



Facultad de Ciencias Naturales y Museo
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Carrera del Doctorado en Ciencias Naturales

**Anatomía y Sistemática de los Toxodontidae
(Notoungulata) de la Formación Santa Cruz, Mioceno
Temprano, Argentina.**

Tesis doctoral por:

Lic. Santiago Hernández Del Pino

Dra. Ma. Esperanza Cerdeño Serrano

Directora

Dr. Sergio F. Vizcaíno

Director

TOMO II

La Plata – Argentina

2018

Capítulo V. Cuantificación del morfoespacio teórico

En este capítulo se presentan los resultados obtenidos de los análisis de cuantificación del morfoespacio teórico de los Nesodontinae de la Formación Santa Cruz.

El primer subcapítulo (V. 1) corresponde a un análisis exploratorio realizado a partir de medidas lineales del cráneo y la mandíbula de 110 ejemplares de nesodontinos

El segundo subcapítulo corresponde al análisis realizados a partir de *landmarks* 3D para el cráneo de Nesodontinae (V. 2. 1) y para las especies integrantes de la subfamilia, *Nesodon imbricatus* (V. 2.2) y *Adinotherium ovinum* (V. 2.3). Cada uno de estos apartados cuenta con dos secciones; la primera, con los resultados obtenidos para los análisis sin aplicar retrodeformación, y la segunda, correspondiente a los resultados del análisis de los datos retrodeformados. Para los Nesodontinae, además, se incluye el análisis del morfoespacio para la mandíbula, que no se desarrolla en cada especie debido a que la muestra es demasiado pequeña y solo cuenta con un ejemplar de *Adinotherium ovinum*.

También, se presenta una regresión con los resultados del ACP contra el logaritmo del tamaño del centroide para evaluar el rol del tamaño como estructurador de la variación en la forma (V. 3), un análisis de parsimonia (V. 4) para todos los ejemplares contemplados en los análisis realizados en este capítulo y una discusión de los resultados obtenidos (V. 5).

V. 1 Morfometría tradicional

Este apartado tiene como finalidad dar una idea de cómo varía la talla en los diferentes ejemplares de Nesodontinae analizados en esta tesis.

Se realizaron análisis estadísticos básicos que pretenden resumir las observaciones realizadas en una medida de tendencia central (media aritmética), y medidas de dispersión (desvío estándar y varianza). También se detallan los valores mínimos y máximos obtenidos para la muestra y el número de ejemplares a partir de los cuales se realizaron los diferentes cálculos.

Para ambas especies estudiadas, los resultados de este análisis exploratorio se presentan por apartados determinados por las distintas clases de edad, cada uno con una tabla con los estadísticos obtenidos y, para el caso de la muestra completa y la muestra de ejemplares adultos, se figuran algunas de las variables a partir de histogramas para brindar un panorama de su variación; además, se realizaron análisis de componentes principales para las muestras

completas y de los ejemplares adultos de cada una las especies, utilizando las variables registradas en el mayor número de ejemplares.

V. 1.1 *Nesodon imbricatus*

—Muestra completa

La muestra completa de *Nesodon imbricatus* comprende un total de 50 ejemplares (Tabla V. 1), de los cuales 37 presentan datos de medidas craneanas y 18 de ellos de mandíbula. De la muestra total, 37 individuos corresponden a ejemplares adultos, 7 a subadultos y 6 a juveniles.

Variable	Media	Desvío	Varianza	Mínimo	Máximo	n
MFL	157,52	30,79	948,30	96,56	186,67	25
OCH	124,72	25,27	638,83	77,57	152,15	12
PSL	177,6	28,48	811,35	105,1	209,1	19
SD	87,86	20,17	406,99	34,37	113,37	33
SE	64,73	11,13	123,99	53,52	80,13	9
MZW	64,06	14,32	204,96	33,21	86,10	25
MZL	188,16	41,37	1711,61	91,25	248,09	26
MZH	88,95	19,15	366,75	46,6	110,06	30
NSL	161,98	37,09	1375,92	73,06	217,4	22
BCL	133,91	26,19	686,16	78,99	168,47	17
PAB	115,0	27,03	730,58	56,22	162,94	26
PAL	227,4	51,62	2664,97	112,9	291,6	24
BZB	202,3	43,77	1916,32	127,9	254,6	15
BCB	72,68	7,04	49,54	62,89	80,67	7
UPL	158,62	28,29	800,20	97,92	200,98	24
POC	69,2	14,24	202,82	56,01	90,69	7
ORH	65,94	11,32	128,06	43,14	85,70	20
ORL	61,78	10,35	107,14	37,58	78,98	15
LIB	82,92	15,06	226,93	69,83	109,23	6
TSL	399,7	80,80	6528,51	214,9	476,4	18
LPRL	63,27	7,25	52,60	51,39	76,52	18
LMRL	109,11	37,46	1403,52	22,65	149,47	19
JLB	83,37	13,17	173,43	60,25	110,55	17
JMA	163	20,42	417,04	126,1	191,7	13
JMB	211,4	31,12	968,63	147,2	252,6	12
JMC	145,99	33,52	1123,67	78,62	197,23	19
JD	54,34	6,24	38,97	41,75	61,23	10

Tabla V. 1. Estadística descriptiva para la muestra completa de *Nesodon imbricatus* (n=50).

De acuerdo al análisis exploratorio, las variables que presentan mayor variación en la muestra para el cráneo son el largo de la fosa masetérica (MFL), la longitud del hocico (MZL), el largo del nasal (NSL), el ancho bicigomático (BZB), el largo del paladar (PAL) y el largo total del cráneo (TSL). En el caso de la mandíbula, las medidas que exhiben mayor variación son el largo de la serie de molares inferiores (LMRL), la profundidad del ángulo mandibular (JMB) y el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC).

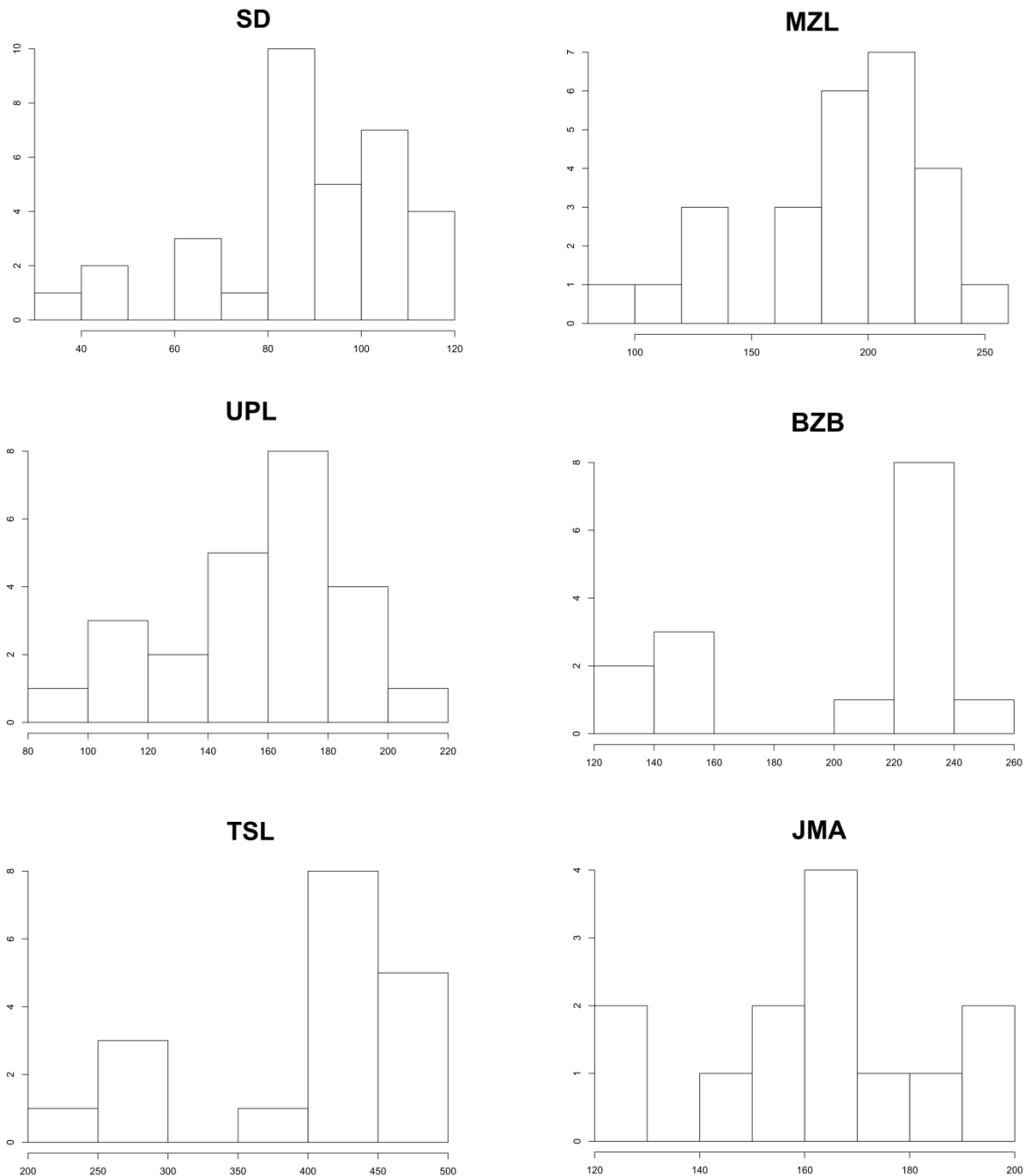


Fig. V. 1. Histogramas de algunas de las medidas del cráneo (SD, MZL, UPL, BZB y TSL) y mandíbula (JMA) de la muestra total de *Nesodon imbricatus*.

