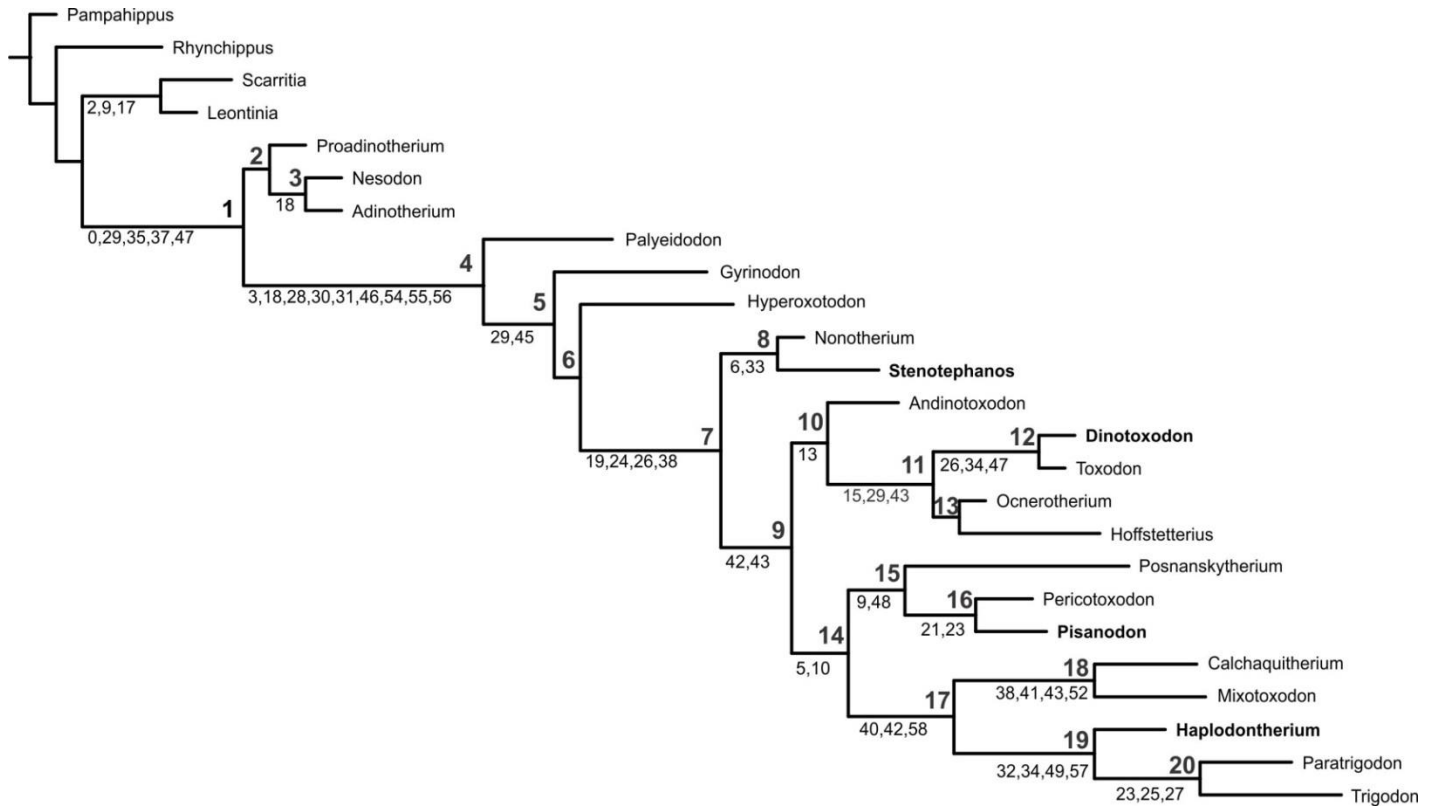


Fig. 24

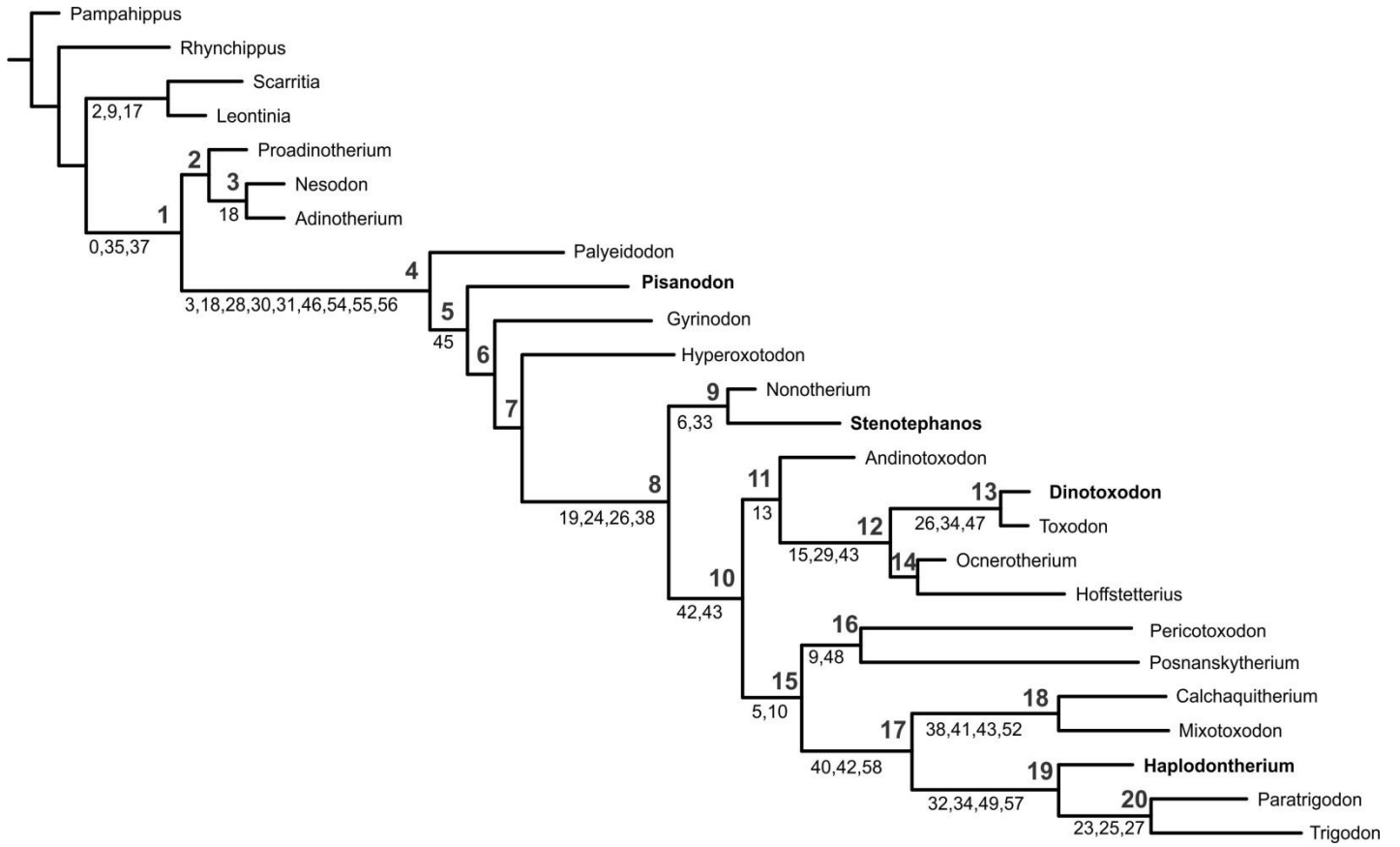


Fig. 25

Suborden Typotheria Zittel 1893

Familia Interatheriidae Ameghino 1887

Antecedentes

La familia Interatheriidae incluye mamíferos notoungulados de aspecto rodentiforme que tuvieron un amplio biocrón, extendiéndose desde el Paleoceno tardío al Mioceno tardío (Bond *et al.* 1995b). Este grupo es frecuente en el registro paleontológico del sur de América del Sur durante un lapso de tiempo geológico que fue testigo de eventos globales extremadamente importantes, tanto a nivel climático como biótico. La importancia de este grupo se ve enfatizada, además de por su largo biocrón, por el hecho de que algunos de sus miembros han sido utilizados como indicadores paleoecológicos para una gran parte del Cenozoico (Scarano *et al.* 2011).

En la provincia de Entre Ríos, las referencias a los interatéridos se limitan a los trabajos de Ameghino (1885) y Kraglievich (1931).

En 1885, Ameghino describió un fragmento mandibular procedente del horizonte geológico “Mesopotamiense”, que asignó a *Protypotherium antiquum* Ameghino 1885. Este género y especie habían sido mencionados en un catálogo de la sección de la provincia de Buenos Aires en la Exposición continental Sudamericana, en 1882, por el mismo Ameghino, permaneciendo como *nomen nudum* hasta 1885 cuando fue descripto.

Kraglievich fundó otro nuevo género y especie de interatérido del “Mesopotamiense”, *Muñizia paranensis* [sic] Kraglievich, 1931, que ubicó en la nueva subfamilia Muñizinae [sic]. El taxón fue creado a partir de un fragmento de maxilar izquierdo que, según el autor, doblaba en tamaño al de *Protypotherium antiquum*. Posteriormente, fue considerado como un Hegetotheriidae (Patterson, 1934; Simpson, 1945; Paula Couto, 1979), hasta que Cifelli (1985, 1993) volvió a situarlo entre los Interatheriidae, tal como se mantiene actualmente.

Diagnosis (Croft, 1999; Hitz *et al.* 2000; Reguero y Prevosti, 2010): notoungulados herbívoros de pequeño a mediano tamaño, bien representados en la mayoría de las faunas de mamíferos cenozoicas sudamericanas. Los miembros más primitivos de la familia (Notopithecinae) poseen dientes de corona relativamente baja, pero las últimas formas (Interatheriinae) poseen una dentición hipsodonte e hipselodonte y muestran una extrema simplificación de las coronas de sus dientes. Algunos reducen los dígitos laterales creando un miembro paraxónico similar al observado en artiodáctilos modernos (cerdos, ciervos, ganado). Muchos interatéridos retienen la característica primitiva de dentición completa. Sus representantes comparten cinco sinapomorfías: paracono/metastilo de P3-P4 profundo; metacrística muy bien desarrollada; postmetacrística presente en p3-p4; yugal reducido entre el maxilar y el escamoso; y proceso descendente del maxilar moderadamente desarrollado.

Subfamilia Interatheriinae Ameghino 1887

Diagnosis (Pascual *et al.* 1966): serie dentaria completa y continua; I1 agrandado, aunque no rodentiforme, radicado; I3 con tendencia a atrofiarse en algunas formas; caninos superiores e inferiores incisiformes; premolares 3-4 superiores e inferiores molariformes; molares superiores bilobulados por un pliegue interno y, a veces, también los últimos premolares; molares inferiores bilobulados por dos surcos: uno externo bien marcado y otro interno, a veces poco marcado; también los últimos premolares suelen ser bilobulados; m3 trilobulado en algunos géneros. Región escamoso-mastoidea dilatada y esponjosa; malar largo y estrecho, incluido entre los procesos cigomáticos del maxilar y del escamoso; maxilar formando parte de la órbita; canal carotídeo y *foramen lacerum posterius* fusionados. Tibia y fíbula sin fusión distal; miembro posterior paraxónico; dígitos II y V reducidos y pequeños; dígitos III y IV agrandados y de igual longitud. Tróclea del astrágalo simétrica bilateralmente. Navicular y calcáneo sin articulación entre sí. Calcáneo con una gran faceta fibular.

Protypotherium Ameghino 1885

Protypotherium Ameghino 1885: 81; 1887: 415; 1889 (vol. 7): 210; Sinclair 1909: 13-33; Cabrera y Kraglievich 1931: 20; Pascual y Odreman Rivas 1971: 404; Bond y López 1996: 460; 1998: 282; Cione *et al.* 2000: 221; Croft y Anderson 2008: 1-18.

Toxodontophanus Moreno 1882: 23.

Especie tipo: *Protypotherium antiquum* Ameghino 1885

Distribución geográfica y estratigráfica: Santa Cruz; Santacrucense, Mioceno temprano. Buenos Aires; Fm. Arroyo Chasicó; Chasiquense, Mioceno tardío temprano. Barrancas del río Paraná, Entre Ríos; “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó, Mioceno tardío.

Diagnosis (Pascual *et al.* 1966): talla de las especies mayores comparable a la de una vizcacha mediana. Dentición superior e inferior completa y en series cerradas. Incisivos superiores comprimidos, el I1 agrandado, pero radicado, con su cara labial dispuesta hacia adelante, algo oblicuamente; I2, I3 y C aproximadamente del mismo tamaño y forma; todos los incisivos y el canino implantados oblicuamente e imbricados, con la parte posterior de cada uno sobrepuesta externamente a la interior del siguiente; P1 de sección aproximadamente cilíndrica; P2-4 morfológicamente semejantes: cada uno con un canal anteroexterno muy profundo, delimitado por dos crestas; internamente un surco, menos profundo que en los molares, los divide en dos lóbulos, más pequeño el anterior; todos los premolares y molares imbricados, más intensamente los primeros, de una manera opuesta a la de los incisivos y caninos. Molares de tamaño decreciente hacia atrás, pero muy semejantes entre sí; ectofofo ondulado anteroexternamente por dos crestas estiliformes, menos marcadas en los premolares; cara interna dividida

por un pliegue profundo en dos lóbulos desiguales; una delgada capa de cemento cubre los premolares y molares; incisivos y caninos hipselodontes, premolares y molares francamente hipsodontes. Los i1-2 inclinados oblicuamente hacia adelante, según el plano interno sinfisario; un surco interno divide las coronas en dos, el que desaparece en los estados avanzados de desgaste; i3 y c1 subiguales, de coronas anchas y convexas externamente, con un amplio surco interno; i3 interno respecto al i2; c1 interno respecto al i3; p1 interno respecto al c1; p1-p2 pequeños, con raíces simples, cónico-cilíndricas y de coronas elípticas; p2 y demás molariformes inclinados respecto al eje de la serie, en dirección opuesta a la de los incisivos, canino y p1, de manera que el margen anterior de cada uno se sobrepone externamente al diente que le precede; p2-4 sucesivamente más grandes, no molariformes; p3-4 con dos surcos perpendiculares opuestos, dividiéndolos en dos lóbulos desiguales, uno anterior muy grande y otro posterior más pequeño, subtriangular y desplazado internamente. Molares bilobulados por dos surcos –el externo más profundo– con el lóbulo posterior más grande; m3 con un surco más, externo, amplio y otro interno profundo, que insinúan un tercer lóbulo. Todos los molariformes inferiores hipsodontes, con una cubierta de cemento. Cráneo con el dorso inclinado gradualmente hacia adelante desde una región parietal elevada, con una caída más o menos brusca hacia atrás; diámetro natio-borde posterior de las órbitas aproximadamente igual a la distancia borde posterior órbitas-cresta lambdoidea; órbitas centrales, de moderado tamaño y ampliamente abiertas hacia atrás; maxilar formando totalmente la superficie inferior del arco cigomático y la parte anterior e inferior de la órbita; nasales medianos, acuminados atrás, con la sutura con el frontal por delante de las órbitas; malar restringido al arco cigomático; porción radicular del proceso temporal del escamoso, gran parte del escamoso y el mastoideo dilatados; con celdillas intercomunicadas entre sí y con la cavidad timpánica; porción dilatada posterior del escamoso y el mastoideo firmemente unidas y expuestas en el occipucio; cóndilos occipitales oblicuos y de forma semicilíndrica; bullas timpánicas más o menos fusionadas con el basioccipital. Cuerpos mandibulares completamente fusionados; rama horizontal con una prominente convexidad bajo

el m3; ángulo mandibular muy atrás del cóndilo, con el borde libre fuertemente incurvado, encerrando una profunda fosa submaxilar; fosa masetérica poco profunda, de forma casi circular; proceso coronoides delgado, agudo y sobre el nivel del cóndilo; cóndilos ovals, más anchos externamente que internamente y casi planos, con una porción posterior que encaja en la fosa postglenoidea del cráneo.