En líneas generales la mayoría de las medidas (17 de las 27) presenta una distribución unimodal volcada hacia los valores más altos (debido a la diferencia de ejemplares adultos respecto del resto de las clases de edad). Aquellas medidas que presentaron una distribución bimodal (e.g. SE, BCB, POC, LIB), presentan un tamaño muestral pequeño; y en algunos casos, no todos los estadios ontogenéticos estaban representados (e.g. SE, BCB). Las medidas TSL y BZB son las que exhiben la diferenciación de talla más clara entre las clases de edad (juveniles hacia la izquierda y subadultos y adultos hacia la derecha de la distribución); siendo, MZL y la profundidad del rostro bajo la órbita (SD) otras medidas útiles para diferenciar las clases de edad.

CP	% Varianza	% Var. acumulada
1	0,8999476	0,8999476
2	0,04242423	0,94237182
3	0,02504772	0,96741954
4	0,01581873	0,98323827
5	0,006539837	0,989778110
6	0,005541232	0,995319341
7	0,00257845	0,99789779
8	0,002102209	1,000000000

Tabla V. 2. Resultados del ACP a partir de algunas de las medidas del cráneo de la muestra completa de *Nesodon imbricatus*.

En el análisis de componentes principales fueron necesarios 8 componentes (Tabla V. 2) para explicar la variación registrada en la submuestra (compuesta por aquellas variables que contaban con más de 25 observaciones, i.e. MZH, MZL, MZW, PAB, MFL, SD, UPL). El primer componente explica casi el 90% de la variación total, mientras que los restantes registran valores muy bajos. En la figura V. 2, se muestra un diagrama bivariado que muestra la proporción de variación que cada una de las variables analizadas aporta a los dos primeros componentes principales; mientras más largo sea el vector, mayor será el grado de variación aportado por esa variable. Para el caso de este análisis, las variables que presentan la mayor variación son la longitud del hocico (MZL), el ancho del paladar (PAB) y el largo de la serie dentaria postcanina (UPL), mientras que lo contrario sucede para la longitud de la fosa masetérica (MFL), la profundidad del rostro bajo la órbita (SD) y el ancho del hocico (MZW).

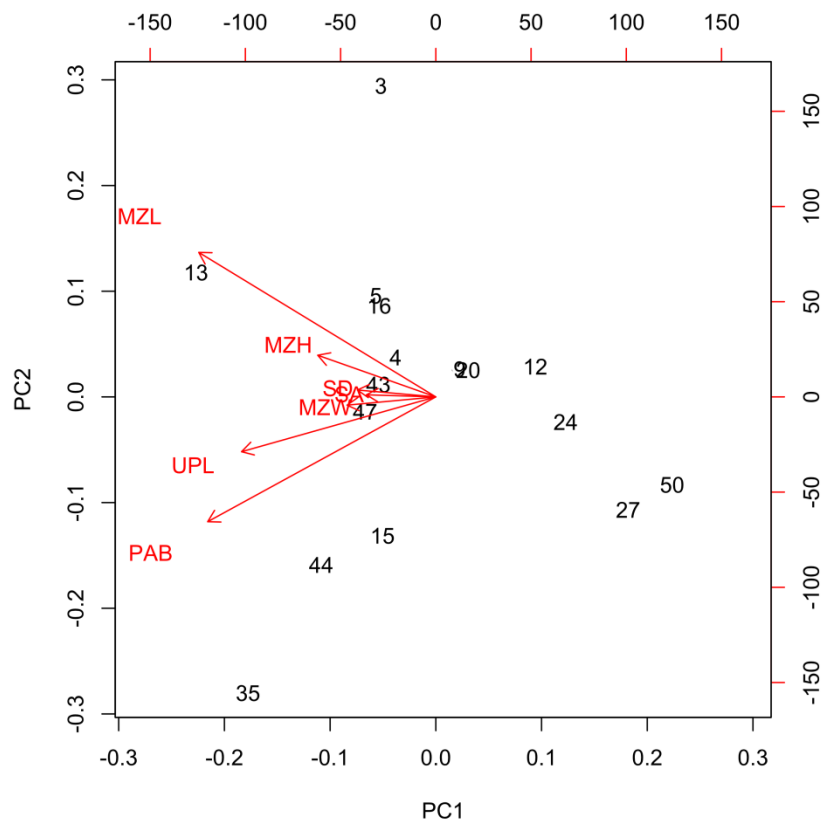


Fig. V. 2. Diagrama bivariado mostrando el aporte a la varianza total que realizan las variables analizadas para la muestra completa de *Nesodon imbricatus*.

—Adultos

La muestra de ejemplares adultos comprende 37 ejemplares; para 20 de ellos se registraron medidas craneanas, mientras que las mediciones de mandíbula se realizaron en 17 (Tabla V. 3).

En el análisis exploratorio y al igual que en el caso anterior, las variables craneanas BZB, MZL, NSL y PAL exhiben un alto rango de variación; sin embargo, no fue este el caso de MFL y TSL que muestran varianzas mucho más pequeñas que en la muestra anterior. Para el caso de la mandíbula, las variables que registran el mayor grado de variación son JMB y JMC (igual que en la muestra total), mientras que LMRL presenta una varianza moderada.

A partir de los histogramas, puede verse que muchas variables presentan una distribución bimodal. En la mayor parte de los casos, las diferencias entre los rangos de tamaño de las modas son pequeños (e.g. SD, MFL, TSL, PAL y JLB, Figs. V. 3, V. 4). También se registraron variables que presentan una distribución unimodal continua de sus datos (e.g. MZL, LMRL y JLB; Figs. V. 3, V. 4), aunque cabe destacar que unas pocas tienen una distribución unimodal discontinua con diferencias de talla marcadas (e.g. BZB y JMC; Figs. V. 3, V. 4).

Variable	Media	Desvío	Varianza	Mínimo	Máximo	n
MFL	177,4	6,57	43,24	164	186,7	15
OCH	137	10,84	117,47	117	152,2	8
PSL	189,8	12,38	153,28	167,3	209,1	14
SD	97,95	11,21	125,67	78,84	113,37	22
SE	67,13	12,12	146,90	53,52	80,13	6
MZW	72,93	8,13	66,09	56,55	86,10	15
MZL	211,7	21,01	441,24	172,5	248,1	16
MZH	98,95	9,22	85,06	81,45	110,06	20
NSL	180,6	21,90	479,60	128,82	217,4	12
BCL	147,7	9,39	88,14	135,5	168,5	12
PAB	126,61	16,45	270,62	93,51	162,94	18
PAL	260,4	19,84	393,76	235,1	291,6	15
BZB	223,3	26,64	709,65	154,4	254,6	10
BCB	77,10	4,21	17,76	72,45	80,67	3
UPL	174,5	15,66	245,32	149,5	201	16
POC	68,91	13,29	176,70	58,29	87,10	4
ORH	70,41	8,31	69,04	57,70	85,70	12
ORL	67,02	7,06	49,84	59,16	78,98	9
LIB	88,21	18,23	332,37	76,66	109,23	3
TSL	446,4	17,76	315,40	421,9	476,4	12
LPRL	58,39	7,75	60,01	51,39	76,52	16
LMRL	124,2	11,65	135,75	106,4	149,5	17
JLB	83,45	14,09	198,57	60,25	110,55	15
JMA	165,8	18,49	341,78	126,1	191,7	13
JMB	217,2	24,83	616,76	157,5	252,6	12
JMC	155,26	26,54	704,44	96,13	197,23	17
JD	54,34	6,24	38,97	41,75	61,23	11

Tabla V. 3. Estadística descriptiva para la muestra de adultos de *Nesodon imbricatus* (n=37).

El análisis de componentes principales sobre algunas de las variables del cráneo (aquellas que presentaban un n igual a 15 o mayor, i.e. MZH, MFL, MZL, PAL, PAB, SD y UPL) necesitó de cuatro componentes principales para explicar toda la variación en la muestra (Tabla V. 4). El primero de ellos explica casi el 80% de la variación y para el cuarto componente ya se explica el 99%. Debido a que solo se reunieron cinco observaciones para estas variables, la interpretación de los resultados obtenidos debe ser tomada con extrema cautela.

Las variables que realizan mayor aporte a los primeros dos componentes (y por tanto las que explican la mayor parte de la variación en la submuestra) son PAL, MZL y UPL (al igual

que en la muestra completa para esta especie); les siguen PAB y SD, mientras que las variables que explican la varianza en menor proporción son MZW, MFL, MZH (Fig. V. 5).