Protypotherium antiquum Ameghino 1885

Lámina 28

Protypotherium antiquum Ameghino 1885: 81; 1887: 415; 1889 (vol. 7): 214; Bond y López 1998: 282; Cione *et al.* 2000: 221.

Holotipo de *Protypotherium antiquum*: está perdido, fragmento mandibular sin dientes con parte de la sínfisis.

Distribución geográfica y estratigráfica: Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis: p4 pequeño con talónido subtriangular, menor que el trigónido y orientado lingualmente. Los m1-m2 similares, con trigónido y talónido de igual tamaño y separados por un ectofléxido marcado opuesto a un surco menos marcado en la cara interna. El m3 es más grande, trilobulado por dos surcos externos e internos.

Comentarios: Ameghino (1882) creó el género y la especie a partir de restos procedentes del “Mesopotamiense” de Entre Ríos, permaneciendo como *nomina nuda* hasta 1885 que fueron descritos. El ejemplar tipo es una rama mandibular con los alvéolos de los dientes y parte de la sínfisis que se encuentra actualmente perdido. Ameghino (1885) argumentó que por la forma de la mandíbula conservada se trataba de un animal parecido al *Tyotherium* Bravard 1857 (=

Mesotherium Serrés 1867, Mesotheriidae) pero mucho más pequeño. En ese mismo trabajo (Ameghino 1885), indicó que Roth había colectado en las barrancas del Paraná un fragmento de mandíbula con dientes que indiscutiblemente correspondía a *Protypotherium antiquum*. Este es el único ejemplar revisado (calco MACN A-1288) asignable a la especie en cuestión.

Material referido: fragmento mandibular derecho con p4-m3 hallado por Roth en las barrancas del río Paraná, depositado actualmente en el Museo de Copenhague (Dinamarca). En el MACN se encuentra un calco del mismo: MACN A-1288.

Descripción

El p4 es el más pequeño de los cuatro dientes. Está dividido en un trigónido más grande que el talónido por un hipofléxido marcado, opuesto a otro surco interno menos destacado. El talónido es subtriangular e inclinado lingualmente. Los m1-m2 son muy similares y casi de igual talla (tabla 8.2.7.1). Ambos lóbulos (trigónido y talónido) son de tamaño equivalente, presentan la cara externa en ángulo agudo y están separados por un hipofléxido marcado, opuesto a otro surco interno acompañado de una arista longitudinal formada por el metacónido. El talónido en ambos molares es algo cóncavo lingualmente. El m3 es de mayor tamaño y está dividido en tres lóbulos por dos surcos externos bien marcados y dos internos más suaves.

Discusión

El género *Protypotherium* se registra desde la Edad Colhuehuapense (Mioceno inferior) hasta el “Mesopotamiense” (Mioceno superior) (Bond y López, 1996). La concepción del género está basada fundamentalmente en material de la Edad Santacrucense (Mioceno temprano) de Patagonia, donde es muy abundante (Sinclair, 1909; Tauber, 1996; Bond y López, 1996, 1998; Cassini *et al.*, 2012) y se reconocen las especies *P. australe*, *P. praeutilum* y *P. attenuatum*. Para los niveles chasicuenses de la Fm. Arroyo Chasicó (Mioceno tardío temprano) de

Buenos Aires, se han descripto *P. distinctum* y *P. minutum* (Cabrera y Kraglievich 1931; Bond y López, 1996, 1998) y de los niveles fosilíferos del “Mesopotamiense” de Entre Ríos (Mioceno tardío) proviene la especie tipo, *P. antiquum*.

Bond y López (1998) reasignaron *Notopachyrukhos tambuttoi* Rusconi 1933 (PVL 550, m3 derecho con poco desgaste) a *Protypotherium* sp.; el espécimen procede de los niveles puelchenses de Buenos Aires (Fm. Puelche), correlacionables con dudas al “Mesopotamiense” de Entre Ríos.

En general, MACN A-1288 comparte con *P. attenuatum* (MACN A- 627 a 629) de la Fm. Santa Cruz las características genéricas para los premolares y molares inferiores. El taxón santacrucense presenta menor desgaste y, en consecuencia, el hipofléxido penetra más en la corona de los molares. El p4 de *P. attenuatum* presenta más marcado el surco lingual que separa el trigónido del talónido. Los premolares y molares de *P. attenuatum* presentan fosétidas en el centro del trigónido y del talónido, característica que no se aprecia en *P. antiquum* quizá debido al mayor desgaste. El m3 MACN A-627 tiene poco marcado el surco externo posterior, por lo que el tercer lóbulo está apenas insinuado, mientras que en MACN A-1288 este surco es más profundo y el tercer lóbulo es evidente. Los ejemplares MACN A- 627, 628 y 629 son más pequeños que MACN A-1288 (tabla 8.2.7.2).

El m3 de *Protypotherium antiquum* comparte con *Protypotherium* sp. PVL 550 la presencia de un surco posterolabial y una arista lingual formada por el metacónido y delimitada posteriormente por un profundo surco. Sin embargo, se diferencian porque PVL 550 tiene menos marcado el surco posterolabial, más aguda la región del hipoconúlido, carece de un paracónido desarrollado, presente en *P. antiquum*, y es de tamaño menor.

Munizia Kraglievich 1931

Munizia Kraglievich 1931: 261; Patterson 1934: 136; Simpson 1945: 129; Paula Couto 1979: 416; Cifelli 1985: 257; 1993: 209; Cione *et al.* 2000: 221.

Especie tipo: *Munizia paranensis* Kraglievich 1931.

Distribución geográfica y estratigráfica: Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis (modificada de Kraglievich, 1931): tamaño mayor a *Protypotherium antiquum* y comparable a *Eutypotherium lehmannitschei*. Cuatro? premolares superiores. Serie premolo-molar convexa externamente e imbricada. P3-P4 y en menor medida M1 con un pliegue de esmalte en la cara anteroexterna, dirigido oblicuamente hacia atrás con una arista paralela destacada por una depresión externa posterior. Premolares de sección triangular, proporcionalmente más largos que los de *Protypotherium*, con un surco lingual posterior, estrechos adelante y más anchos gradualmente hacia atrás. Molares similares a *P. australe*, pero M1 con un surco en la pared posterior. Molares de sección trapezoidal, decrecen en tamaño de M1 a M3, ángulo anteroexterno agudo y saliente; cara anterior plana y oblicua e interna bilobada por un surco profundo. Región posterior del M3 más estrecha que en M1-M2. Paladar amplio y excavado como en *Protypotherium*; final anterior de la sutura ojival en forma elíptica. La apófisis cigomática maxilar y el hueso yugal forman una expansión lameliforme limitada por un borde externo plano y reflejado hacia abajo. Piso de la órbita semejante a *Hegetotherium*, *Pachyrucos*, *Eutypotherium* y *Mesotherium*.

Munizia paranensis Kraglievich, 1931

Lámina 28

Munizia paranensis Kraglievich 1931: 261; Paula Couto 1979: 416; Cifelli 1993: 209; Cione *et al.* 2000: 221.

Holotipo: MACN 4004, fragmento de maxilar izquierdo con P3-M1 y alvéolos de M2-M3, actualmente perdido.

Distribución geográfica y estratigráfica: Barrancas del río Paraná, Entre Ríos. “Mesopotamiense”, base de la Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío).

Diagnosis: igual que la del género por monotipia.

Comentarios: Kraglievich (1931) creó el género y la especie *Munizia paranensis* dentro de los Interatheriidae; consideró que la combinación de la morfología molar, similar a *Protypotherium*, y la órbita como en hegetotéridos y en mesotéridos, justificaban su separación en una subfamilia distinta que denominó Muñizinae (*sic*).

Posteriormente, otros autores lo consideraron dentro de la familia Hegetotheriidae (Patterson, 1934; Simpson, 1945; Paula Couto, 1979), hasta que Cifelli (1985, 1993) volvió a ubicarlo entre los Interatheriidae, tal como se mantiene actualmente.

En vista de que no han aparecido nuevos ejemplares asignables a este taxón, no se puede ser más concluyente y, en virtud de las características señaladas, se mantiene como un género y especie válidos.

Descripción

Kraglievich (1931) realizó una detallada descripción del ejemplar y, dado que en esta Tesis no se pudo estudiar ni comparar el espécimen directamente, se ha corroborado lo señalado por el autor.

Discusión

La característica indicada por Kraglievich (1931) para *Munizia paranensis*, acerca de la presencia de un pliegue anterolabial en P3-M1, se puede observar en *Protyotherium australe* (FMNH P 12059, YPM-VPPU 15363), donde es más profundo. Los P3-P4 de *M. paranensis* presentan el ectolofo más plano y son de sección subtriangular respecto a *P. australe*. En ambos, el contorno de M1 es trapezoidal pero *M. paranensis* se distingue porque la pared posterior presenta un pliegue, ausente en FMNH P 12059 y en YPM-VPPU 15363. Además, si bien la figura de Kraglievich (1931: 264, fig.4) muestra algunos accidentes en la corona de P3-M1, no se aprecian las fosetas accesorias observadas en *P. australe* (más destacadas en FMNH P 12059).

Los premolares de *Interatherium robustum* Ameghino 1887 (FMNH P 13057, FMNH P 13060 y MPM-PV 3471) difieren de los de *M. paranensis* porque presentan un surco lingual profundo que los divide en dos lóbulos, al tiempo que en el segundo este surco apenas está marcado. Además, los M1 presentan el ectolofo dividido por un surco medio que no se observa en *M. paranensis*. Asimismo, carecen (como en *P. australe*) del pliegue en la pared posterior, presente en *M. paranensis*.

Las diferencias con *Cochilius volvens* Ameghino 1902 (AMNH P 29651) son también notables. Los premolares tienen un surco lingual muy marcado –al igual que *I. robustum*– que apenas está desarrollado en *M. paranensis*. Además, el surco de *C. volvens* se distingue del de *I. robustum* porque es más abierto y en el centro presenta un pequeño lóbulo adquiriendo forma de M. También se distingue de *M. paranensis* e *I. robustum* en que el pliegue anterolabial es mucho más profundo. El M1 presenta el ectolofo más plano que en *M. paranensis*, el protolofo más convexo y carece del surco en la pared posterior.

El arco cigomático en *Munizia paranensis* comienza en la parte anterior del P4 y culmina a la mitad del M3. En el ejemplar YPM-VPPU 15363 de *Protytherium australe*, el arco comienza en la mitad del P4 y culmina en la parte posterior del M2, mientras que en FMNH P 12059 comienza en la parte anterior del M1 y termina casi a la mitad del M3. En los ejemplares de *Interatherium robustum* (FMNH P 13057, FMNH P 13060 y MPM-PV 3471), el arco cigomático comienza al mismo nivel que en *M. paranensis*, pero termina a la altura del M2. Finalmente, en el ejemplar AMNH P 29651 de *Cochilius volvens* el arco comienza entre P3 y P4 y alcanza la región posterior del M2. Por tanto, el arco cigomático de *M. paranensis* presenta mayor extensión anteroposterior (39 mm, medido desde el orificio de acceso al conducto suborbitario hasta la escotadura posterior) que los otros taxones comparados.

Conclusiones

El estudio de numerosos restos de notoungulados de la familia Toxodontidae procedentes de “Mesopotamiense” de Entre Ríos (en su mayoría dientes aislados y algunos fragmentos de mandíbulas y maxilares) permite reconocer los siguientes taxones: *Dinotoxodon paranensis*, *Stenotephanos plicidens*, *Haplodontherium wildei* y cf. *Pisanodon*. En la mayoría se crearon y/o ampliaron las diagnósisis.

En el caso particular de *Stenotephanos*, se ha propuesto una serie de sinonimias que se resumen a continuación. El holotipo de *Toxodon virgatus* (M1, MAS PALEO-VERT 501, *Palaeotoxodon? virgatus* en Cione *et al.* 2000: tab. 1) se reunió en una misma entidad taxonómica con el M3 (MLP M-193) de *Stenotephanos plicidens*. El premolar inferior (MACN A-1545, calcotipo de *Eutomodus elautus*) presenta una conformación general similar al de las otras especies reconocidas para el género “*Xotodon*” y por una correlación de tamaños se agrupó en un mismo taxón junto al resto de las piezas. El m3 joven MLP M-192 (calcotipo de “*Xotodon*” *foricurvatus*) presenta la curvatura externa típica presente en otros ejemplares adultos estudiados y en el holotipo de “*X*”. *doellojuradoi*.

Además, comparten con las especies tradicionales de “*Xotodon*” otra característica fundamental como el paracónido corto y extendido lingualmente. Por lo tanto, dado que la especie tipo del género *Xotodon* Ameghino 1887 (*X. fornicurvatus*) se sinonimiza en esta Tesis con *S. plicidens*, especie tipo de *Stenotephanos* Ameghino 1886, ambos nombres genéricos entran en sinonimia, permaneciendo *Stenotephanos* como género válido por prioridad de año. En consecuencia, las especies válidas de *Xotodon* pasan a *Stenotephanos*: *S. cristatus* de Catamarca, *S. prominens* y *S. ambrosseti* de Monte Hermoso (Buenos Aires) y *S. major* de Mendoza.

Respecto de la lista presentada en Cione *et al.* (2000: 221), el número de especies reconocidas para esta familia se redujo notablemente (de 12 a 3) y se reconocieron dos ejemplares como cf. *Pisanodon*. Estos resultados ratifican la hipótesis inicial (ver pág. 22) que sostiene que la diversidad de ungulados está sobreevaluada.

Un conjunto de ejemplares ha sido identificado como Toxodontinae indet. en virtud de la dificultad de reconocer las características diagnósticas señaladas para el resto de los taxones de esta subfamilia en Entre Ríos y de otras regiones sudamericanas.

Algunos taxones nominales procedentes del “Mesopotamiense” de Entre Ríos se consideraron *nomina dubia* en vista de que han sido fundados en base a material fragmentario, escaso, que no han podido ser hallados en las colecciones revisadas o no presentan características particulares que permitan asignarlos con seguridad a ninguna de las especies reconocidas para estos niveles terciarios.

El análisis filogenético de la familia Toxodontidae, mediante la utilización de pesos implicados ($k=3$), arrojó dos árboles más parsimoniosos de 184 pasos cada uno con índices de consistencia (CI) y retención (RI) de 0,46 y 0,64 respectivamente.

Respecto a las relaciones filogenéticas de los taxones “Mesopotamienses”, **Stenotephanos** aparece formando un clado con *Nonotherium*. **Dinotoxodon** aparece formando un clado con *Toxodon* y compartiendo tres sinapomorfías (26⁰, 34¹, 47⁰).