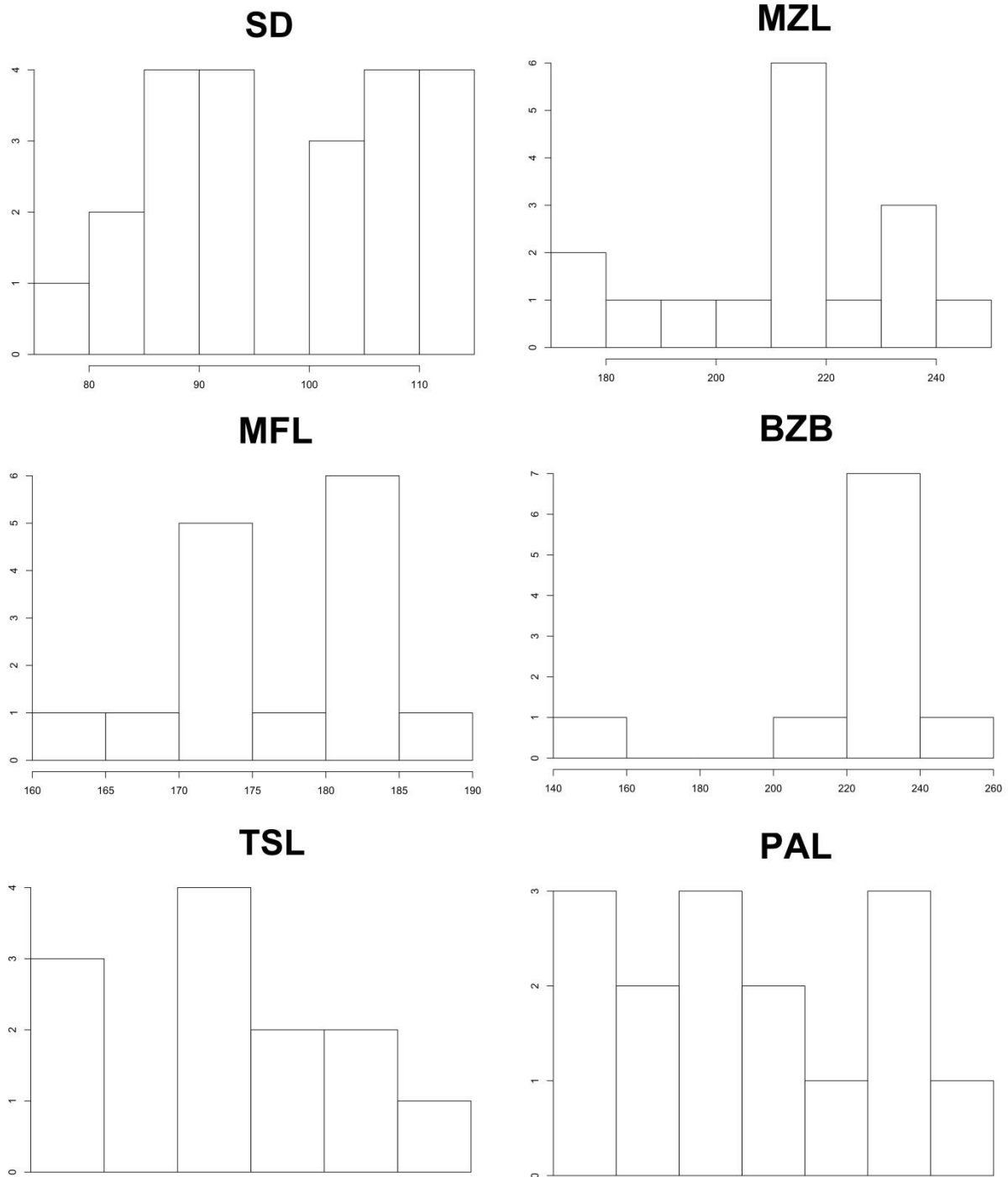


Fig. V. 3. Histogramas de algunas de las medidas del cráneo (SD, MZL, MFL, BZB, TSL y PAL) de la muestra de adultos de *Nesodon imbricatus*.

Con respecto a los resultados del análisis de componentes principales para la muestra de las variables de mandíbula, este necesito siete componentes para explicar toda la variación de la muestra. El primer componente explica alrededor de un 85% de la varianza total de la muestra y para el quinto componente ya se explica el 99% (Tabla V. 5).

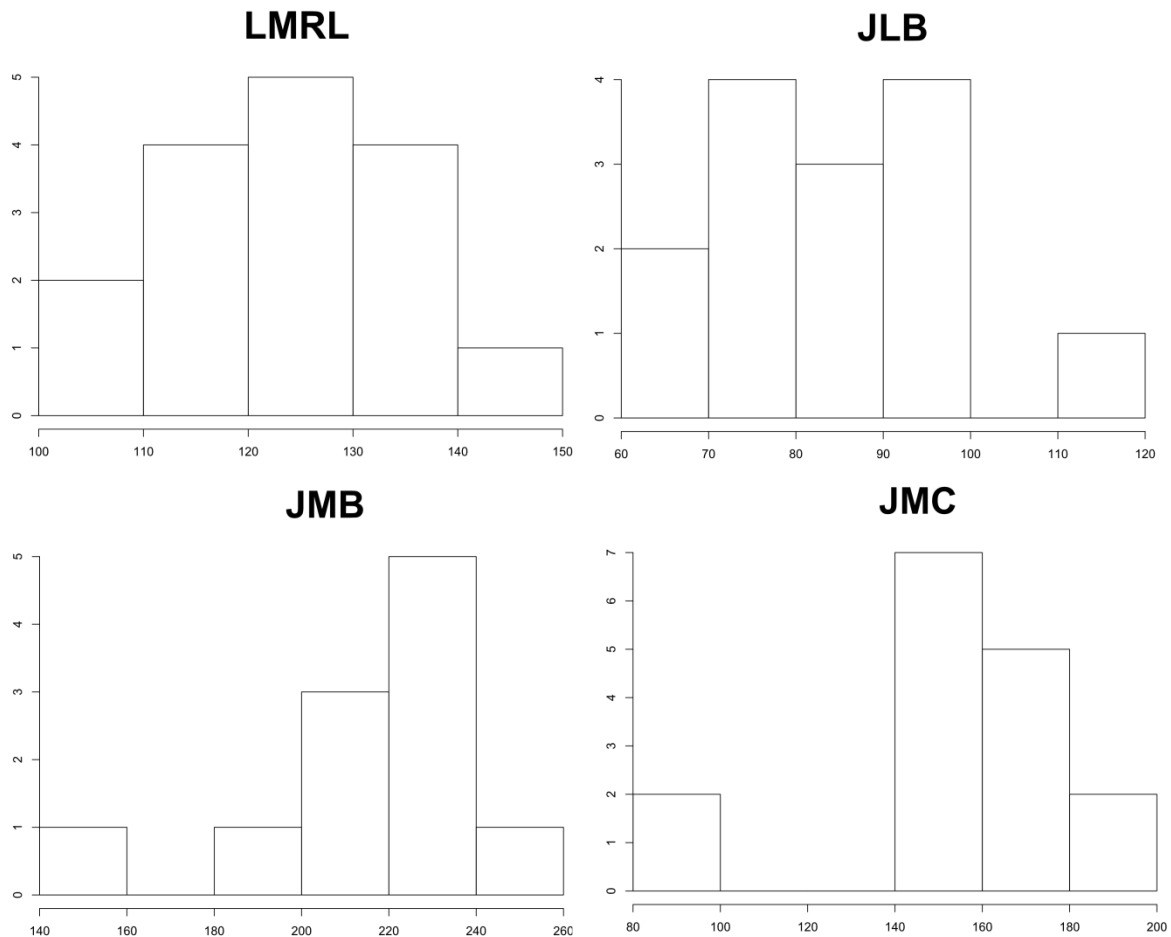


Fig. V. 4. Histogramas de algunas de las medidas de la mandíbula (LMRL, JLB, JMB y JMC) de la muestrade adultos de *Nesodon imbricatus*.

CP	% Varianza	% Var. acumulada
1	0,7901	0,7901
2	0,0950	0,8851
3	0,06261	0,94774
4	0,04349	0,99123
5	0,00877	~1,00000
6	3,426e-14	1,00000

Tabla V. 4. Resultados del ACP a partir de algunas de las medidas del cráneo de la muestra de adultos de *Nesodon imbricatus*.

Las variables que realizan un mayor aporte a la variación en las primeras dos componentes son JMB, JMC y JMA, mientras que JLB, LMRL, LPRL y JD son las variables que aportan en menor proporción (Fig. V. 6).