En el árbol 1 (fig. 24), **Pisanodon** aparece formando un clado con *Pericotoxodon* (nodo 16), pero en el árbol 2 (fig. 25) presenta una posición más basal dentro de los Toxodontinae y se relaciona con *Palyeidodon* y *Gyrinodon*. Finalmente, **Haplodotherium** está relacionado con *Paratrigodon* y *Trigodon*.

En el suborden Typotheria se mantienen las especies de interatéridos *Protypotherium antiquum* y *Munizia paranensis*. En el primer caso, un calco del MACN manifiesta características distintivas que acreditan su validez, aunque no se hayan encontrado nuevos restos procedentes de los niveles “mesopotamienses”. En el caso de *Munizia paranensis*, si bien el ejemplar tipo está perdido, la detallada descripción brindada por Kraglievich (1931) permite mantenerlo como válido.

5- BIOCROLOGÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA

Biocronología/bioestratigrafía

En distintos continentes se ha reconocido la utilidad de los fósiles de mamíferos como indicadores cronológicos relativos (Cione y Tonni, 2005), hecho que generó la elaboración de diferentes esquemas biocronológicos. Así, la escala de tiempo local sudamericana del Cenozoico continental está basada en la secuencia estratigráfica portadora de abundantes mamíferos que aflora en la parte austral de América del Sur (Pascual *et al.*, 1965; Marshall *et al.*, 1983, 1984, Cione y Tonni, 2005).

El completo registro fósil de mamíferos terrestres ha permitido subdividir el Cenozoico continental en unidades biocronológicas, basadas en asociaciones únicas de taxones, estados de evolución de los mismos, primera y última aparición y cambios faunísticos asociados a través del tiempo (Pascual *et al.*, 1965; Patterson y Pascual, 1972; Marshall, 1985; Marshall *et al.*, 1983; Pascual *et al.*, 1996; Linares, 2004). En América del Sur, estas unidades se conocen como “edades mamífero” (en inglés SALMAs, South American Land Mammal Ages), concepto propuesto por Savage (1962) y adoptado por Pascual *et al.* (1965, 1966) para definir aquellas al sur del continente, excepto la Edad Laventense, definida en Colombia (Linares, 2004). El sustento de este esquema es estrictamente biocronológico.

Por otra parte, la consolidación de un esquema cronológico con base bioestratigráfica para el Cenozoico continental de América del Sur (que permita discernir los diferentes pisos/edades) requiere de un número cada vez más creciente de dataciones absolutas sobre unidades litoestratigráficas bien delimitadas (Remane *et al.*, 1996). Estos requisitos no han podido cumplirse adecuadamente hasta el momento en el estudio de gran parte de las secuencias

del Neógeno sudamericano, resultando en esquemas cronoestratigráficos cuyas unidades presentan controvertidos límites. Así por ejemplo, la base del Huayqueriense (i.e., el límite entre las edades Chasiquense/Huayqueriense) fue tradicionalmente localizada alrededor de los 9 Ma y su techo a los 6,8 Ma (Flynn y Swisher, 1995; Cione *et al.*, 2000; Reguero y Candela, 2011), pero recientemente el límite Huayqueriense/Montehermosense se localizó en torno a los 5,3 Ma (Verzi y Montalvo, 2008; Verzi *et al.*, 2008).

Las características del “Conglomerado osífero” (i.e., ausencia de fechados absolutos; falta de fósiles de ungulados en los niveles marinos infrayacentes de la Fm. Paraná y en los suprayacentes de la misma Fm. Ituzaingó) no permiten evaluar el significado bioestratigráfico de los taxones registrados. Sin embargo, en este estudio se intenta evaluar el significado biocronológico de los ungulados “mesopotamienses” y si éste es coincidente con la información provista por otros grupos de mamíferos (e. g. Reguero y Candela, 2011; Brandoni, en prensa) en el contexto de los esquemas biocronológicos, cronoestratigráficos y geocronológicos más recientes disponibles para el Cenozoico tardío de la Argentina (Reguero y Candela, 2011; Bonini *et al.*, 2012).

La edad de los niveles inferiores de la Fm. Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, deducida a partir de su contenido paleontológico, ha tenido diferentes interpretaciones.

Reig (1957) afirmó que la mezcla de la fauna “Mesopotamiense” es producto de la acumulación de fósiles de origen secundario correspondiente a elementos pan-santacruceños, araucanos y pan-pampeños. Indicó que los fósiles miopliocénicos fueron removidos, retransportados, mezclados y redepositados durante la depositación de las arenas de la Formación Ituzaingó (Fm. Entre Ríos para Reig, 1957, p. 225). En base al registro de roedores del género *Myocastor* Kerr, 1792 y *Lagostomus* Brookes, 1828, didélfidos de los géneros *Philander* Tiedemann, 1808 y *Chironectes* Illiger, 1811 y, presumiblemente cérvidos, Reig concluyó que la antigüedad de la “Fm. Entre Ríos” no podía ser anterior al Eocuartario antiguo. No obstante, la revisión taxonómica reciente de los taxones que Reig (1957) consideró para su datación reveló que no corresponden a las

especies modernas que él presumía, como es el caso de los roedores (Candela y Noriega, 2004; Rasia y Candela, 2010) y los marsupiales (Goin *et al.*, en prensa), o su registro nunca fue confirmado (*e.g.*, cérvidos).

Pascual y Odreman Rivas (1971, 1973) le adjudicaron a la fauna "Mesopotamiense" una edad pliocena, con la importante salvedad de que utilizaban el concepto de "Plioceno largo", con la base en 10 Ma.

Pascual (1970) y Pascual y Odreman Rivas (1971) indicaron que la fauna del "Mesopotamiense" tiene afinidades con aquéllas de las Edades Mamífero Chasiquense, Huayqueriense y Montehermosense, e inclusive consideraron que habría formas características de la Edad Mamífero Santacrucense que interpretaron como removidas de su lecho original y redepositadas. Bondesio *et al.* (1980) y Scillato-Yané (1980, 1981), entre otros, también reconocieron afinidades de los taxones del "Conglomerado osífero" con aquéllos de las edades Chasiquense, Huayqueriense y Montehermosense, referidas al lapso Mioceno tardío–Plioceno temprano (Cione y Tonni, 2005). No obstante, todos los autores, coincidieron en que la mayor cantidad de formas del "Mesopotamiense" se relacionan con aquéllas propias del Huayqueriense (Mioceno tardío).

Cione *et al.* (2000) realizaron un estudio comparativo de los registros de mamíferos de la Fm. Ituzaingó y de otras secuencias referidas tradicionalmente a la Edad Huayqueriense. Las correlaciones establecidas con las asociaciones faunísticas de la Formación Andalhuala en la provincia de Catamarca, junto con aquellas de las formaciones "Epecuén" y Cerro Azul de la región Pampeana, estuvieron basadas en las primeras apariciones y en los registros compartidos de varios taxones de mamíferos principalmente a nivel genérico (Cione *et al.*, 2000, p. 214; tablas 1–3). Estos autores señalaron que el "Conglomerado osífero" comparte las siguientes primeras ocurrencias de mamíferos con: **a)** la Fm. Andalhuala: *Myocastoridae*, *Parahoplophorus* Castellanos, 1932, *Pyramiodontherium* Rovereto, 1914, *Pronothrotherium* Ameghino, 1907, *Sphenotherus* Ameghino, 1891, Neuryurini (*Urotherium* Castellanos, 1926) y *Xotodon* Ameghino, 1887; **b)** localidades huayquerienses en las provincias de Buenos Aires y La Pampa: *Caviodon* Ameghino, 1885, *Protabrocoma* Kraglievich, 1927, *Phohophorus?*,

Tetrastylomys Kraglievich, 1926 y *Zygolestes* Ameghino, 1898; y **c)** ambas, la Fm. Andalhuala y las localidades bonaerenses y pampeanas ya citadas: *Thylacosmilus* Riggs, 1933, *Macroeuphractus* Ameghino, 1887, Doedicurinae (*Eleutherocercus* Koken, 1888), *Kiyutherium* Francis y Mones, 1965, *Palaeocavia* Ameghino, 1889, *Promacrauchenia?* y Carnivora (*Cyonasua* Ameghino, 1885). Según los autores, varios de estos taxones son desconocidos para unidades o niveles más antiguos, por ejemplo de la Edad Chasiquense.

En base a las relaciones estratigráficas existentes, Cione *et al.* (2000) concluyeron que la fauna del “Conglomerado osífero” parece ser de Edad Huayqueriense, correlacionable con el Tortoniano de la escala internacional (11,6–7,2 Ma; Anexo, pág. 30).

Sin embargo, nuevos análisis de las relaciones paleobiogeográficas y de las correlaciones cronológicas de la fauna de vertebrados del miembro inferior de la Fm. Ituzaingó resultan ser menos definitivas, dado que es posible que dicha asociación faunística haya comenzado a establecerse en tiempos previos al Huayqueriense (Brandoni, 2009; 2011; en prensa).

Finalmente, los estudios paleobotánicos han considerado a la Fm. Ituzaingó como de edad Plioceno–Pleistoceno (Anzótegui y Acevedo, 1995; Brea y Zucol, 2007; Franco, 2009; entre otros), aunque sin explicitar los fundamentos de tal asignación temporal.

En el caso particular de los ungulados (Litopterna y Notoungulata), se confeccionó un cuadro comparativo (cuadro 1) a los fines de visualizar posibles correlaciones entre las unidades portadoras de los taxones objeto de estudio, en base a los taxones compartidos, entre el miembro inferior de la Fm. Ituzaingó y los de otras unidades geológicas pertenecientes al Mioceno tardío de Argentina. Las unidades consideradas son: Fm. Arroyo Chasicó (Edad Chasiquense, Buenos Aires), niveles basales de la Fm. Andalhuala y Fm. Chiquimil (Edad Huayqueriense, Catamarca) y Fm. Cerro Azul (Edad Huayqueriense, La Pampa y Buenos Aires). Asimismo, se incluyeron las formaciones Corral Quemado

(Catamarca) y Monte Hermoso (Buenos Aires) referidas al Plioceno temprano (Edad Montehermosense).

Taxones	Fm. Itz.	Fm. A° Ch.	Fm. And.	Fm. Chiq.	Fm. C Q.	Fm. C Az.	Fm. M H.
Litopterna							
Proterotheriidae							
<i>Proterotherium</i>	X						
<i>Neobrachytherium</i>	X	X	X?		X		
<i>Brachytherium</i>	X						
<i>Diadiaphorus</i>	X						
Macraucheniidae							
<i>Scalabriniherium</i>	X		X			X?	
<i>Oxydontherium</i>	X						
<i>Paranauchenia</i>	X	X					
<i>Cullinia</i>	X	X					
<i>Promacrauchenia</i>	X		X		X	X	X
Notoungulata							
Toxodontidae							
<i>Dinotoxodon</i>	X						
<i>Haplodontherium</i>	X						
<i>Stenotephanos</i>	X		X	X	X		X
<i>Pisanodon</i>	X	X				X	
Interatheriidae							
<i>Protypotherium</i>	X	X					
<i>Munizia</i>	X						

Cuadro 1: Distribución comparativa de los Litopterna y Notoungulata “mesopotamienses”. Fm. Itz: Formación Ituzaingó, Fm. A° Ch.: Formación Arroyo Chasicó, Fm. And.: Formación Andalhuala, Fm. Chiq.: Formación Chiquimil, Fm. CQ.: Formación Corral Quemado, Fm. CAz.: Formación Cerro Azul, Fm. MH.: Formación Monte Hermoso.

En el miembro inferior de la Fm. Ituzaingó la diversidad de ungulados es de 15 géneros con una especie cada uno, 9 de ellos corresponden a Litopterna y 6 a Notoungulata (cuadro 1).

Entre los Litopterna de la familia Proterotheriidae el género *Neobrachytherium* está representado en Entre Ríos con la especie *N. ameghinoi* y en la Fm. Arroyo Chasicó con *N. ullumense* (ver Cerdeño, 2003). Según Soria (2001), este género también se ha reconocido en la Fm. Corral Quemado de

Catamarca con las especies *N. morenoi* y *N. intermedium*. Cabe destacar que la cita de Reguero y Candela (2011) de *Brachytherium* (*B. morenoi* y *B. laternarium*) para la Fm. Andalhuala de Catamarca es probable que corresponda en realidad al género *Neobrachytherium*. No obstante, en vista de que los ejemplares no han sido revisados se considera su presencia con dudas en esta formación.

Los géneros *Brachytherium* y *Diadiaphorus* no presentan registros en las restantes formaciones consideradas.

Respecto a los Litopterna de la familia Macraucheniidae, los resultados de esta Tesis indican que el género *Scalabrinitherium* podría estar presente en sedimentos de la Fm. Cerro Azul (La Pampa); no obstante, los restos que justifican su registro son escasos y poco significativos, por lo que no se puede ser concluyente al respecto. La información acerca de la presencia de este taxón en la Fm. Andalhuala se obtuvo de Perea *et al.* (1994) y Perea (2005).

El género *Paranauchenia* se considera presente en la Fm. Arroyo Chasicó a partir de los resultados de esta Tesis. El estudio del holotipo de *Theosodon hystatus* (MLP 29-IX-1-75) corrobora la opinión de Bond y López (1995) quienes consideran que esta especie no corresponde al género *Theosodon*. Esta idea se ve apoyada por el análisis filogenético que agrupa en un mismo clado a *Paranauchenia denticulata*, del “Mesopotamiense” y a “*T.* *hystatus*”, de la Fm. Arroyo Chasicó (Schmidt y Ferrero, 2012), por lo que se propone aquí la nueva combinación *P. hystata* (Cabrera y Kraglievich, 1931) (ver pág. 204).

La confirmación en esta Tesis de la presencia del género *Cullinia* en los niveles “Mesopotamienses” indica que es otro de los taxones compartidos con la Fm. Arroyo Chasicó.

La presencia del género *Promacrauchenia* ha sido reconocida en varias formaciones Huayquerienses y Montehermosenses (Cione *et al.* 2000; Reguero y Candela, 2011; Brandoni, en prensa).

Entre los Notoungulata de la familia Toxodontidae, los resultados sistemáticos de esta Tesis indican que la presencia de *Stenotephanos* (nombre

válido para aquellas especies reconocidas tradicionalmente como *Xotodon*) en el “Mesopotamiense” de Entre Ríos es compartida con la mayoría de las formaciones consideradas (Cione *et al.* 2000; Reguero y Candela, 2011; Brandoni, en prensa), excepto con las formaciones Cerro Azul y Arroyo Chasicó.

El género *Pisanodon*, originalmente identificado en la Fm. Arroyo Chasicó (Zetti, 1972), ha sido reconocido también en la Fm. Cerro Azul (Zetti, 1972; Brandoni, en prensa); en esta Tesis, se establece su presencia en la Fm. Ituzaingó, ampliando así la distribución geográfica del taxón durante el Mioceno tardío.

En vista de que el género entrerriano *Toxodontherium* se considera *nomen dubium* según los resultados de esta Tesis, es necesario revisar las referencias a este taxón en las formaciones Andalhuala (Kraglievich, 1940c; Cione *et al.* 2000, Reguero y Candela, 2011) y Chiquimil (Brandoni, en prensa).

Entre los Notoungulata de la familia Interatheriidae, la presencia del género *Protypotherium* es compartida con la Fm. Arroyo Chasicó (Cione *et al.*, 2000; Brandoni, en prensa).