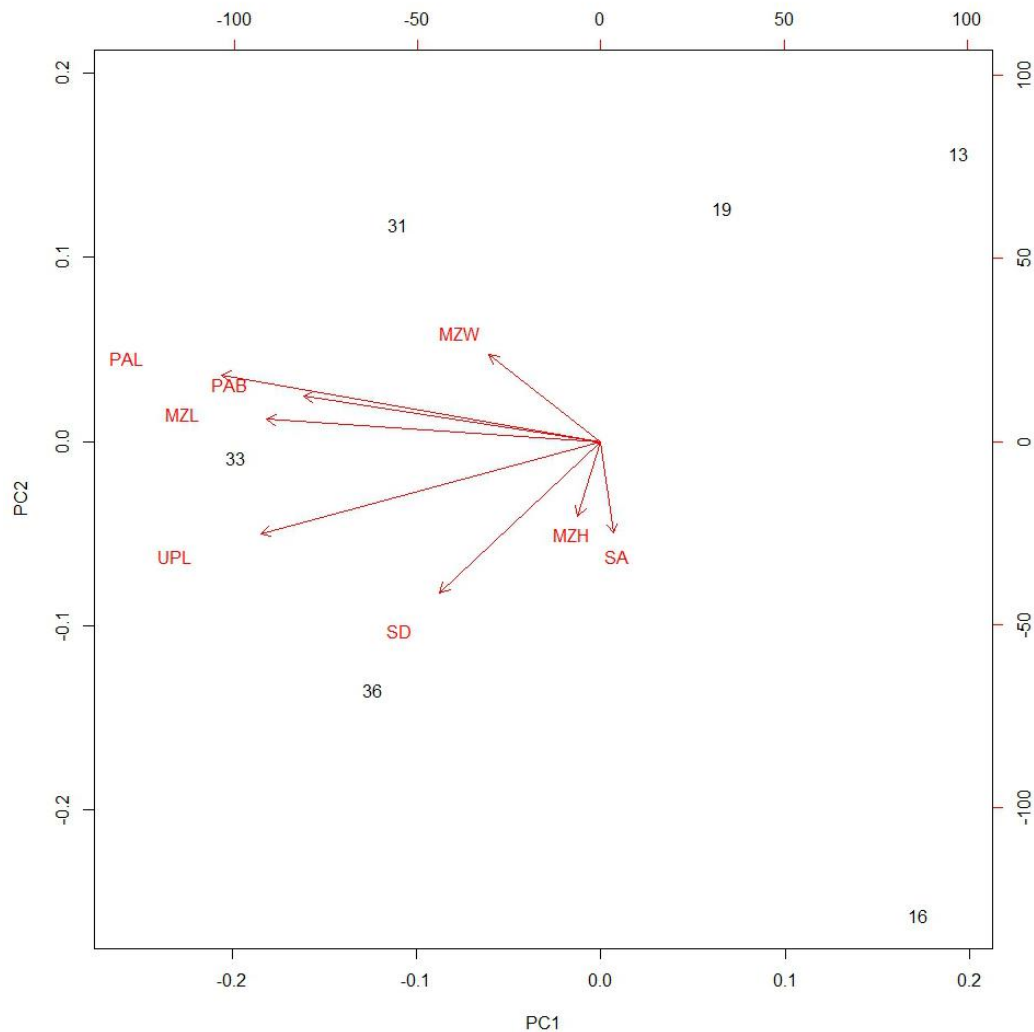


Fig. V. 5. Diagrama bivariado mostrando el aporte a la varianza total que realizan las variables analizadas para la submuestra del cráneo de adultos de *Nesodon imbricatus*.

CP	% Varianza	% Var. acumulada
1	0,8439431	0,8439431
2	0,06230415	0,90624720
3	0,05581737	0,96206457
4	0,02370984	0,98577441
5	0,01002184	0,99579625
6	0,003868752	0,999664999
7	0,0003350008	1,000000000

Tabla V. 5. Resultados del ACP a partir de las medidas de la mandíbula de la muestra de adultos de *Nesodon imbricatus*.

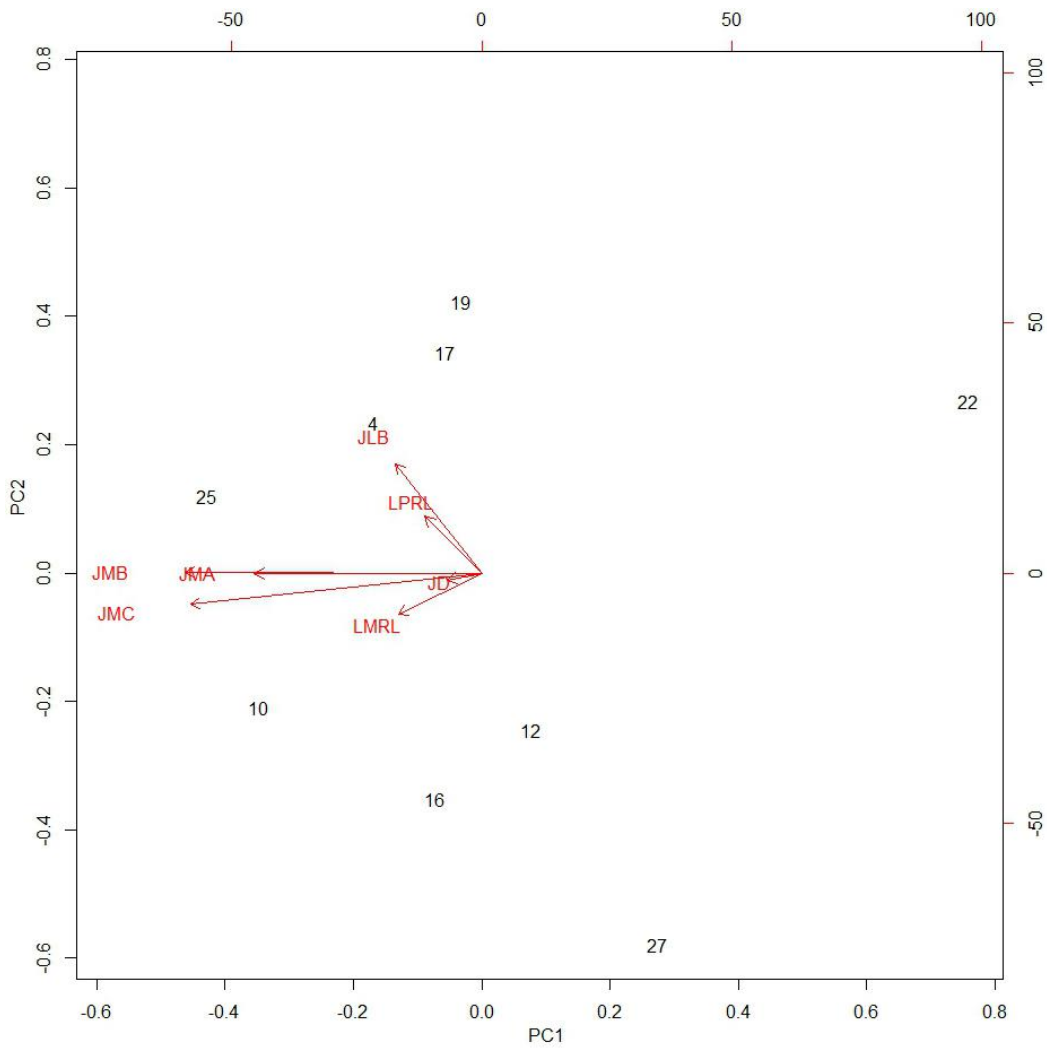


Fig. V. 6. Diagrama bivariado mostrando el aporte a la varianza total que realizan las variables analizadas para la muestra de mandíbula de adultos de *Nesodon imbricatus*.

—Subadultos

En este apartado se presentan los estadísticos obtenidos para la muestra de ejemplares subadultos de *Nesodon imbricatus*. Dado que la muestra es muy pequeña (n=7), solo se hace mención de las variables que muestran la mayor varianza (Tabla V. 6); que son el BZB, el TSL y la altura occipital (OCH). Cabe destacar, además, que tanto el BZB y como el TSL presentan una varianza más alta que en los adultos, siendo marcada la diferencia en los valores de la primera variable en ambas clases de edad.

Variable	Media	Desvío	Varianza	Mínimo	Máximo	n
MFL	157,7	21,82	476,03	130,3	181,3	4
OCH	121,8	27,15	737,28	102,7	141,1	2
PSL	165,4	20,51	420,84	152,6	189,1	3
SD	80,99	8,75	76,65	65,03	91,22	6
SE	62,17	11,15	124,35	54,29	70,06	2
MZW	59,81	5,12	26,22	53,23	64,49	4
MZL	186,6	8,1	65,57	172,4	192,4	5
MZH	81,55	16,28	265,22	67,33	99,32	5
NSL	171	19,50	380,18	145,9	195,4	5
BCL	118,7	16,28	264,91	109	137,5	3
PAB	113,6	8,19	67,05	107,8	119,3	2
PAL	206,9	17,59	309,49	191,1	225,8	3
BZB	205,1	38,56	1487,31	177,9	232,4	2
UPL	140,1	12,41	153,94	128,9	153,4	3
ORH	60,27	11,61	134,81	43,78	71,04	4
ORL	56,61	10,92	119,20	48,89	64,33	2
TSL	387,5	33,15	1099,25	363,8	425,4	3

Tabla V. 6. Estadística descriptiva para la muestra de subadultos de *Nesodon imbricatus* (n=7).

—Juveniles

Al igual que en el caso anterior, dado el escaso número de ejemplares de los que se pudo obtener medidas (n=6), solo se otorgaron los estadísticos resultantes del análisis exploratorio (Tabla V. 7). La mayor variación se encuentra registrada por el BZB y el TSL (aunque en menor grado que en clase de edad anterior y en los adultos), seguidos por las variables PAL y PAB (que registran una variación mayor que en las dos muestras anteriores).