Los géneros de notoungulados *Haplodontherium* (Toxodontidae) y *Munizia* (Interatheriidae) sólo están presentes en los niveles inferiores de la Fm. Ituzaingó de Entre Ríos (cuadro 1; Cione *et al.* 2000; Brandoni, en prensa).

A partir del cuadro 1 se puede observar que taxones como *Promacrauchenia* o *Stenotephanos* están representados ampliamente en el Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina, registrándose en las provincias de Entre Ríos, Catamarca y Buenos Aires.

Las comparaciones efectuadas indican que la fauna de ungulados “mesopotamienses” está representada por taxones registrados en tres edades mamífero diferentes (Chasiquense, Huayqueriense y Montehermosense). No obstante, presenta las mayores coincidencias con aquella de la Fm. Arroyo Chasicó (5 géneros), seguida por la Fm. Andalhuala (con 4 géneros y uno con dudas), la Fm. Corral Quemado (3 géneros), la Fm. Cerro Azul (3 géneros, uno

con dudas), la Fm. Monte Hermoso (2 géneros) y la Fm. Chiquimil (un género en común).

Pascual (1970) y Pascual y Odreman Rivas (1971) consideraron la posibilidad de que en los niveles “mesopotamienses” se encuentren taxones de raigambre santacrucense. Según los resultados sistemáticos presentados, entre los ungulados, se reconoce la presencia del género santacrucense *Diadiaphorus* (Litopterna, Protheroheriidae) en los niveles inferiores de la Fm. Ituzaingó. No obstante, el espécimen en el que está basado el registro es único y fragmentario (molar superior incompleto, MACN A-5866).

Como se expresó más arriba, el “Mesopotamiense” ha sido tradicionalmente referido a la edad Huayqueriense; sin embargo, nuevos estudios (Brandoni, en prensa; Candela *et al.* en prensa) apoyan la probabilidad de que su depositación haya empezado en tiempos chasiquenses. Teniendo en cuenta los controvertidos límites entre las edades del Neógeno sudamericano (Brandoni *et al.*, 2012), se podría generalizar expresando que toda la evidencia paleomastozoológica, apoyada por los ungulados en particular, indica que el miembro inferior de la Fm. Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos corresponde al Mioceno tardío.

Por lo expuesto, la hipótesis biocronológica propuesta en esta Tesis que sostiene que el conjunto faunístico “mesopotamiense” constituye una asociación sincrónica particular desarrollada durante el Mioceno tardío, en la que convivieron formas idénticas o muy próximas a las presentes anterior (i.e. *Diadiaphorus*) o posteriormente (i.e. *Promacrauchenia*) en otras áreas geográficas queda corroborada.

Paleobiogeografía

Los aspectos paleobiogeográficos aquí analizados resultaron de comparar los registros de ungulados del “Mesopotamiense” de Entre Ríos con los reportados en otras áreas del actual territorio argentino y con aquellos presentes en regiones

más distantes del subcontinente (Venezuela, Brasil y Uruguay; ver Latrubesse *et al.*, 2010).

La ingesión/regesión del “Mar Paranense” ocupó gran parte de la cuenca Chaco-Paraná, incluyendo amplios sectores de la Mesopotamia (Uliana y Biddle, 1988; Aceñolaza, 2000, 2004; Hernández *et al.*, 2005), y produjo la depositación de la Fm. Paraná. Esta gran masa de agua constituyó una importante barrera para la fauna continental, especialmente la de vertebrados terrestres, cuya libre circulación quedó interrumpida en tiempos que van al menos desde el Mioceno medio al tardío. En esta época se habría mantenido, a grandes rasgos, la separación biogeográfica entre las áreas emergidas de la Pampasia más austral, el NO argentino y la Mesopotamia oriental.

Con la retracción del “Mar Paranense”, la depositación de la Fm. Ituzaingó representó el desarrollo de una gran cuenca hídrica con los principales aportes fluviales llegando desde el área brasílica (Aceñolaza, 2004). Según Cione *et al.* (2000), el paisaje heterogéneo controlado por uno o varios ríos, el desarrollo de vegetación variada en un área reducida y la presencia de áreas vecinas abiertas, permiten entender la elevada diversidad de vertebrados terrestres registrada en el “Conglomerado osífero” (véase también Candela *et al.*, aceptado; en prensa).

Como se señaló en la sección anterior, los resultados sistemáticos a nivel genérico indican que las mayores coincidencias se dan con la fauna pampeana de la Fm. Arroyo Chasicó (Buenos Aires); no obstante, existen diferenciaciones específicas. En este sentido, el género *Neobrachytherium* está representado en la Fm. Ituzaingó por *N. ameghinoi*, pero en la Fm. Arroyo Chasicó se conoce por *N. ullaumense*. De igual forma, *Paranauchenia* está presente en Entre Ríos con *P. denticulata* y en Chasicó con *P. hystata*. Los géneros *Cullinia* y *Pisanodon* no están determinados específicamente, pero los ejemplares estudiados en esta Tesis difieren de las especies tipo (*C. levis* y *P. nazari*) reconocidas para la Fm. Arroyo Chasicó. Finalmente, *Protypotherium* está representado en Entre Ríos por *P. antiquum*, mientras que en Chasicó están presentes *P. distinctum* Cabrera y Kraglievich, 1931 y *P. minutum* Cabrera y Kraglievich, 1931 (Marshall *et al.*, 1983,

Bond y López, 1996). Estos datos apoyan la hipótesis paleobiogeográfica planteada en este trabajo, que sostiene que, durante el Mioceno tardío, los ungulados nativos del NE argentino (Fm. Ituzaingó = “Mesopotamiense”) evolucionaron en forma independiente a sus afines pampeanos. Si bien el mayor número de géneros es compartido con aquellos presentes en la Fm. Arroyo Chasicó, las diferenciaciones específicas estarían indicando una evolución independiente entre ambas áreas. Asimismo, las especies del “Mesopotamiense” compartidas con la Fm. Cerro Azul (*Scalabrinitherium bravardi*) y la Fm. Monte Hermoso (*Promacrauchenia antiqua*) dan cuenta de la particularidad biogeográfica del NEA.

Las evidencias provistas por los mamíferos (Bond, 1986; Scillato-Yané, 1986; Vucetich; 1986, Cozzuol, 1993, 1996; Carlini *et al.*, 2000; Cione *et al.*, 2000; Candela, 2005; Candela y Nasif, 2006; Nasif *et al.*, aceptado), los reptiles (Gasparini *et al.*, 1986) y las aves (Noriega, 1994, 1995; Noriega y Agnolin, 2008) sugieren que el extremo austral de la actual región mesopotámica ya estaba definido en el Mioceno tardío como un ámbito zoogeográfico distinto al reconocido para el sector bonaerense de la región pampeana y el Centro-Oeste del país. En el mismo sentido, Pascual y Odreman Rivas (1971) sostuvieron que la Mesopotamia constituía un apéndice austral muy bien marcado del Dominio Subtropical en ese momento del Neógeno y que el incipiente río Paraná habría actuado, seguramente, como vía de poblamiento de formas norteañas.

A escala del actual territorio argentino, la profundización de los estudios geológico-paleontológicos en las regiones involucradas servirán para elucidar los procesos biogeográficos (vicariancia y/o dispersión) implicados en la evolución de la paleofauna del Terciario entrerriano. Será necesario también ajustar las edades de todas las faunas comparadas y las de sus rocas portadoras, a fin de lograr una mejor comprensión de las relaciones paleobiogeográficas entre áreas.

A escala continental, las afinidades de la paleofauna del “Conglomerado osífero” con aquellas asociaciones más o menos coetáneas del norte de América del Sur, como así también las interpretaciones acerca de la evolución fisiográfica de las grandes cuencas de drenaje durante el Mioceno (Fittkau, 1974; Grabert,

1983; Uliana y Biddle, 1988; Räsänen *et al.*, 1995; Webb, 1995; Aceñolaza, 2000, 2004; Hernández *et al.*, 2005), parecen dar fundamento a la idea de la fuerte conexión biogeográfica entre ambas regiones. Así, las reconstrucciones paleogeográficas coinciden en señalar que el desarrollo de las divisorias de aguas en el Mioceno tardío llevó a la formación de un sistema fluvial de interconexión entre las cuencas del Orinoco, Amazonas y Paraná a lo largo de una amplia faja pericratónica (Cozzuol, 1993; Cozzuol, 2006). Estas zonas pericratónicas, deprimidas y con abundante irrigación fluvial, brindaron los ricos yacimientos fosilíferos mio-pleocenos de los ríos Jurúa, Purús (Brasil), Acre (Perú, Brasil) y Urumaco (Venezuela). Dicha faja, constituyendo un complejo paleoambiental de humedales con alternancia de áreas boscosas y otras más abiertas, habría actuado como corredor faunístico para el ingreso de formas septentrionales de estirpe intertropical a latitudes australes como las de Paraná e incluso Puerto Arazatí y Kiyú (Uruguay).

La última síntesis general acerca del registro de las faunas sudamericanas del Mioceno tardío corresponde a Latrubesse *et al.* (2010, tab. 7) e incluye información referida a la Formación Solimões (Acre, Brasil), la Formación Urumaco (Venezuela), la Formación Ituzaingó (“Mesopotamiense”; Entre Ríos, Argentina) y refieren, además, la fauna del Mioceno medio de La Venta (Grupo Honda, Colombia). Las tres primeras son consideradas contemporáneas y correlacionadas faunísticamente sobre la base de sus taxones compartidos. La región de La Venta presenta importantes similitudes faunísticas con las anteriores, pero es más antigua (Cozzuol, 2006).

Con el propósito de comparar los registros de ungulados entrerrianos con los de las regiones sudamericanas mencionadas en el párrafo anterior (excepto la de La Venta, Colombia, dado que no hay taxones en común), se confeccionó un nuevo cuadro (cuadro 2) donde se incluyeron, además, los niveles mio-pleocenos de Uruguay.

Taxones	Fm. Itz.	Acre	Urumaco	Uruguay
Litopterna				
Proterotheriidae				
<i>Proterotherium</i>	X	X		X?
<i>Neobrachytherium</i>	X			
<i>Brachytherium</i>	X			
<i>Diadiaphorus</i>	X			
Macraucheniidae				
<i>Scalabrinitherium</i>	X			X?
<i>Oxyodontherium</i>	X			X?
<i>Pranauchenia</i>	X			
<i>Cullinia</i>	X	X		
<i>Promacrauchenia</i>	X			
Notoungulata				
Toxodontidae				
<i>Dinotoxodon</i>	X			
<i>Haplodontherium</i>	X			
<i>Stenotephanos</i>	X			X
<i>Pisanodon</i>	X			
Interatheriidae				
<i>Protypotherium</i>	X		X	
<i>Munizia</i>	X			

Cuadro 2: comparación entre los registros de ungulados de la Fm. Itzaingó (Entre Ríos) con los de la región de Acre (Brasil), Urumaco (Venezuela) y los de los niveles miocenos de Uruguay.

En el caso de los Litopterna Proterotheriidae, Latrubesse *et al.* (2010: tabla 7) indicaron que *Proterotherium* también se halla en Brasil. Además, incluyeron a *Licaphrium* Moreno y Mercerat, 1891 (presente también en Venezuela), *Thoatherium* Ameghino, 1887b, y *Coelosoma* Ameghino, 1891, como integrantes de la fauna “Mesopotamiense”, a pesar de que estos géneros habían sido excluidos de estos niveles (Soria, 2001). Los resultados sistemáticos de esta Tesis indican que *Licaphrium* (*partim*) es sinónimo de *Brachytherium*, *Coelosoma* es sinónimo de *Diadiaphorus* y *Thoatherium* no está presente en el Terciario de Entre Ríos, coincidiendo en esta última opinión con Soria (2001).

El género *Proterotherium* también ha sido registrado en niveles miocenos de Uruguay con la especie *P. berroi* (Kraglievich, 1940a, Cione *et al.*,

2000). Sin embargo, dado que su presencia se basa en un fragmento de húmero, este registro se considera con reservas.

La abundancia de proterotéridos en los niveles inferiores de la Fm. Itzaingó respecto a otras faunas del Mioceno tardío-Plioceno de América del Sur confirma la relación de estos mamíferos (junto a los interatéridos) a ambientes húmedos y forestados (Cione *et al.*, 2000). Soria (2001) apoya la analogía de los Protheroheriidae con pequeños Artiodactyla a partir de adaptaciones a la alimentación y el desplazamiento. La dentadura típicamente braquiodonta implica que los Protheroheriidae fueron eminentemente herbívoros ramoneadores. La aprehensión de los alimentos debió efectuarse mediante la lengua con la ayuda de grandes y carnosos labios móviles, como los de ciertos Bovidae (Caprinae, por ejemplo). Solamente algunos de sus últimos representantes en el Plioceno (*Eoauchenia* y *Diplasiotherium*) alcanzaron un grado protohypsodonte indicando un probable cambio de dieta hacia el consumo de gramíneas.

A partir de la Edad Santacrucesense se observa una mayor estilización de los miembros y el alcance de una monodactilia estructural y funcional en *Thoatherium minusculum*, el cual posiblemente fue el Protheroheriidae más hábil y veloz de esta edad. Este alargamiento del miembro parece relacionado en el caso de dicha especie a la huida más efectiva, pero en otros representantes, particularmente los del Mioceno tardío-Plioceno, estaría además vinculado a la vida en hábitats más abiertos. En la Fm. Itzaingó, donde probablemente predominó un ambiente boscoso o selvático, se encuentran los últimos Protheroheriidae con el metápodo más robusto. Por su parte, en la región subandina reconocida para el Mioceno tardío por Báez y Scillato Yané (1979) y en localidades de la zona pampeana del Mioceno tardío y del Plioceno solamente se han observado los representantes más gráciles, coherente con el desarrollo de amplias praderas de la “edad de las planicies australes” (Soria, 2001).

Para los Litopterna Macraucheniiidae, Latrubesse *et al.* (2010) no indican la presencia del género *Cullinia* en el “Mesopotamiense” pero sí lo mencionan para Acre, lo que amplía el registro geográfico del taxón.

En los niveles mio-pliocenos de Uruguay, el registro del género *Scalabrinitherium* se debe a los datos de Kraglievich (1940d), Cione *et al.* (2000), Perea *et al.* (1994) y Perea (2005).

El género *Oxydontherium* y la especie *O. zeballosi* también han sido mencionados en Uruguay (Kraglievich 1940d, Cione *et al.*, 2000). No obstante, Cerdeño *et al.* (2008), quienes reconocieron a *O. zeballosi* en la Fm. Río Quinto (San Luis), ponen en duda el registro uruguayo en vista de que está basado en un metápodo y la especie fue fundada a partir de piezas dentarias.

Respecto a los notoungulados “mesopotamienses”, Latrubesse *et al.* (2010) listan la mayoría de los taxones mencionados por Cione *et al.* (2000) y que ya no se corresponden con los resultados sistemáticos presentados en esta Tesis. Tal es el caso de “*Toxodontherium*” registrado en Acre (Brasil), el que también ha sido reconocido en Uruguay (Kraglievich, 1940d). Es evidente que ambos antecedentes necesitan ser revisados en función de los nuevos aportes sistemáticos.

Según Linares (2004) y Latrubesse *et al.* (2010), el género *Protypotherium* también está presente en Venezuela, siendo posiblemente el reporte más septentrional del género en América del sur.

La presencia del género *Dinotoxodon* fuera de la provincia de Entre Ríos se reconocía en la Fm. Camacho de Uruguay (Perea *et al.* 1994; Perea, 2005). Sin embargo, Perea *et al.* (en prensa) indican que este registro se trata, en realidad, de un toxodóntido indeterminado (FC-DPV-514, cráneo y mandíbula asociados) proveniente del derrumbe de un bloque del suprayacente Miembro San José de la Fm. Raigón. Por tanto, los datos existentes restringen la presencia de *Dinotoxodon* al “Mesopotamiense”.

El género entrerriano *Stenotephanos* se reconoce en los niveles de Uruguay a partir de los restos asignados por Kraglievich a *Xotodon smaltatus* (Kraglievich, 1940d).

A partir del cuadro presentado, se puede observar que el mayor número de coincidencias en el registro de taxones se da claramente con Uruguay, aunque en la mayoría de los casos éstos se presentan con dudas (cuadro 2). Dado que la presencia de *Proterotherium* (*P. berroi*), *Scalabrinitherium* (*S. ferreriai*) y *Oxydontherium* (*O. zeballosi*) en Uruguay está basada en material postcraniano, no es posible ser concluyentes respecto a su validez, pero tampoco es viable eludir los antecedentes. Por lo tanto, se mantienen con reservas hasta que nuevos estudios ratifiquen o refuten su legitimidad.

De acuerdo con Perea *et al.* (1994), las similitudes manifestadas entre la fauna proveniente de las sedimentitas neógenas de Uruguay y el “Mesopotamiense” entrerriano evidencia connotaciones paleozoogeográficas interesantes, relacionadas con el desarrollo de un paleodominio particular en la cuenca del Paraná (Zetti, 1972; Cozzuol, 1993), como se expresó anteriormente.

Consideraciones finales

La comparación de los ungulados “mesopotamienses” con aquellos registrados en otras unidades del Mioceno tardío y Plioceno temprano de la Argentina indica un número mayor de taxones compartidos con aquellos de la Fm. Arroyo Chasicó. Más allá de estos datos, los resultados obtenidos aquí se suman a las evidencias evaluadas recientemente (Brandoni, 2011; Brunetto *et al.*, en prensa; Candela *et al.*, en prensa; Carlini *et al.*, 2000; Cione *et al.*, 2000; Cozzuol, 2006) que indican que la fauna de mamíferos “mesopotamiense”, en el contexto del análisis integral de diferentes faunas registradas en unidades del Mioceno tardío y Plioceno de la Argentina, es sin duda asignable al Mioceno tardío. Por lo tanto, el registro de los ungulados de la Fm. Ituzaingó aporta y refuerza esta hipótesis biocronológica.

Por otra parte, el conocimiento de la sistemática y distribución geográfica de los linajes de ungulados presentes en el área Mesopotámica indica que éstos tuvieron una historia biogeográfica y evolutiva diferente respecto de aquellos

linajes que evolucionaron en la región pampeana durante el Mioceno tardío, a pesar de que ambas regiones comparten taxones en común (véase más arriba). Las diferencias reconocidas en la composición taxonómica de algunos linajes (véase más arriba) son interpretadas como la expresión de historias evolutivas diferentes, indicativas a su vez de historias biogeográficas distintas. Estas diferencias, en el caso particular de *Neobrachytherium ameghinoi*, *N. ullumense*, *Paranauchenia denticulata*, *P. hystata*, *Protypotherium antiquum*, *P. distinctum* y *P. minutum*, podrían indicar fenómenos de vicarianza, una hipótesis que debe ser contrastada evaluando el conjunto de los mamíferos registrados en los sedimentos portadores junto con datos geocronológicos precisos.

Varios linajes de mamíferos, tales como los gigantes roedores neopiblémidos y eumegámidos, puercoespines, sirenios y cetáceos (Cozzuol, 1996, 2006; Latrubesse *et al.*, 2010) mesopotamienses son compartidos con faunas del Mioceno tardío del norte de América del Sur (e.g. Formaciones Solimões y Urumaco). Entre los ungulados, *Proterotherium* y *Cullinia* se suman a la lista de taxones que permiten vincular el área mesopotámica más estrechamente con el área de Acre, al igual que los Xenartros (*Promegalonyx*, *Ranculcus*, *Plohophorus*, *Paraglyptodon*, *Kraglievichia* y *Neoglyptatelus*). Esta evidencia fortalece la hipótesis de la existencia de un sistema de interconexión entre las cuencas del Amazonas y Paraná (Cozzuol, 1993; Cozzuol, 2006) y su acción como corredor faunístico. Aunque la hipótesis tradicionalmente aceptada propone a través de este corredor el ingreso de formas septentrionales de estirpe intertropical hacia latitudes australes como las de Paraná, no debería descartarse, al menos para algunos grupos como el de los ungulados, una dispersión opuesta desde las latitudes mesopotamienses hacia las más bajas intertropicales. La presencia compartida de taxones entre la Mesopotamia y Acre podría deberse a eventos de dispersión o incluso también a la persistencia de taxones ampliamente distribuidos presentes en Acre y la Mesopotamia al menos desde el Mioceno medio tardío.

La presencia selectiva de ungulados en las diferentes áreas de la Argentina y norte de América del Sur a partir del Mioceno medio y tardío se podrá comprender más ajustadamente en el marco de estudios integrados incluyendo otros linajes de

mamíferos cenozoicos sudamericanos y particularmente aquellos hallados recientemente en el Mioceno de Amazonia (Antoine *et al.* 2007, 2012).

6- CONCLUSIONES

La presente Tesis incluye la revisión sistemática detallada de los ungulados nativos del “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero”, base de la Formación Ituzaingó (Entre Ríos). Corresponden a cuatro familias: Proterotheriidae y Macraucheniidae, entre los Liptopterna, y Toxodontidae e Intertheriidae, entre los Notoungulata. El conjunto de fósiles estudiado alcanza alrededor de 900 ejemplares, gran parte de ellos inéditos.

El examen de los materiales de Proterotheriidae (la mayoría restos maxilares, mandibulares y dientes aislados) revela que pueden reconocerse cuatro especies: *Brachytherium cuspidatum*, *Neobrachytherium ameghinoi*, *Proterotherium cervioides* y *Diadiaphorus eversus*.

Se revalida *B. cuspidatum*, previamente considerado *nomen dubium* por Soria (2001), a partir de comparaciones morfológicas y métricas de su holotipo con restos asignados a *Lophogonodon gradatum*.

La distinta talla entre *Lophogonodon paranensis* y *L. gradatum*, unida a la ausencia de diferencias morfológicas, es interpretada en esta Tesis como un dimorfismo sexual intraespecífico. Esta idea se ve apoyada por los resultados de los análisis discriminantes con diferentes variables dentarias.

Se considera que *Lophogonodon paranensis* y *L. gradatum* son sinónimos e integran en el mismo taxón los restos de dentición decidua que incluyen al holotipo de *B. cuspidatum*; por tanto, como este taxón tiene prioridad, ambas especies de *Lophogonodon* son sinónimas de *B. cuspidatum* y *Lophogonodon* resulta sinónimo de *Brachytherium*.

El género *Neobrachytherium* sólo cuenta con un representante en el “Conglomerado osífero”, *N. ameghinoi*.

Proterotherium cervioides es el proterotérico más pequeño en Entre Ríos.

El resto de molar superior MACN A-5866 se reclasifica, con ciertas reservas, como *Diadiaphorus eversus*.

La comparación de la ilustración de Ameghino (1889) de *Anoplotherium americanum* con los ejemplares MACN A-11000a y MLP M-178 del Mioceno tardío

de Entre Ríos ha permitido reconocer que se trata de un M3 de un proterotérido indeterminado.

Se enmiendan las diagnósis de *Brachytherium cuspidatum*, *Neobrachytherium ameghinoi*, *Proterotherium cervioides* y *Diadiaphorus eversus*.

Se describe material de postcráneo cuya determinación más allá del nivel de familia no se pudo efectuar, dado que ninguno se presenta asociado a restos dentarios, y se compara con otros taxones determinados previamente a nivel específico.

El análisis filogenético de la familia Protheroheriidae arrojó dos árboles más parsimoniosos de 63 pasos cada uno (figs. 19 y 20), con un índice de consistencia (CI) de 0,52 y de retención (RI) de 0,70, donde *Prolicaprium specillatum* y *Proterotherium cervioides* son los taxones que varían de un lugar a otro. *Proterotherium cervioides* puede ubicarse como grupo hermano del clado formado por *Pi. migueli*, (*L. lacerum* y *Pa. scamnata*) en el árbol 1 (fig. 19) ó bien aparecer como el taxón más basal en el árbol 2 (fig. 20).

Brachytherium cuspidatum es el taxón hermano del clado que incluye a las especies del género *Neobrachytherium*, *Thoatheriopsis mendocensis*, *Diadiaphorus majusculus*, *Thoatherium minusculum*, *Eoauchenia primitiva* y *Epitherium laternarium*.

Neobrachytherium ameghinoi aparece formando un clado con *N. ullumense*, al tiempo que las otras dos especies de *Neobrachytherium* se ubican más basalmente.

Si bien *Neobrachytherium* aparece en la filogenia como un grupo parafilético, las similitudes morfológicas entre las especies reconocidas para el género son evidentes. En este sentido, proponer que *N. morenoi* y *N. intermedium* corresponderían a un género diferente es coherente con lo que se observa en la hipótesis filogenética, pero de difícil argumentación.

El estudio de los restos de macraucheníidos procedentes del “Mesopotamiense” de Entre Ríos (la mayoría restos maxilares, mandibulares, dientes aislados y en menor medida fragmentos de cráneos) permite reconocer los

siguientes taxones: *Scalabrinitherium bravardi*, *Oxydontherium zeballosi*, *Paranauchenia denticulata*, *Promacrauchenia antiqua*, cf. *Promacrauchenia* y *Cullinia* sp.

Dentro de *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium* se presentan diferencias de tallas, pero no morfológicas, que se interpretan como dimorfismo sexual. Los gráficos de dispersión apoyan esta idea. En el caso de *Scalabrinitherium*, esta interpretación lleva a considerar a *S. rothii* como sinónimo de *S. bravardi*.

Se establece la probable presencia de *Scalabrinitherium* en la Fm. Cerro Azul en la provincia de La Pampa a partir de la comparación de dos molares aislados (GHUNLPam 8233 y GHUNLPam 8146) con los restos de Entre Ríos.

El holotipo de *Mesorhinus piramydatus* es comparable al ejemplar inédito MACN PV 13671 cuya morfología coincide con la del cráneo de *O. zeballosi* de La Petra (San Luis), lo que permite confirmar con certeza la sinonimia de *M. piramydatus* con *O. zeballosi*.

Los ejemplares craneales asignados a *Promacrauchenia* sp. por Anaya y MacFadden (1995) procedentes de Inchasi, Bolivia, presentan diferencias morfológicas con aquéllos de *P. antiqua* de Monte Hermoso (Buenos Aires), *P. chapalmalense* de Barranca de Los Lobos (Buenos Aires) y con los del “Mesopotamiense” (Entre Ríos). Dichas diferencias supondrían reinterpretar su asignación taxonómica.

Se confirma la presencia de *Cullinia* en Entre Ríos, ampliando la distribución geográfica y temporal del género, reconocido originalmente para la localidad clásica de A° Chasicó, Fm. A° Chasicó (Chasicuense, Mioceno tardío) de Buenos Aires y la Fm. Los Loros (Mioceno tardío) de Río Negro. Se diferencia de la especie tipo, *Cullinia levis*, por el tamaño mayor de las piezas.

Se amplía el registro de *Promacrauchenia antiqua* que hasta ahora sólo era conocida para la Fm. Monte Hermoso (Montehermosense, Plioceno temprano) de Buenos Aires.

Un grupo de ejemplares dentarios aislados se consideran Macraucheniinae indet. dado lo dificultoso de reconocer en ellos las características diagnósticas de los taxones estudiados en este trabajo.

El material postcraneano no se pudo determinar más allá del nivel de subfamilia dado que ninguno se presenta asociado a restos dentarios y se compara con otros taxones determinados a nivel específico de otras edades y localidades.

El análisis filogenético de la familia Macraucheniidae resultó en un árbol más parsimonioso de 57 pasos con un índice de consistencia (CI) de 0,63 y un índice de retención (RI) de 0,73 (fig. 23).

Dentro del clado que reúne a los taxones considerados tradicionalmente como Macraucheniinae, *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium* ocupan una posición basal.

"Theosodon" hystatus se ubica entre los macraucheninos separado de *Theosodon* y formando un grupo monofilético con *Paranauchenia*, lo que apoya la propuesta de incluir esa especie en este género, creando la nueva combinación *Paranauchenia hystata* (Cabrera y Kraglievich, 1931).

Cullinia aparece relacionado al nodo que ubica a *Promacrauchenia* como grupo hermano de los taxones plio-pleistocenos (*Windhausenia*, *Xenorhinotherium*, *Macraucheniopsis* y *Macrauchenia*).

El estudio de numerosos restos de notoungulados de la familia Toxodontidae procedentes del "Mesopotamiense" (en su mayoría dientes aislados y algunos fragmentos de mandíbulas y maxilares) permite reconocer los siguientes taxones: *Dinotoxodon paranensis*, *Stenotephanos plicidens*, *Haplodontherium wildei* y cf. *Pisanodon*. Esto implica una reducción notable de la diversidad de toxodóntidos reconocida previamente en Entre Ríos. Para cada especie, se amplió su diagnosis a partir de los caracteres observados en materiales inéditos.

Un conjunto de ejemplares ha sido identificado como Toxodontinae indet. en virtud de la dificultad de reconocer las características diagnósticas señaladas para el resto de los taxones de esta subfamilia en Entre Ríos y de otras regiones sudamericanas.

Algunos taxones nominales procedentes del "Mesopotamiense" se consideraron *nomina dubia* en vista de que han sido fundados en base a material

fragmentario, escaso, que no han podido ser hallados en las colecciones revisadas o no presentan características particulares que permitan asignarlos con seguridad a ninguna de las especies reconocidas para estos niveles terciarios.

El análisis filogenético de la familia Toxodontidae dio dos árboles más parsimoniosos de 184 pasos cada uno con índices de consistencia (CI) y retención (RI) de 0,46 y 0,64 respectivamente. En ellos, *Stenotephanos* aparece formando un clado con *Nonotherium* y *Dinotoxodon* se agrupa con *Toxodon*.

En uno de los árboles, *Pisanodon* aparece formando un clado con *Pericotoxodon*, pero en el otro presenta una posición más basal dentro de los Toxodontinae y se relaciona con *Palyeidodon* y *Gyrinodon*. Finalmente, *Haplodotherium* es el grupo hermano de *Paratrigodon* y *Trigodon*.

En el suborden Typotheria se mantienen las especies de interatéridos *Protypotherium antiquum* y *Munizia paranensis*. En el primer caso, un calco del MACN manifiesta características distintivas que acreditan su validez, aunque no se hayan encontrado nuevos restos procedentes de este nivel. En el caso de *Munizia paranensis*, si bien el ejemplar tipo está perdido, la detallada descripción brindada por Kraglievich (1931) permite mantenerlo como válido.

El número de taxones de Litopterna y Notoungulata de Entre Ríos se reduce tras la presente revisión, de modo que la hipótesis inicial referida a la sobreestimación específica de los ungulados “Mesopotamienses” queda corroborada.