Variable	Media	Desvío	Varianza	Mínimo	Máximo	n
MFL	108,3	6,52	42,60	103,8	118,6	5
SD	56,05	13,79	190,12	40,36	68,43	4
MZW	46,08	9,58	91,7	33,21	55,86	5
MZL	122,8	13,03	169,82	107,3	139,2	4
MZH	58,77	9,09	82,62	49,79	71,43	4
NSL	116,98	22,45	503,85	98,06	144,43	4
PAB	92,94	29,05	843,97	68,01	136,48	5
PAL	163,5	31,60	998,87	129,9	200,3	5
BZB	155,9	5,42	29,41	152,1	159,7	2
BCB	66,93	5,71	32,64	62,89	70,97	2
UPL	120,6	21,28	453,02	97,92	149,33	4
ORH	63,17	13,37	178,76	48,65	74,97	3
ORL	57,59	4,64	21,53	52,62	61,81	3
TSL	277,8	18,91	357,78	256,2	291,3	3

Tabla V. 7. Estadística descriptiva para la muestra de juveniles de *Nesodon imbricatus* (n=6).

V. 1.2 *Adinotherium ovinum*

—Muestra completa

La muestra completa de *Adinotherium ovinum* está compuesta por un total de 60 ejemplares (Tabla V. 8), de los cuales 51 presentan datos de medidas craneanas y 14 de ellos de mandíbula. De la muestra total, 41 individuos corresponden a ejemplares adultos, 12 a subadultos y 7 a juveniles.

Variable	Media	Desvío	Varianza	Mínimo	Máximo	n
MFL	100,37	11,92	142,18	60,5	128,2	42
OCH	86,99	11	120,94	64,14	110,9	21
PSL	114,7	7,92	62,71	97,2	130,2	27
SD	53,34	8,74	76,42	28,11	71,10	47
SE	46,94	12,32	151,85	22,68	72,06	16
MZW	40,23	7,36	54,24	25,03	58,59	43
MZL	112,17	20,75	430,67	70,71	159,73	31
MZH	52,38	11,1	123,19	32,28	76,78	30
NSL	102,34	16,94	287,05	62,17	132,88	26
BCL	84,19	13,23	175	71,25	111,92	24
PAB	76,90	19,18	367,96	42,39	134,42	30
PAL	135,95	26,27	690,37	89,35	192,75	29
BZB	147,9	34,49	1189,66	81	211,2	19
BCB	54,68	10,22	104,53	28,66	78,96	27
UPL	89,63	14,89	221,83	63,52	122,03	33
POC	45,04	11,26	126,80	25,12	75,31	24
ORH	42,43	7,08	50,13	28,31	55,06	24
ORL	40,01	8,85	78,33	25,40	57,72	16
LIB	58,99	17,79	316,60	11,32	98,58	21
TSL	248	18,09	327,36	222,8	283,2	27
LPRL	39,91	8,98	80,62	18	49,11	12
LMRL	55,27	16,04	257,23	19,73	83,50	15
JLB	54,06	5,12	26,24	46,02	62,94	9
JMA	92,42	15,33	235,06	63,44	115,20	9
JMB	116,32	19,24	370,19	86,85	140,09	8
JMC	82,69	15,39	236,83	62,59	114,78	12
JD	34,82	6,17	38,04	25,87	45,16	7

Tabla V. 8. Estadística descriptiva para la muestra completa de *Adinotherium ovinum* (n=60).

De acuerdo a los resultados obtenidos en el análisis exploratorio (Tabla V. 8), las variables que presentan mayor variación en la muestra para el cráneo son el ancho bicigomático (BZB), el largo (PAL) y ancho del paladar (PAB), el largo del paladar (PAL) y la longitud del hocico (MZL). En el caso de la mandíbula, las medidas que exhiben mayor

variación son el largo de la serie de molares inferiores (LMRL), la profundidad del ángulo mandibular (JMB), el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC) y la longitud posterior de la mandíbula.

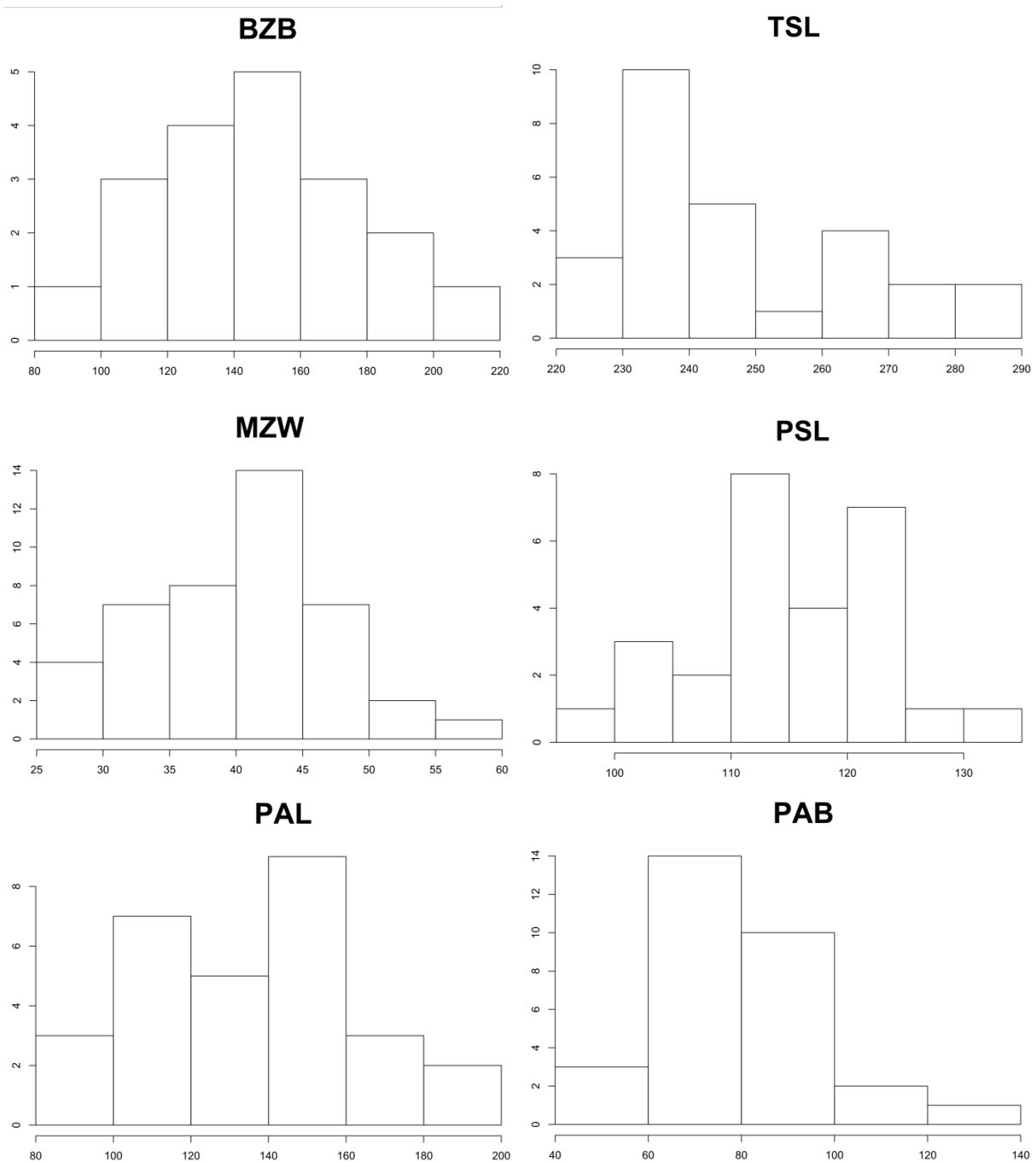


Fig. V. 7. Histogramas de algunas de las medidas del cráneo (BZB, TSL, MZW, PSL, PAL y PAB) de la muestra total de *Adinotherium ovinum*.

Algo más de la mitad de las variables analizadas presentan una distribución unimodal más o menos continua sin una clara diferenciación de las distintas clases de edad (e.g. BZB,

MZW, PAB), algo que la diferencia de la muestra de *Nesodon imbricatus* y que puede deberse al mayor número de ejemplares para cada clase de edad y a la diferencia de talla entre ambas especies. En la figura V. 7 se presentan algunos histogramas para ejemplificar la distribución de los datos en algunas de las variables craneanas que presentan la mayor varianza.

CP	% Varianza	% Var. acumulada
1	0,8046108	0,8046108
2	0,1216696	0,9262804
3	0,02243994	0,94872029
4	0,02028005	0,96900034
5	0,01313812	0,98213846
6	0,009907258	0,992045717
7	0,00480165	0,99684737
8	0,003152633	1,000000000

Tabla V. 9. Resultados del ACP a partir de la submuestra de medidas del cráneo de la muestra completa de *Adinotherium ovinum*.