Las características del “Conglomerado osífero” (i.e., ausencia de fechados absolutos; falta de fósiles de ungulados en los niveles marinos infrayacentes de la Fm. Paraná y en los suprayacentes de la misma Fm. Ituzaingó) no permiten evaluar el significado bioestratigráfico de los taxones registrados. Sin embargo, a partir de los resultados sistemáticos, es posible interpretar el significado biocronológico de los ungulados mesopotamienses aquí analizados.

Las comparaciones efectuadas entre las unidades portadoras, en base a los taxones compartidos, entre el miembro inferior de la Fm. Itzaingó y los de otras unidades geológicas pertenecientes al Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina (Fm. Arroyo Chasicó, Edad Chasiquense de Buenos Aires, niveles basales de la Fm. Andalhuala y Fm. Chiquimil, Edad Huayqueriense de Catamarca, Fm. Cerro Azul, Edad Huayqueriense de La Pampa y Buenos Aires, Fm. Corral Quemado de Catamarca y Fm. Monte Hermoso de Buenos Aires referidas al Plioceno temprano, Edad Montehermosense), indican que la fauna de ungulados “mesopotamienses” está representada por taxones registrados en tres edades mamífero diferentes (Chasiquense, Huayqueriense y Montehermosense). No obstante, presenta las mayores coincidencias con aquella de la Fm. Arroyo Chasicó (5 géneros), seguida por la Fm. Andalhuala (con 4 géneros y uno con dudas), la Fm. Corral Quemado (3 géneros), la Fm. Cerro Azul (3 géneros, uno con dudas), la Fm. Monte Hermoso (2 géneros) y la Fm. Chiquimil (un género en común).

Si bien el “Mesopotamiense” ha sido tradicionalmente referido a la edad Huayqueriense, los estudios recientes apoyan la probabilidad de que su depositación haya empezado en tiempos chasiquenses. Por lo tanto, considerando los controvertidos límites entre las edades del Neógeno sudamericano, se podría generalizar expresando que toda la evidencia paleomastozoológica, apoyada por los ungulados en particular, indica que el miembro inferior de la Fm. Itzaingó en la provincia de Entre Ríos corresponde al Mioceno tardío.

Se confirma la hipótesis biocronológica que sostiene que el conjunto faunístico “mesopotamiense” constituye una asociación sincrónica particular desarrollada durante el Mioceno tardío, en la que convivieron formas idénticas o muy próximas a las presentes anterior (i.e. *Diadiaphorus*) o posteriormente (i.e. *Promacrauchenia*) en otras áreas geográficas.

Desde el punto de vista paleobiogeográfico, si bien las mayores coincidencias genéricas se dan con la fauna pampeana de la Fm. Arroyo Chasicó,

las diferencias específicas apoyan la hipótesis de que los ungulados del NE argentino evolucionaron de forma independiente a sus afines pampeanos. Asimismo, los registros de ungulados del “Mesopotamiense” presentan mayores similitudes con los reportados en niveles más o menos coevos de Uruguay que con aquellos de las regiones de Acre (Brasil) y Urumaco (Venezuela).

7- BIBLIOGRAFÍA

Aceñolaza, F. G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 13: 91-108.

Aceñolaza, F. G. 2000. La Formación Paraná (Mioceno medio): estratigrafía, distribución regional y unidades equivalentes, En: Aceñolaza, F., Herbst, R. (Eds.), El Neógeno de Argentina. INSUGEO, *Serie Correlación Geológica* 14: 9-28.

Aceñolaza, F. G. 2004. Paleobiogeografía de la Región Mesopotámica. En: Aceñolaza, F.G. (Coord.) *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino III*. INSUGEO, Miscelánea 12: 25-30.

Aceñolaza, F. G. 2007. Geología y Recursos Geológicos de la Mesopotamia Argentina. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica* 22: 149 pp.

Aceñolaza, F. G. y Sayago, J. M. 1980. Análisis preliminar sobre la estratigrafía, morfodinámica y morfogénesis de la región de Villa Urquiza, Provincia de Entre Ríos. *Acta Geológica Lilloana* 15: 139-154.

Ameghino, F. 1882. Catálogo de la Sección de la provincia Buenos Aires en la Exposición Continental Sud-americana.

Ameghino, F. 1883a. Sobre una colección de mamíferos fósiles recogidos por el profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del río Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 101-116.

Ameghino, F. 1883b. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del río Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 257-306.

Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles 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: 1-207.

Ameghino, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 9: 5-228.

Ameghino, F. 1887a. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de Monte Hermoso existentes en el Museo de La Plata. *Obras completas y correspondencia científica* 5: 337-355.

Ameghino, F. 1887b. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Obras completas y correspondencia científica* 5: 445-469.

Ameghino, F. 1887c. Observaciones generales sobre el orden de mamíferos extinguidos sudamericanos llamados Toxodontes (Toxodontia) y sinopsis de los géneros y especies hasta ahora conocidos. *Obras completas y correspondencia científica* 5: 355-431.

Ameghino, F. 1888a. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. *Obras completas y correspondencia científica* 5: 469-481.

Ameghino, F. 1888b. Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno Superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidas *Obras completas y correspondencia científica* 5: 481-497.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Obras completas y correspondencia científica* 1-1027.

Ameghino, F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Obras completas y correspondencia científica* 10: 157-201.

Ameghino, F. 1891b. Sinopsis de la familia de los Astrapotheriidae por Alcides Mercerat, etc. *Obras completas y correspondencia científica* 10: 229-237.

Ameghino, F. 1891c. Mamíferos y aves fósiles argentinos. Especies nuevas adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240-288.

Ameghino 1891d. Nuevos restos de mamíferos fósiles recogidos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la patagonia austral. Especies nuevas: adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 289-328.

Ameghino, F. 1892. Repliques aux critiques du docteur Burmeister sur quelques genres de Mammifères fossiles de la République Argentine. *Obras completas y correspondencia científica* 10: 447-501.

Ameghino, F. 1893. Apuntes preliminares sobre el género *Theosodon*. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 1: 20-29.

Ameghino, F. 1894a. Enumeración sinóptica de las especies de mamíferos fósiles de las formaciones eocenas de Patagonia. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259-445.

Ameghino, F. 1894b. Sobre los ungulados fósiles de la Argentina. Examen crítico de la obra del Señor Lydekker intitulada "a study of the extinct ungulates of Argentina". *Obras completas y correspondencia científica* 11: 6-212.

Ameghino, F. 1895. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 15: 603-660.

Ameghino, F. 1897. Mamíferos cretáceos de la Argentina. Segunda contribución al conocimiento de la fauna mastológica de las capas con restos de *Pyrotherium*. *Boletín Instituto Geográfico Argentino* 18: 406-429, 431-521.

Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. Segundo censo de la República Argentina 1-255

Ameghino, F. 1902. Notices preliminares sur des mammifères nouveaux des terrains créteécés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 5-73.

Ameghino, F. 1904a. Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 9: 1-541.

Ameghino, F. 1904b. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina de Buenos Aires* 57: 162-175.

Ameghino, F. 1904c. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 11: 349-360.

Ameghino, F. 1906. Les Formations Sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 15: 1-568.

Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región Litoral de Mar del Plata y Chapalmalal. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 343-428.

Anaya F. y MacFadden, B. J. 1995. Pliocene Mammals from Inchasi, Bolivia: the endemic fauna just before the great American interchange. *Bulletin, Florida Museum of Natural History* 39: 87-140.

Andrés, M., Alcalde, G. M., Azanza, B. Morales, J. y Alberdi, M. T. 2008. Sex-specific differences of the skeleton in North African gazelles (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *XXth International Congress of Zoology, Paris*, 31R.

Antoine, P.-O., Salas-Gismondi, R., Baby, P., Benammi, M., Brusset, S., de Franceschi, D., Espurt, N. Goillot, C., Pujos, F., Tejada, J. y Urbina, M. 2007. The middle Miocene (Laventan) Fitzcarrald fauna, Amazonian Peru. En: *E. Díaz-Martínez e I. Rábano (Eds.), 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America*. Cuadernos del Museo Geominero, nº 8. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid: 19-24.

Antoine, P.-O., Roddaz, M., Brichau, S., Tejada-Lara, J., Salas-Gismondi, R., Altamirano, A., Louterbach, M., Lambs, L., Otto, T., y Brusset, S. 2012. Middle Miocene vertebrates from the Amazonian Madre de Dios Subandean Zone, Perú. *Journal of South American Earth Sciences* <http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2012.07.008>

Anzótegui, L. M. y Acevedo, T. L. 1995. Revisión de *Ilexpollenites* Thiergart y una nueva especie del Plioceno superior (Formación Ituzaingó) de Corrientes, Argentina. 6to Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew, 1994), *Actas*: 15–21.

Arnedo, M. A. 1999. Cladismo: la reconstrucción filogenética basada en parsimonia. *Bol. SEA*. nº 26: 57-84.

Azanza, B., DeMiguel, D. y Andrés, M. 2011. Dimorfismo sexual, crecimiento y ciclo de los apéndices craneales en el ciervo mioceno *Dicrocerus elegans* (Artiodactyla, Cervidae). *XXVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 39-42.

Baez, A. M., Scillato Yané, G. J., 1979. Late Cenozoic environmental changes in temperate Argentina. In: W.E. Duellman (Ed.), *The South American Herpetofauna: its*

origin, evolution, and dispersal. Museum of Natural History. The University of Kansas. Monograph No. 7. pp. 141–156.

Bidegain, J.C., 1993. Primeros análisis paleomagnéticos en sedimentos del Cenozoico tardío en las márgenes del río Paraná. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 48: 247-256.

Bond, M. 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: Evolución y paleoambientes. *4to Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza, 1986). Actas 2: 173–185.

Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. In: E. P. Tonni and A. L. Cione (eds.). *Quaternary vertebrate paleontology in South America. Quaternary of South America. Special Volume*, 12: 177-205.

Bond M., Cerdeño E. y López G. 1995a. Los ungulados nativos de América del Sur. En: *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental.* Monografías del MNCN, CSIC, Madrid. 257-276.

Bond, M., Carlini, A.A., Goin, F.J., Legarreta, I., Ortiz-Jaureguizar, E., Pascual, R., Uliana, M.A. 1995b. Episodes in South American land mammal evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a Paleocene succession from Central Patagonia. In: *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas*, 47–58.

Bond, M. y López, G. 1995. Los Macraucheniidae (Mammalia, Litopterna) de la Formación Arroyo Chasicó (Partido de Villarino, Provincia de Buenos Aires). *Actas Cuartas Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses*, Junín 1: 23-27.

Bond, M. y López G. M. 1996. Las especies de *Protypotherium* (Notoungulata, Interatheriidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno superior), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 33: 460.

Bond, M. y López G. M. 1998. “*Notopachyrukhos tambutto*” Rusconi, 1933, un Interatheriidae (Mammalia, Notoungulata) del “Puelchense” de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Actas, X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica* 1: 280–283.

Bond, M., Madden, R. H. y Carlini, A. A. 2006. A new specimen of Toxodontidae (Notoungulata) from the Urumaco Formation (upper Miocene) of Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 285–291.

Bondesio, P., Laza, J. H., Scillato-Yané, G. J., Tonni, E.P. y Vucetich, M.G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. 2^{do} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1^{er} Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires, 1978), *Actas* 3: 101–127.

Bonini, R., Georgieff, S. M., Candela, A. M. y Reguero, M. A. 2012. Bio-cronoestratigrafía del Mio-Plioceno aflorante en los alrededores de San Fernando, Catamarca, Argentina. I Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de

Argentina. San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina, *Acta Geológica Lilloana*, Resúmenes: 13.

Bordas, A. F. 1939. Diagnosis sobre algunos mamíferos de las capas con Colpodon, del valle del río Chubut (República Argentina). *Physis* 14: 415-433.

Brandoni, D. 2005. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) de la Formación Itzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. En: *Temas de la Biodiversidad Fluvial del Litoral II*, Insugeo, Miscelánea 14: 27-35.

Brandoni, D. 2009. Descripción del fémur de *Protomegalonyx chasicoensis* Scillato-Yané (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina. Consideraciones sistemáticas sobre los perezosos de Edad Chasicuense. *Ameghiniana* 46: 513–521.

Brandoni, D. 2011. The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematics and biogeography. *Geobios* 44: 33–44.

Brandoni, D. (En prensa). Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, Edad y Paleobiogeografía. En: *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*, J.I. Noriega y D. Brandoni (Eds.). APA, vol. esp.

Brandoni, D., Schmidt, G. I., Candela, A. M., Noriega, J. I., Brunetto, E., and Fiorelli, L. E. 2012. Mammals from the Salicas Formation (Late Miocene), La Rioja province, Northwestern Argentina. *Ameghiniana* 49: 375-387.

Bravard, A. 1858. Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná. (Reimpresión facsimilar con prólogo de F.G. Aceñolaza, Imprenta del Congreso de la Nación, Buenos Aires, 1995, V-XII + 1-107 pp.

Brea, M. y Zucol, A. F. 2007. *Guadua zuloagae* sp. nov., the First petrified Bamboo Culm record from the Itzaingó Formation (Pliocene), Paraná Basin, Argentina. *Annals of Botany* 100: 711–724.

Bridge, J. S. 2003. Rivers and floodplains: forms, processes, and sedimentary record. Blackwell Science, Oxford, 491p.

Bridge, J. S. 2006. Fluvial Facies Models. En: H. Posamentier y R.G. Walker (Eds.), *Facies Models Revisited*. SEPM Special Publication 84: 85–170.

Brunetto, E., Noriega, J. I. y Brandoni, D. (En prensa). Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Itzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*, J.I. Noriega y D. Brandoni (Eds.). APA, vol. esp.

Burmeister, G. 1858. Ueber die Tertär formation vos Paraná. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 10: 423-432. Berlin.

Burmeister, G. 1879. Description physique de la République Argentine d’après des observations personnelles et étrangères. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammiferes vivants et éteintes). P. E. Coni, Buenos Aires, 555 p.

Burmeister, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por Don Augusto Bravard. *Anales Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 95-173.

Burmeister, G. 1891. Continuación a las adiciones al examen crítico de los mamíferos fósiles terciarios. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 401-461.

Cabrera, A. 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de La Plata* 2: 3-35.

Cabrera, A. y Kraglievich, L. 1931. Diagnósis previas de los ungulados fósiles de la Formación Arroyo Chasicó. *Notas del Museo La Plata* 1: 107-113.

Candela, A. M. y Noriega, J. I. 2004. Los coipos (Rodentia, Caviomorpha, Myocastoridae) del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío; Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*. Miscelánea 12: 77–82.

Candela, A. M. 2005. Los roedores “Mesopotamienses” (Mioceno tardío, Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos). En: *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*, II serie *INSUGEO*, Miscelánea 14: 37-48.

Candela A. M. y Nasif N. L. 2006. Systematics and biogeographic significance of *Drytomomys typicus* (Ameghino, 1889) nov. comb., a Miocene Dinomyidae (Rodentia, Hystricognathi) from Northeast of Argentina. *Neues Jahrbuch fur Geologie and Palaontologie* 3: 165-181.

Candela, A. M., Bonini, R. A. y Noriega J. I. (En prensa). First continental vertebrates from the marine Parana Formation (Late Miocene, Mesopotamia, Argentina): Chronology, Biogeography, and Palaeoenvironments. *Geobios*.

Candela, A. M., Cassini, G., y Nassif, N. (Aceptado). Fractal dimension and cheek teeth crown complexity in the giant rodent *Eumegamys paranensis*. *Lethaia*.