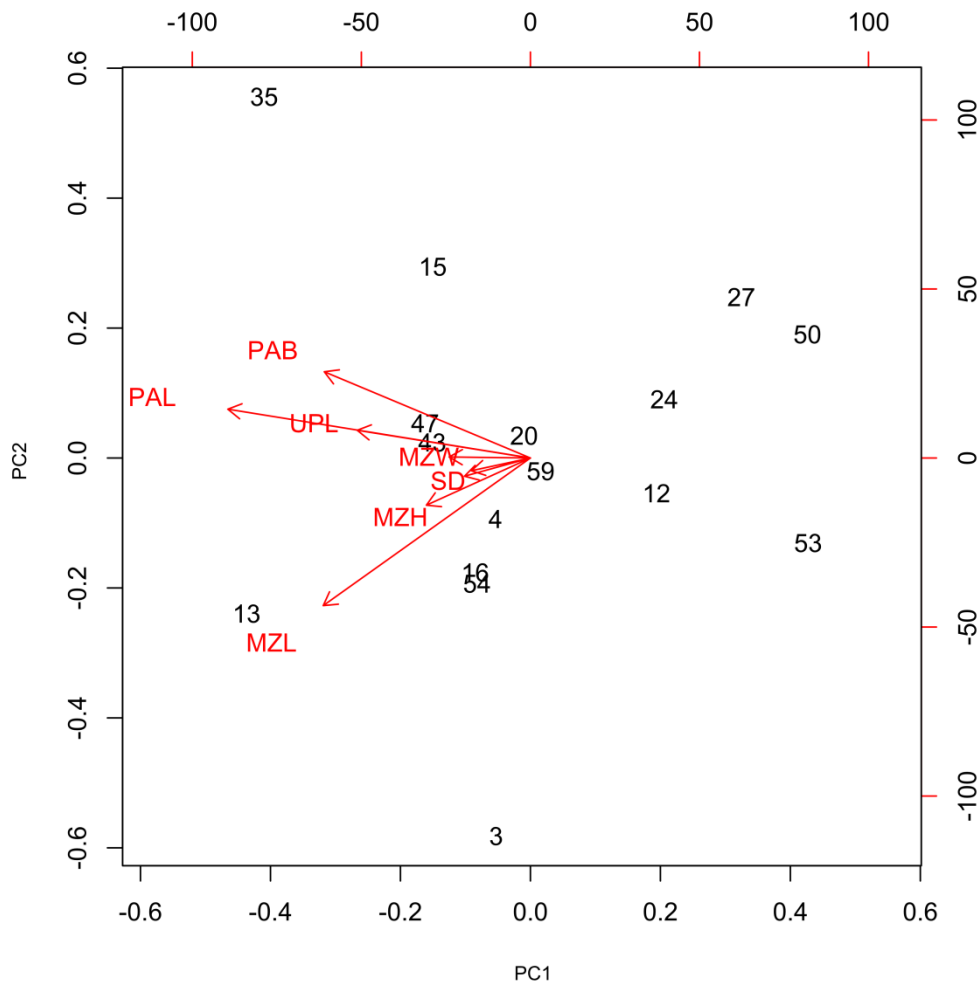


Fig. V. 8. Diagrama bivariado mostrando el aporte a la varianza total que realizan las variables analizadas para la submuestra de medidas craneanas de la muestra completa de *Adinotherium ovinum*.

El análisis de componentes principales realizado a partir de la submuestra de variables craneanas (aquellas que presentaban más de 29 observaciones; i.e. MFL, MZH, MZL, MZW, PAB, PAL, SD y UPL) necesitó de un total de ocho componentes para poder explicar la variación (el mismo número de variables involucradas en el análisis). El primer componente principal explica algo más del 80% de la varianza total de la muestra y para el sexto componente ya se explica más del 99% de la variación.

Las variables que aportan a la mayor variación en los primeros componentes son MZL, PAB (al igual que en el caso de la muestra de *Nesodon imbricatus*) y PAL; le siguen con un aporte moderado UPL y MZH; y por último las variables que contribuyen en menor medida a la variación en la componente son MFL, MZW y SD.

—Adultos

Las observaciones realizadas en ejemplares adultos comprenden un total de 41 ejemplares, en 33 de ellos se registraron medidas craneanas mientras que los datos tomados para la mandíbula se registraron en 10 individuos (Tabla V. 10).

En el análisis exploratorio, las variables craneanas BZB, PAL, TSL y MZL exhiben un alto rango de variación, mientras que PAB, LIB y UPL muestran niveles de variación moderado. En el caso de las variables mandibulares, el mayor grado de variación se observa en JMB, JMA y JMC.

A partir de los histogramas, obtenidos puede verse que muchas variables presentan una distribución bimodal y que la discontinuidad en los diferentes rangos de talla es más marcada que para el caso de los adultos de *Nesodon imbricatus* (e.g. BZB, MZL, PAL, TSL; Fig. V. 9). También se registraron variables que presentan una distribución unimodal continua de sus datos (e.g. LIB, Figs. V. 9).

En el análisis de componentes principales fueron necesarios siete componentes para poder explicar la variación de la submuestra de medidas craneanas para ejemplares adultos (las variables incluidas fueron MZL, MZW, PAB, SA, SB, SC, SD, TSL y UPL). En este caso, el primer componente principal explica algo más del 50% de la variación y el añadido de dos componentes más alcanza para explicar cerca del 90% de la varianza en la submuestra (Tabla. V. 11).

Variable	Media	Desvío	Varianza	Mínimo	Máximo	n
MFL	104,48	9,55	91,19	84,37	128,20	26
OCH	86,73	11,51	132,46	78,20	110,90	19
PSL	115,6	7,43	55,16	97,2	130,2	23
SD	55,94	7,13	50,88	40,54	71,10	30
SE	48,46	6,27	126,77	35,71	72,06	14
MZW	42,24	11,26	39,33	30,81	58,59	28
MZL	120	17,20	295,86	95,3	159,7	17
MZH	56,56	10,90	118,94	34,12	76,78	15
NSL	103,08	12,3	151,22	85,56	119,51	15
BCL	84,92	13,91	193,6	71,25	111,92	12
PAB	80,88	14,91	222,31	60,13	108,43	17
PAL	144,1	20,87	435,46	110,4	184,4	15
BZB	160,8	22,73	516,90	125	198,8	12
BCB	53,93	8,41	70,79	39,68	65,93	14
UPL	87,31	12,38	153,40	75,76	122,03	19
POC	44,41	9,63	92,85	33,01	58,26	11
ORH	44,57	6,07	36,90	31,26	54,62	11
ORL	43,57	7,57	57,27	28,41	53,71	7
LIB	68,35	13,63	185,79	49,18	98,58	11
TSL	249,9	19,34	374,18	222,8	283,2	21
LPRL	41,27	6,26	39,17	33,01	58,26	9
LMRL	59,44	13,41	179,72	30,92	83,5	11
JLB	53,73	3,91	15,25	46,02	57,08	6
JMA	96,17	17,31	299,77	63,44	115,2	6
JMB	121,84	19,69	387,73	90,32	140,09	5
JMC	85,96	17,22	296,63	62,59	114,78	8
JD	36,31	5,19	26,97	29,27	45,16	7

Tabla V. 10. Estadística descriptiva para la muestra de adultos de *Adinotherium ovinum* (n=41).

Al igual que en los casos anteriores, las variables que aportan la mayor variación a los primeros componentes son MZL, TSL y UPL, con el añadido de OCH que también hace un gran aporte al primer y segundo componente principal. En menor medida, se encuentran los aportes realizados por las variables PAB, MSL y PSL, y en última instancia los realizados por MZW y SD.

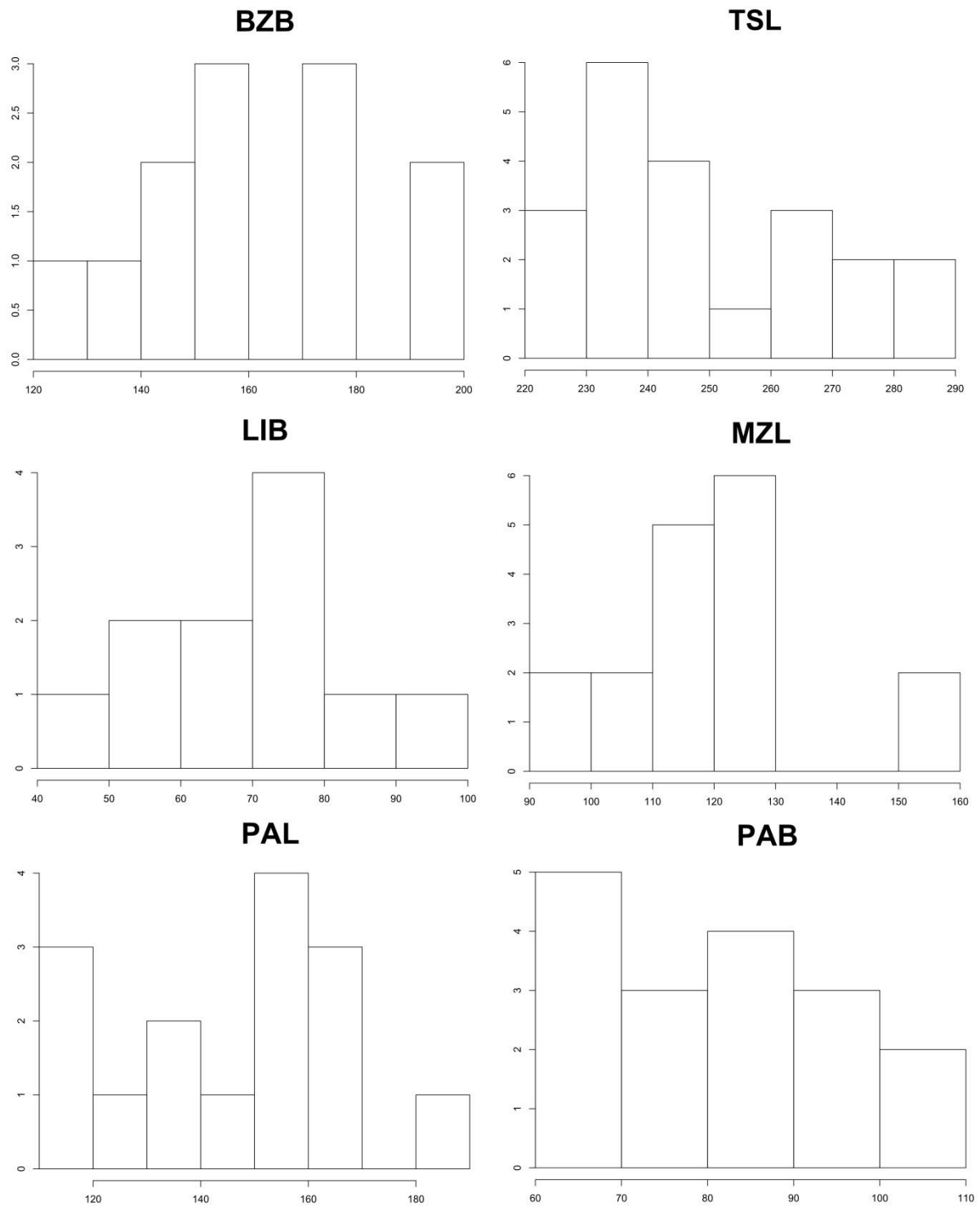


Fig. V. 9. Histogramas de algunas de las medidas del cráneo (BZB, TSL, LIB, MZL, PAL y PAB) de la muestra de ejemplares adultos de *Adinotherium ovinum*.

CP	% Varianza	% Var. acumulada
1	0,5752	0,5752
2	0,2012	0,7764
3	0,1223	0,8987
4	0,06696	0,96562
5	0,02452	0,99015
6	0,00985	~1,00000
7	~0	1,000000000

Tabla V. 11. Resultados del ACP a partir de la submuestra de medidas del cráneo de ejemplares adultos de *Adinotherium ovinum*.

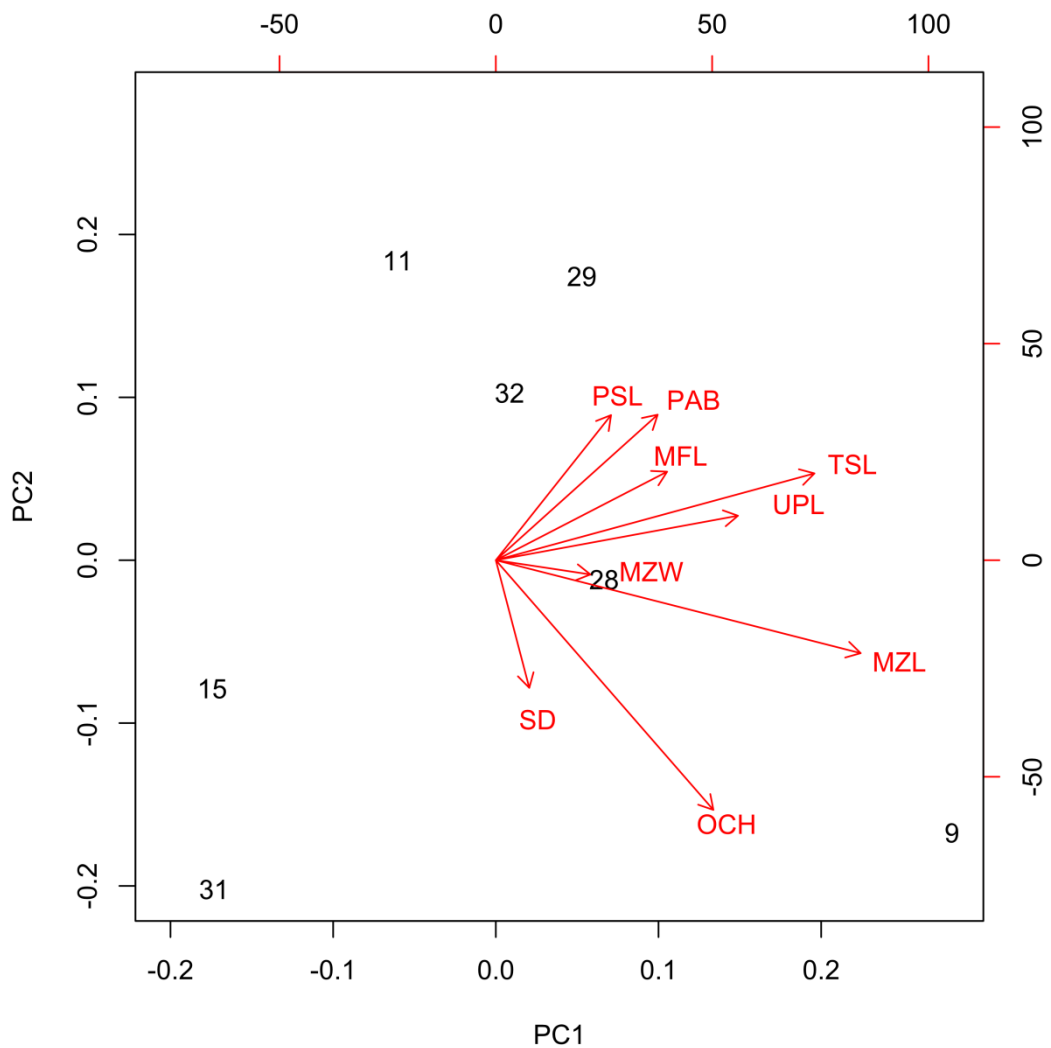


Fig. V. 10. Diagrama bivariado mostrando el aporte a la varianza total que realizan las variables analizadas para la submuestra de medidas craneanas de ejemplares adultos de *Adinotherium ovinum*.

—Subadultos

En este apartado, se muestran los estadísticos obtenidos para la muestra de ejemplares subadultos de *Adinotherium ovinum*. Dado el tamaño muestral (n=12), solo se menciona cuáles son las variables que muestran la mayor varianza (Tabla V. 12). Estas son PAL y PAB, siendo la primera de ellas la que presenta la mayor varianza. Otras variables (BZB y SE) presentan un grado de variación similar a PAB, pero dado que fueron observadas en solo dos ejemplares deben ser consideradas con cautela hasta que el número de observaciones pueda ser ampliado.

Variable	Media	Desvío	Varianza	Minimo	Maximo	n
MFL	99,38	7,29	53,19	89,71	110,24	11
OCH	89,52	4,53	20,54	86,31	92,72	2
PSL	109,7	10	99,85	100	122,4	4
SD	53,67	5,60	31,41	45,35	61,66	11
SE	36,28	19,23	369,92	22,68	49,88	2
MZW	39,84	7,39	54,63	26,75	48,73	10
MZL	112,18	16,15	260,86	88,77	136,53	10
MZH	52,33	8,17	66,72	37,12	61,37	10
NSL	111,3	16,29	265,37	88,5	132,9	8
BCL	79,81	10,03	100,68	72,71	86,90	2
PAB	79,70	23,37	546,04	60,63	134,42	8
PAL	142,5	60,86	3704,22	107	192,8	9
BZB	168,1	24,73	611,78	125,1	211,2	2
BCB	55,13	13,5	182,19	28,66	78,96	8
UPL	95,76	14,19	201,3	73,17	120,97	9
POC	47,44	15,51	240,54	25,12	75,31	7
ORH	41,53	8,36	69,85	28,31	55,06	9
ORL	40,92	8,65	74,8	33,71	57,72	6
LIB	55,06	13,98	195,33	34,57	71,05	5
TSL	236,9	6,38	40,67	231,6	249,5	6
LMRL	59,01	1,34	1,80	58,06	59,96	2
JMC	73,86	9,83	96,74	66,91	80,82	2

Tabla V. 12. Estadística descriptiva para la muestra de subadultos de *Adinotherium ovinum* (n=12).

—Juveniles

Al igual que en el caso anterior (y esta misma clase de edad para *Nesodon imbricatus*), el número de ejemplares registrados es escaso (n=7) solo se presentan aquí los estadísticos resultantes del análisis exploratorio (Tabla V. 13). La mayor variación se registra en el BZB (igual que en el caso de los ejemplares juveniles de *N. imbricatus*) y en menor media por el

PAB y el ancho interorbitario mínimo (LIB); en el caso de la varianza presentada por el JMB, es posible que se deba al limitado número de observaciones realizadas y al igual que el BZB y SE, en la clase de edad anterior, su valor debe ser tomado con precaución.