Carlini, A. A.; Scillato Yané, G.J.; Noriega, J.I. y F.G. Aceñolaza. 2000. Perezosos terrestres (Xenarthra: Tardigrada) del “Mesopotamiense” (Formación Ituzaingó, Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 36:13-27.

Cartelle C. y Lessa, G. 1988. Descrição de um novo gênero e espécie de Macraucheniiidae (Mamalia, Litopterna) do Pleistoceno do Brasil. *Paula-Coutiana*, 3: 3-26.

Cassini, G.H., Cerdeño, E., Villafañe, A.L. y Muñoz, N.A. 2012. Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata: Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, 243-286. S.F. Vizcaíno, R.F. Kay & M.S. Bargo (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.

Cerdeño, E. 2003. *Neobrachyterium ullumense* (Proterotheriidae, Litopterna) en el Mioceno Superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 40: 505-508.

Cerdeño, E., Chiesa, J., Ojeda, G. 2008. Presence of *Oxydontherium* (Macraucheniidae, Litopterna) in the Río Quinto Formation, San Luis (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 25: 217-226.

Cifelli, R. L. 1983. The Origin and Affinities of the South American Condylarthra and Early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates* 2772: 1- 49.

Cifelli, R. L. 1985. South American ungulate evolution and extinction. In: Stehli F. G., Webb S. D. (eds) *The Great American Biotic Interchange*. Plenum, New York, pp 249–266.

Cifelli, R. L. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. In: Szalay F. S., Novacek M. J., McKenna MC (eds) *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag, New York, pp 195–216.

Cifelli, R. L. y Soria, M. F. 1983. Notes on Deseadan Macraucheniidae. *Ameghiniana* 20: 141-153.

Cifelli, R. L. y Guerrero, J. 1997. Litopterns In: *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (R. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, 289-302.

Cione, A. L., Azpelicueta, M., Bond, M., Carlini, A. A., Casciotta, J. R., Cozzuol, M. A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F. J., Noriega, J. I., Scillato Yané, G., Soibelzon, L., Tonni, E. P., Verzi, D., Vucetich, M. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos Province, eastern Argentina. En: *El Neógeno de Argentina*. INSUGEO. *Serie de correlación Biológica* 14: 191-237.

Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. R.E. de Barrio, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé y E. Llambias (edit.): *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires*. Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino. La Plata, Cap. XI: 183-200.

Cione, A.L., Casciotta, J.R., Azpelicueta, M.M., Barla, M.J y Cozzuol, M.A. 2005. Peces marinos y continentales del Mioceno del área mesopotámica argentina. Edad y relaciones biogeográficas. *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II*. Insugeo, Miscelánea 14: 49-64.

Cione, A. L., Tonni, E. P., Bargo, S., Bond, M., Candela, A. M., Carlini, A. A., Deschamps, C. M., Dozo, M. T., Esteban, G., Goin, F. J., Montalvo, C. I., Nasif, N., Noriega, J. I., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J. L., Reguero, M. A., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Verzi, D. H., Vieytes, C., Vizcaíno, S. F. y Vucetich, M. G. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad: cincuenta años de estudios. *Ameghiniana*, 50° aniversario. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 11: 257-278.

Cozzuol, M. A. 1993. Mamíferos acuáticos de Mioceno medio y tardío de Argentina. Sistemática, evolución y biogeografía. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, inédita. 148 pp.

- Cozzuol, M.A. 1996.** The record of the aquatic mammals in southern South America. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen A30*: 321–342.
- Cozzuol, M. A. 2006.** The Acre vertebrate fauna: Age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 185–203.
- Croft, D. A. 1999.** Placentals: endemic South American ungulates. In Singer, R. (ed.), *The Encyclopedia of Paleontology*. Fitzroy-Dearborn Publishers, Chicago. pp. 890-906
- Croft, D. A., Flynn, J. J. and Wyss, A. R. 2004.** Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Fieldiana: Geology (New Series)* 50: 1–49.
- Croft, D. A. y Anderson, L. C. 2008.** Locomotion in the extinct notoungulate Protypotherium. *Palaeontologia Electronica* 11: 1–20.
- Croft, D. A., Anaya, F., Auerbach, D., Garziona, C. and Mac Fadden, B. J. 2009.** New data on Miocene Neotropical Provinciality from Cerdas, Bolivia. *Journal of Mammal Evolution*. www.ees.rochester.edu
- Chebli, G., Tofalo, O. y Turazzini, G., 1989.** Mesopotamia, en: Chebli, G. y Spalletti, L. (Eds.) "Cuencas Sedimentarias Argentinas": 79-100 (Tucumán).
- Darwin, C. R. 1838.** Geological observations on South America, being the third part of the geology of the voyage of the "Beagle" during 1832 to 1836. Smith Elder, London 279 pp.
- De Alba, E, 1953.** Geología del Alto Paraná, en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. *Revista Asociación Geológica Argentina* 8: 129-161.
- Delupi, L.H. de Bianchini and Bianchini, J.J. 1971.** Revisión de los Proterotheriinae (Mammalia, Litopterna) del Mesopotamiense. *Ameghiniana* 8: 1-24.
- Deng, T. 2005.** New discovery of *Iranotherium morgani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the late Miocene of the Linxia basin in Gansu, China, and its sexual dimorphism. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:442–450.
- D'Orbigny, A. 1842.** Voyage dans l' Amerique méridionale (le Brésil, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivie, la République du Pérou), executé pendant les années 1826-1833, Tome 3, 3e part, Géologie, Paris. 290 pp. P. Bertrand Ed.
- Dozo, M. T y Vera, B. 2010.** First skull and associated postcranial bones of *Macraucheniiidae* (Mammalia, Litopterna) from the Deseadan SALMA (late Oligocene) of Cabeza Blanca (Chubut, Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1818-1826.
- Fariña, R.A., Viscaíno, S.F., Bargo, M.S., 1998.** Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5: 87–108.
- Fernández de Álvarez, E. H. E. 1940 (Tesis).** Descripción de la *Macrauchenia patachonica* Owen y comparación con otros géneros terciarios (*Theosodon*,

Scalabrinitherium y *Promacrauchenia*). Publicaciones de la FCEFN, UBA, serie B (Científico-Técnica), N° 19.

Fernández de Álvarez, E. 1958. Contribución al conocimiento de la fauna de Uquía (Provincia de Jujuy, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13: 205-.

Fittkau, E.J. 1974. Zur ökologischen Gliederung Amazoniens. I. Die erdsgenchtliche Entwicklung Amazoniens. *Amazonia* 5: 77-134.

Flynn, J.J. y Swisher, C.C., 1995. Cenozoic South American Land-mammal ages: correlation to global geochronologies. In: Berggren, W.A., Kent, D.V. y Handerbol, J. Geochronology, Time scales, and Correlation: Framework for a Historical Geology. SEPM Special Publication: 317-333.

Frailey, C.D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. Los Angeles County Museum. *Contributions in Science* 374: 1-46.

Franco, M. J. 2009. Leños fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 46: 587–604.

Franco, M. J., Brea, M., Orfeo, O. y Zucol, A. F. (En prensa). La paleoflora de la Formación Ituzaingó, Argentina. El Neógeno de la Mesopotamia argentina, J.I. Noriega y D. Brandoni (Eds.). APA, vol. esp.

Freguelli, J. 1920a. Apuntes sobre mamíferos fósiles entrerrianos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 27-54.

Freguelli, J. 1920b. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55-256.

Freguelli, J. 1921. Sobre un proterotérido del Pampeano superior de Córdoba, *Neolicaphrium recens*, nov. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 7: 7-23.

Friant, M. 1967. Sur les molaires des Condylarthres et des Litopternes Sud-Américains. *Mém. Geopaleontol. dell' Università di Ferrara* 2: 135-155.

Gasparini, Z., De la Fuente, M. y Donadío, O. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. En: *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Mendoza. Actas II: 119-130.

Gaudry, A. 1906. Fossiles de Patagonie. Les attitudes de quelques animaux. *Ann. Paléont.* París 1: 1-42.

Gervais, P. 1862. Additions aux recherches sur les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale. *Memoires de la Section des Sciences, Académie des Sciences et Lettres de Montpellier* 5: 325-332.

Goin, F.J., Noriega, J.I. y M. de los Reyes. (En prensa). Los Metatheria (Mammalia) del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina, y una reconsideración de *Philander entrecarianus* (Ameghino, 1899). El Neógeno de la Mesopotamia argentina, J.I. Noriega y D. Brandoni (Eds.). APA, vol. esp.

Goloboff, P., Farris, J. and Nixon, K. 2008. A free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.

Grabert, H. 1983. Der Amazonas-Geschichte eines Stromes zwischen Pazifik und Atlantik. *Natur und Museum* 113: 61-71.

Guérin, C. y Faure, M. 2004. *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia, Litopterna) from the São Raimundo Nonato Archaeological Area (Piauí, North Eastern Brazil) and the diversity of the Pleistocene Macraucheniidae. *Geobios* 37: 516-535.

Herbst, R. 2000. La formación Ituzaingó (Plioceno) Estratigrafía y distribución. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica*. Miscelánea 14: 181-190.

Hernández, R.M., Jordan, T., Dalenz Farjat, A., Echavarría, L., Idleman, B.D. and Reynold, J.H. 2005. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 495–512.

Hitz, R. B., Reguero, M. A., Wyss, A. R. y Flynn, J. J. 2000. New interatheriines (Interatheriidae, Notoungulata) from the Paleogene of central Chile and southern Argentina. *Fieldiana (Geology)* New Series 42: 1–26.

Hopwood, A. T. 1928. *Gyrinodon quassus*, a new genus and species of toxodont from western Buchivacoa (Venezuela). *Quarterly Journal of the Geological Society*, London 84: 573–583.

InfoStat/Profesional. 2007. Universidad Nacional de Córdoba, Estadística y Diseño. F.C.A.

Iriondo, M. 1980. El Cuaternario de Entre Ríos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 11: 125-144, Santa Fe.

Iriondo, M. 1994. Los climas cuaternarios de la región pampeana. *Com. Mus. Prov. Cs. Naturales “Florentino Ameghino”* 4: 6-46.

Iriondo, M. 1996. Estratigrafía del Cuaternario de la Cuenca del Río Uruguay. XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos, *Actas IV*: 15-25.

Iriondo, M. 1998. Loess in Argentina: Temperate and Tropical. Excursión Guide N°3. Province of Entre Ríos. International Union for Quaternary Reserch. International Join Field Meeting 1-12 pp.

Iriondo, M. Kröhling, D. 2008. Cambios ambientales en la cuenca del río Uruguay: Desde dos millones de años hasta el Presente. Ediciones UNL, Santa Fe, 360 pp.

Jalfin, G. A. 1988. Formación Ituzaingó (Plio-Pleistoceno) en Empedrado, provincia de Corrientes: un paleorío arenoso entrelazado tipo Platte. 2º Reunión Argentina de Sedimentología, Actas: 130-134.

Kraglievich, L. 1930. La formación Friaseana del río Frías, río Fénix, Laguna Blanca, etc., y su fauna de Mamíferos. *Physis* 10: 127-161.

Kraglievich, L. 1931. Cuatro notas paleontológicas sobre *Octomyodon aversus* Amegh. *Argyrolagus palmeri* Amegh. *Tetrastylus montanus* Amegh. y *Muñizia paranensis* n. gen., n. sp. *Physis* 10: 242-266.

Kraglievich, L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. El Siglo Ilustrado, Montevideo, 136 pp.

Kraglievich, L. 1940a. Hallazgo de un proterotérido en la República del Uruguay (*Protheroherium berroi*, n. sp.). *Obras de Geología y Paleontología* 2: 539-543.

Kraglievich, L. 1940b. Sobre *Trigodonops lopesi* (Roxo) Kraglievich. *Obras de Geología y Paleontología* 2: 619-623.

Kraglievich, L. 1940c. Sobre la presencia de Toxodontes haplodontéridos en el piso araucanense de Catamarca (*Toxodontherium andinum* n. sp.). *Obras de Geología y Paleontología* 2: 635-637.

Kraglievich, L. 1940d. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Obras de Geología y Paleontología* 3: 31-95.

Kraglievich, L. y Parodi, L. 1940. *Theosodon pozzii*, n. sp. el mayor teosodonte santacruceano. *Obras de Geología y Paleontología* 2: 605-606.

Kramarz A. G. y Bond. M. 2005. Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano–Medio de Patagonia. *Ameghiniana* 42: 611–625.

Kurtén, B. 1969. Sexual dimorphism in fossil mammals. *International Union of Geological Sciences, Series A*, 1: 226-233.

Latrubesse, E. M., Cozzuol, M., da Silva-Caminha, S. A. F., Rigsby, C. A., Absyc, M. L. y Jaramillo, C. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews* 99: 99–124

Lavocat, R. 1958. Litopterna. En: *Traité de Paleontologie*, J. Piveteau (dir), 6: 31-58.

Linares, O. J. 2004. Bioestratigrafía de la fauna de mamíferos de las formaciones Socorro, Urumaco y Codore (Mioceno medio-Plioceno temprano) de la región de Urumaco, Falcón, Venezuela. *Paleobiología neotropical* 1: 1-26.

Loison, A., Gaillard, J., Pélabon, C. and Yoccoz, N. G. 1999. What factors shape sexual size dimorphism in ungulates?. *Evolutionary Ecology Research* 1: 611–633.

Loomis, F. B. (1914). The Deseado Formation of Patagonia. Rumford Press, Concord, 232 pp.

Lydekker, R. 1894. Contributions to 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.

McDonald, H. G. 2006. Sexual dimorphism in the skull of Harlan's Ground Sloth. *Contributions in Science*, Natural History Museum of Los Angeles County. 510: 1-9.

MacFadden, B. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research* 64: 113-124.

Madden, R. H. 1990. (Tesis). Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile. Ph. D. dissertation, Duke University, 407 pp.

Madden, R. H. 1997. A new Toxodontid Notoungulate. En: Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia (R. Kay, R. H., Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn eds.). Smithsonian Institution Press, Washington y Londres. 335-354.

Marshall, L.G., Butler, R.F., Drake, R.E., Curtis, G.H. y Tedford, R.H. 1979. Calibration of the Great American Interchange. A radioisotope chronology for late Tertiary interchange of terrestrial faunas between the Americas. *Science* 204: 272-279.

Marshall, L., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata*, Mémoire Estraordinaire 1-93.

Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata*. Mémoire Estraordinaire 1-76.

Marshall, L. G. 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the Transamerican faunal interchange. En: F. G. Stehli y D. Webb (eds.), The Great American Biotic Interchange. Plenum Press, New York, 49-85.

Mead, A. J. 2000. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. *Paleobiology* 26 (4): 689-706.

Mercerat, A. 1891. Sinopsis de la Familia Bunodonteriidae (Eoceno de Patagonia) conservada en el Museo de La Plata. *Revista del Museo de la Plata* 1: 447-471.

Mercerat, A. 1895a. Étude compaée sur des molaires de *Toxodon* et d'autres représentants de la même famille. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 4: 207-215.

Mercerat, A. 1895b. Contributions a l'étude systématique des Toxodontia (Haplodonteridae, Toxodontidae et Xotodontidae). *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 4: 257-306.

- McDonald, H. G. 2006.** Sexual dimorphism in the skull of Harlan's Ground Sloth. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*. 510: 1-9.
- Miño Boilini, A. R., Cerdeño, E. y Bond, M. 2006.** Revisión del género *Toxodon* Owen, 1837 (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Santa Fe, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 21: 93-103.
- Mones, A. 1986.** Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y Bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1-625.
- Moreno, F. P. 1882.** Patagonia, resto de un antiguo continente hoy sumergido. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 14: 97-131.
- Moreno, F. 1888.** Informe preliminar de los progresos del Museo de La Plata durante el primer semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata* (provincia de Buenos Aires). 1-35.
- Moreno, F. P. y Mercerat A., 1891.** Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* 1: 222-236.
- Nasif, N. L., Musalem, S. y Cerdeño, E. 2000.** A new toxodont from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the Toxodontidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 591-600.
- Nasif, N. L., Aceñolaza F. G. y Esteban, G. I. 2004.** Nuevo material de xenartros y roedores para la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 41: 16R.
- Nasif, N., Candela, A. M., Rasia, L., Madozzo Jaén, M. C. y Bonini, R. (En prensa).** Actualización del conocimiento de los roedores del Mioceno tardío de la Mesopotamia argentina: aspectos sistemáticos, evolutivos y paleobiogeográficos El Neógeno de la Mesopotamia argentina, J.I. Noriega y D. Brandoni (Eds.). APA, vol. esp.
- Nichols, G. 2009.** *Sedimentology and Stratigraphy*. Wiley, John & Sons, Incorporated, 419 pp.
- Noriega, J. I. 1994.** Las aves del "Mesopotamiense" de la provincia de Entre Ríos. Tesis Doctoral inédita, Fac. Cs. Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata.
- Noriega, J. I. 1995.** The avifauna from the "Mesopotamian" (Ituzaingó Formation; Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. 181: 141-148.
- Noriega, J. I. y Agnolin, F. L. 2008.** El registro paleontológico de las Aves del "Mesopotamiense" (Formación Ituzaingó; Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino III* (F.G. Aceñolaza, Ed.), *INSUGEO, Miscelánea*, 17: 271-290.

Noriega, J. I. y Brandoni, D. (Eds.) (En prensa). El Neógeno de la Mesopotamia argentina. APA, vol. especial.

Odreman Rivas, O. E., 1969. Los Polymorphinae, un diferente tipo adaptativo de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna). *Ameghiniana* 6: 57-63.

Owen, 1838. Fossil mammalia. In C. Darwin (ed.): The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, etc. 1(1): IV + 1-40, láms. 1-7. Smith, Elder & Co., London.

Parodi, L. J. 1931. Huesos de los miembros de los macroquénidos neoterciarios. *Physis* 10: 294-304.

Pascual, R., 1954. Adiciones a la fauna de la Formación de Los Llanos de San Luis y su edad. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales* 1: 113–121.

Pascual, R. 1965. Los Toxodontes de la Formación Arroyo Chasicó de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 19: 19-35.

Pascual, R. 1970. Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. 4to Congreso Latinoamericano de Zoología (Caracas, 1970), Actas 2: 991–1088.

Pascual, R. y Odreman Rivas, O. E. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del terciario argentino. Los aspectos zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana* 7 (3-4): 372-412.

Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. 5to Congreso Geológico Argentino (Carlos Paz, 1972), Actas 3: 293-338.

Pascual, R., Ortega Hinojosa, E., Gondar, D., Tonni, E.P., 1965. Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires* 6: 165-193.

Pascual, R., Ortega Hinojosa, E., Gondar, D., Tonni, E.P., 1966. Las edades del Cenozoico mamalífero de la provincia de Buenos Aires. En: Borrello, A.V. (Ed.), *Paleontografía Bonaerense IV Vertebrata*, 1–202.

Pascual, R., Bondesio, P., Vucetich, G., Scillato Yané, G., Bond, M. y Tonni, E. 1984. Vertebrados fósiles cenozoicos. IX Congreso Geológico Argentino (S. C. de Bariloche), Relatorio. 2: 539-561. Buenos Aires.

Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar, E. y Prado, J. L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Münchner Geowiss. Abh. (A)* 30: 265-319.

Pascual, R., Carlini, A. A., Bond, M. y Goin, F.J. 2002. Mamíferos cenozoicos. En: Haller, M.J. (ed) *Geología y recursos naturales de Santa Cruz. Relatorios del XV Congreso Geológico Argentino, II- 11: 533- 544.* Buenos Aires.

Patterson, B. 1934. *Trachytherus*, a tyotherid from The Deseado beds of Patagonia. *Geological series of Field Museum of Natural History* 6: 119–139.

Patterson, B. y Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: A. Keast, R. C. Erk y B. Glass (eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University New York press, Albany, 247-309.

Paula Couto, C. de 1945. Sobre un macraucheníido gigante, *Macraucheniopsis* gen. nov. del pampeano inferior de la Argentina. *Notas del Museo de La Plata* 10: 233-257.

Paula Couto, C. de 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata, and Astrapotheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 99: 355-394.

Paula Couto, J. C. 1979. Tratado de Paleomastozoología. *Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro*, 590 pp.

Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42: 175–190.

Perea, D., Ubilla, M., Martínez, S., Piñeiro, G. y Verde, M. 1994. Mamíferos neógenos del Uruguay: la Edad Mamífero Huayqueriense en el “Mesopotamiense”. *Acta Geológica Leopoldensia* 12: 375–389.

Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M., Bostelmann, E. y Martínez, S. (En prensa). Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay. El Neógeno de la Mesopotamia argentina, J.I. Noriega y D. Brandoni (Eds.). APA, vol. esp.

Räsänen, M.E., Linna, A. M., Santos, J.C.R. and Negri, F.R. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 386–390.

Rasia L. L. y Candela A. M. 2010. Revisión de las vizcachas (Rodentia, Caviomorpha, Chinchillidae) de la Formación Ituzaingó (“Mesopotamiense”, Mioceno tardío), provincia de Entre Ríos, Argentina. XXV Jornadas argentinas de Paleontología de Vertebrados, San Luis, 11 al 14 de mayo de 2010. *Ameghiniana* 47, suplemento: 18R.

Reguero, M. A. y Prevosti, F. J. 2010. Rodent-like notoungulates (Tyotheria) from Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: phylogeny and systematics 10: 148-165. In: *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, eds. R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich, and R. F. Kay. Published by Cambridge University Press.

Reguero, M. A. y Candela, A. M. 2011. Late Cenozoic mammals from the Northwest of Argentina. En: J.A. Salfity y R.A. Marquillas (Eds.), *Cenozoic geology of the Central Andes of Argentina*. INCE (Instituto del Cenozoico), Salta, p. 411–426.

Reig, O. 1957. Sobre la posición sistemática de *Zygolestes paranensis* Amegh. y de *Zygolestes entrerrianus* Amegh. con una reconsideración de la Edad y correlación del “Mesopotamiense”. *Holmbergia* 5: 209-226.

Remane, J., Bassett, M. G., Cowie, J. W., Gohrbandt, K. H., Lane, R. H., Michelsen, O. y Noiwe, W. 1996. Revised guidelines for the establishment of global chronostratigraphic standards by the International Commission on Stratigraphy (ICS). *Episodes* 19: 77-81.

Riggs, E. S. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of Late-Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina) with notes on the faunae. *Physis* 14: 143-162.

Roth, S. 1895. Rectificaciones sobre la dentición del *Toxodon*. *Revista del Museo de La Plata* 6: 3-24.

Roth, S. 1898. Apuntes sobre la geología y paleontología de los Territorios del Río Negro y Neuquén (Diciembre de 1895 a Junio de 1896). *Revista del Museo de La Plata* 9: 141-197.

Roth, S. 1899. Aviso preliminar sobre mamíferos mesozoicos encontrados en Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 9: 381-388.

Roth, S. 1927. La diferenciación del sistema dentario en los ungulados, notoungulados y primates. *Revista del Museo de La Plata* 30: 172-225.

Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-250.

Roxo, M. G. de O. 1921. Note on a new species of *Toxodon* Owen, *T. lopesi* Roxo. Empresa Brazil Editora: Rio de Janeiro.

Rusconi, C. 1932. Nuevos restos de *Scalabrinitherium* del Terciario de Paraná y apuntes relativos a su anatomía craneana. *Revista de Medicina y Veterinaria* 15-19: 3-18.

Saint-André, P-A. 1993. *Hoffstertterius imperator* n. g., n. sp. du Miocène supérieur de l'Altiplano bolivien et le statut des Dinotoxodontinés (Mammalia, Notoungulata). C. R. Acad. Sci. Paris. T. 316, série 2, p. 539-545.

Saint-André, P-A. 1994. Contribution à l'étude des grands mammifères du néogène de l'Altiplano Bolivien. Tesis, inédita. 664 pp.

Sánchez, I. M., V. Quiralte, J. Morales y B. Azanza. 2010. Sexual dimorphism of the frontal appendages of the early Miocene African pecoran *Prolibytherium* Arambourg, 1961 (Mammalia, Ruminantia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1306-1310.

Savage, D. E. 1962. Cenozoic geochronology of the fossil mammals of the western hemisphere. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 8: 53-67.

Scarano, A. C., Carlini, A. A. y Illius, A. W. 2011. Interatheriidae (Tyotheria: Notoungulata), body size and paleoecology characterization. *Mammalian Biology* 76: 109-114.

Scartascini, G., 1954. El límite Plio-Pleistoceno en la Provincia de Entre Ríos. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales* 1: 55-57.

Scherer, C. S., Pitana, V. G. y Ribeiro, A. M. 2009. Protheroheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista brasileira de paleontologia* 12: 231-246.

Schmidt, G. I. y Cerdeño, E. 2009. Nuevos ejemplares de Protheroheriinae (Protheroheriidae, Litopterna) de la Fm. Ituzaingó ("Mesopotamiense", Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, San Rafael, *Ameghiniana* 46, Suplemento, Resúmenes: 48R.

Schmidt, G. I., Oliva, C. C. y Tomassini, R. L. 2010. Nuevos registros de *Eoauchenia primitiva* Ameghino (Protheroheriidae, Litopterna) de la Formación Monte Hermoso (Mioceno superior-Plioceno inferior), Buenos Aires, Argentina. X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología. La Plata, Buenos Aires. Resúmenes: 208.

Schmidt, G. I. 2011. Los Protheroheriidae (Litopterna) de Entre Ríos: consideraciones nomenclaturales e implicancias sistemáticas. *Ameghiniana* 48: 405-408.

Schmidt, G. I. y Ferrero, B. S. 2012. Relaciones filogenéticas de los Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) y reevaluación taxonómica de *Theosodon hystatus* Cabrera y Kraglievich 1931. I Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina. San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina, *Acta Geológica Lilloana*, Resúmenes: 31.

Scillato-Yané, G. J. 1980. Nuevo Megalonychidae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 17: 193-199.

Scillato-Yané, G. J. 1981. Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 18: 29-34.

Scillato-Yané, G. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). En: IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza. Actas II: 151-155.

Scott, W. B. 1910. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part 1: Litopterna. *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia* (1896-1899) 7: 1-156.

Scott, W. B. 1912. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part II. Toxodonta. Part III. Entelonychia. In Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. Vol. 6, Paleontology III, ed. Scott, W. B. Princeton, Princeton University Press, pp. 111-300.

Scott, W. B. 1937. A history of land mammals in the western hemisphere. American Philosophical Society, Philadelphia, (2^o ed), 786 pp.

Sefve, I. 1925. *Macrauchenia patagonica* [sic]. *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*, 19: 1-21.

Shockey, B. J. 1999. Postcranial osteology and functional morphology of the Litopterna of Salla, Bolivia (late Oligocene). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 383-390.

- Short, R.V. y Balaban, E. 1994.** The Differences Between the Sexes. Cambridge University Press. 400 pp.
- Simpson, G. G. 1932.** New or little known ungulates from the Pyrotherium and Colpodon beds of Patagonia. *American Museum Novitates* 576: 1-13.
- Simpson, 1945.** The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: XVI + 1-350. New York.
- Simpson, G.G., 1980.** Splendid Isolation. The curious history of South American Mammals. Yale University Press. I-IX + 266 p. New Haven and London.
- Sinclair, W. J. 1909.** Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Typotheria. In *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896–1899. Vol. 6, Paleontology III*, ed. Scott, W. B. Princeton, Princeton University Press, pp. 1–110.
- Soria, M.F. 1981.** Los Litopterna del Colhuehuapense (Oligoceno Tardío) de la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Serie Paleontología* 3: 1-54.
- Soria, M.F. 1986.** *Huayqueriana* Kraglievich, 1934, género de Macraucheniiidae (Litopterna) de edad Huayqueriense (Mioceno tardío). Aspectos evolutivos vinculados. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 157–164.
- Soria, M. F. 2001.** Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1-167.
- Sprechmann P., Ferrando, L. A. y Martínez, S. 2000.** Estado actual de los conocimientos sobre la Formación Camacho (Mioceno medio?-superior?, Uruguay). En: *El Neógeno de Argentina. INSUGEO. Serie de correlación Biológica* 14: 47-65.
- Tauber, A. A. 1996.** Los representantes del género *Protypotherium* (Mammalia, Notoungulata, Interatheridae) del Mioceno Temprano del sudoeste de la Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 95: 1–29.
- Ubilla, M., Perea, D., Bond, M. y Rinderknecht, A. 2011.** The first cranial remains of the Pleistocene protheroheriid *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 193-201.
- Uliana, M.A. y Biddle, K.T. 1988.** Mesozoic–Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociencias* 18: 172–190.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I., 2008.** The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 267, 284–291.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Deschamps, C.M. 2008.** Biostratigraphy and biochronology of the Late Miocene of central Argentina: Evidence from rodents and taphonomy. *Geobios* 41: 145–155.

- Villafañe, A. 2005.** Tesina de Licenciatura. Paleoecología de los Protheriidae (Mammalia: Litopterna): un estudio basado en los cambios en la masa corporal. 148 pp.
- Villafañe, A. L., Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M. 2006.** Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos* 62: 155-166.
- Villafañe, A. L., Schmidt, G. I. y Cerdeño, E. 2012.** Consideraciones sistemáticas y bioestratigráficas de *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, 2001 (Litopterna, Protheriidae). *Ameghiniana* 49: 365-374.
- Vucetich, M. G. 1986.** Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales del Cenozoico. En: *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, Actas II*: 157-165.
- Vucetich, M. G., Deschamps, C. M., Olivares, A. I. y Dozo, M. T. 2005.** Capybaras, size, shape, and time: A model kit. *Acta Palaeontológica Polónica* 50: 259–272.
- Vucetich, M.G., Reguero, M.A., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A.A., Deschamps, C.M., Gelfo, J.N., Goin, F.J., López, G.M., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Scillato-Yané, G.J. y Vieytes, C.E. 2007.** Mamíferos continentales del Paleógeno argentino: las investigaciones de los últimos cincuenta años. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (Eds.), *Ameghiniana*, 50 aniversario. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 11: 239–255.
- Webb, S.D. 1995.** Biological implications of the Middle Miocene Amazon seaway. *Science* 269: 361–362.
- Winge, H. 1942.** The interrelationships of the mammalian genera. (AD.S. Jenson, R. Sparck y H. Voesoe, Eds.), Reitzels Forlag, Copenhage.
- Zetti, J. 1972.** Los mamíferos fósiles de Edad Huayqueriense (Plioceno medio) de la región pampeana. Tesis Doctoral, Universidad de La Plata, 86 pp. (Inédito).
- Zittel, K. A. von. 1893.** Handbuch der Palaeontologie. Abt I. Palaeozoologie. Bd. IV. Vertebrata (Mammalia). Munich.