Variable	Media	Desvío	Varianza	Mínimo	Máximo	n
MFL	82,88	14,97	224,32	60,5	91,95	4
SD	39,83	10,05	101	28,11	55,20	5
MZW	28,36	2,65	7,03	25,03	30,97	4
MZL	81,42	10,76	115,89	73,17	93,60	3
MZH	39,98	8,32	69,28	32,28	54	5
NSL	55,70	11,86	140,77	62,17	85,70	3
PAB	58,92	18,32	335,86	42,39	88,96	5
PAL	96,57	8,23	67,69	89,35	108,4	4
BZB	108,9	20,14	405,48	81	137,7	5
BCB	55,7	11,05	122,09	44,61	70,41	4
UPL	76	15,80	249,79	63,89	102,56	5
POC	41,04	8,92	79,62	31,15	51,28	5
ORH	38,60	6,03	36,35	33,71	46,96	4
ORL	29,86	5,22	27,25	25,40	35,60	3
LIB	42,33	17,78	316,05	11,32	55,78	5
LPRL	44,75	5,46	29,80	40,89	48,61	2
LMRL	28,56	12,49	155,94	19,73	37,39	2
JLB	58,74	5,94	35,28	54,54	62,94	2
JMA	83,33	10,63	113,1	75,81	90,85	2
JMB	100,56	19,39	376,20	86,85	114,28	2
JMC	78,47	12,47	155,41	69,66	87,29	2

Tabla V. 13. Estadística descriptiva para la muestra de juveniles de *Adinotherium ovinum* (n=7).

V. 2 Morfometría geométrica

V. 2.1 Nesodontinae

Se presentan los resultados del análisis morfogeométrico para los Nesodontinae en el contexto del suborden Toxodontia. Este análisis se realizó con un conjunto de *landmarks* tomados para un total de 36 ejemplares que incluyen miembros de tres familias de Toxodontia (Isotemnidae, 1; Leontinidae, 2; y Toxodontidae, 33, de los cuales 5 corresponden a la subfamilia Toxodontinae y 28 a los Nesodontinae).

—Datos sin retrodeformar

El análisis de componentes principales registró una varianza total de 0,01672373 para toda la muestra. El primer componente explica alrededor de un 24% de la variación presente en la muestra y el 80% de la variación está explicada por los primeros ocho componentes principales (Tabla V. 14). A partir del noveno componente principal, los valores de variación explicados caen por debajo del 3% y se necesitó un total de 35 componentes para poder explicar la varianza total de la muestra. El morfoespacio comprendido por los primeros dos componentes (Fig. V. 11) representa casi el 40% de la variación de la muestra.

CP	Resultados ACP		
	Valor Eigen	% Varianza	% Var. acumulada
1	0,00404185	24,168	24,168
2	0,00256047	15,310	39,479
3	0,00224129	13,402	52,881
4	0,00128514	7,685	60,565
5	0,00109305	6,536	67,101
6	0,00090613	5,418	72,519
7	0,00072410	4,330	76,849
8	0,00056201	3,361	80,210
9	0,00043243	2,586	82,795
10	0,00042196	2,523	85,318
11	0,00032630	1,951	87,270
12	0,00029912	1,789	89,058
13	0,00028266	1,690	90,748
35	0,00000376	0,022	100,000

Tabla V. 14. Resultados del ACP realizado para la muestra completa del cráneo de Nesodontinae.

A lo largo del eje del CP1 (Fig. V. 12A), los valores positivos representan ejemplares con cráneos más altos y angostos, con un desarrollo más estrecho de la fosa temporal y las órbitas más cercanas al plano oclusal; en contraparte, los valores negativos de este eje representan ejemplares con cráneos más bajos y anchos, con las órbitas más alejadas del plano oclusal y una amplia fosa temporal.

El segundo CP (Fig. V. 12B) explica algo más del 15% de la variación de la muestra. A lo largo de este eje, los valores positivos representan cráneos con rostros ligeramente más largos, región temporal angosta, fosa temporal y región occipital estrechas; paladar más angosto y no muy profundo; arcada dental ligeramente más estrecha. Los valores negativos del CP2 indican cráneos altos con rostros más cortos, región temporal del cráneo estrecha y

amplia fosa temporal, región occipital ancha, paladar profundo, ancho y con arcada dental amplia.

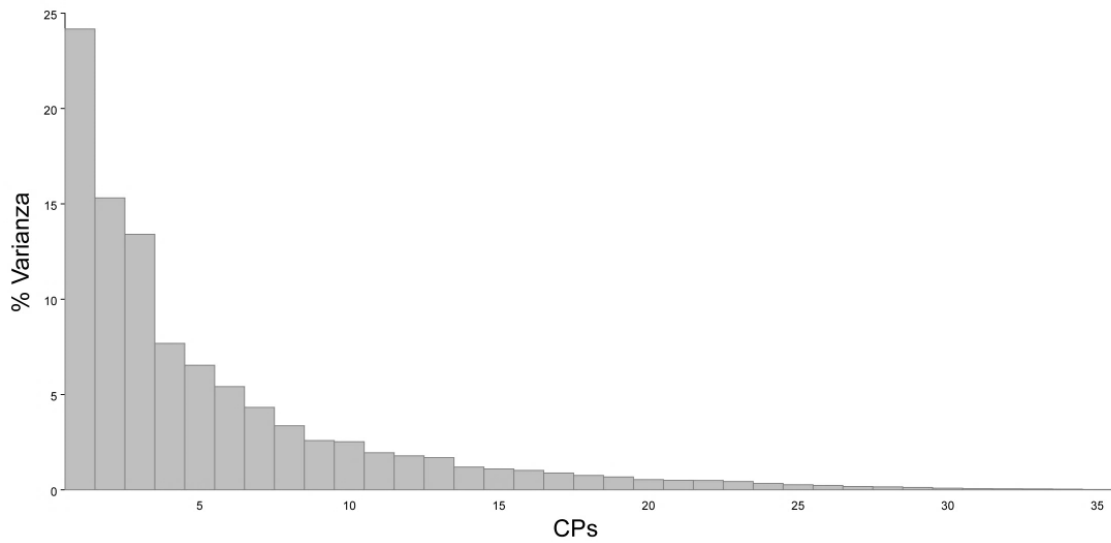


Fig. V. 11. Gráfico de barras mostrando el porcentaje de variación explicado por cada uno de los componentes principales.

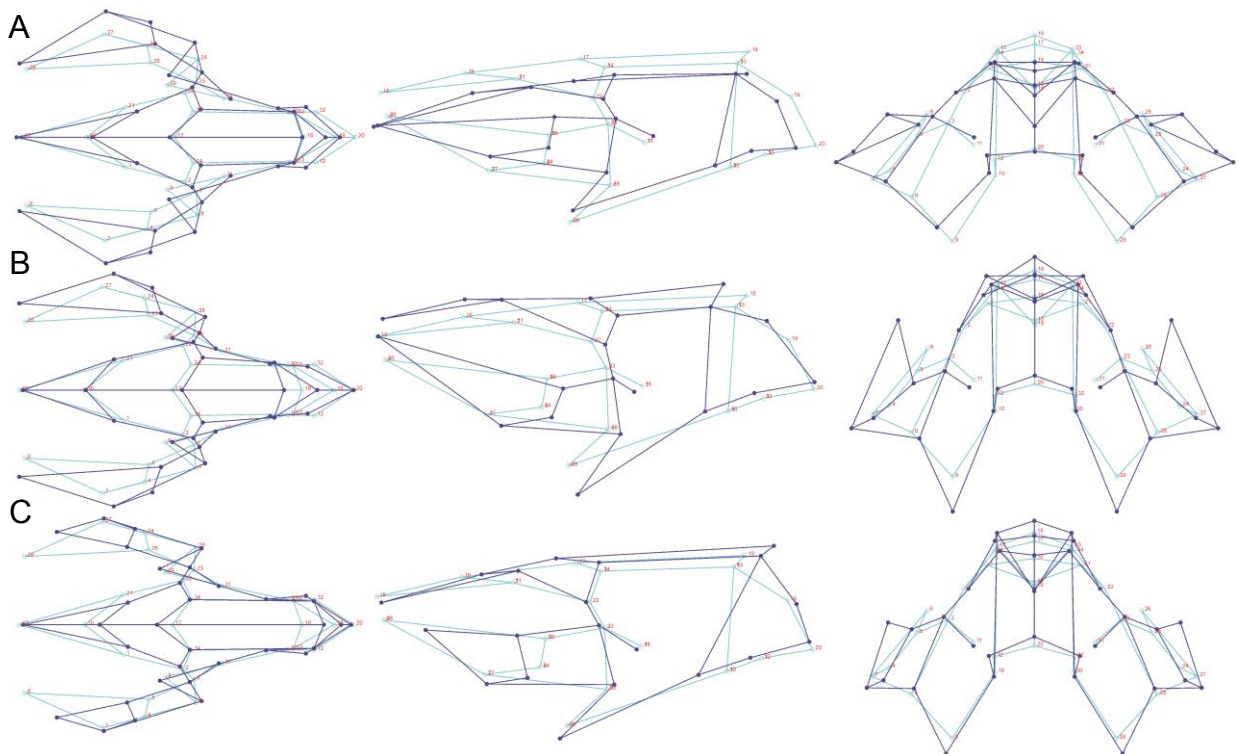


Fig V. 12. Esquemas que muestran la variación de la posición de los diferentes *landmarks* para los CP1 (A), CP2 (B) y CP3 (C) correspondientes al análisis realizado para toda la muestra de Nesodontinae, sin retrodeformar. El azul oscuro representa el entramado (*wireframe*) correspondiente a los valores negativos de la distribución (Factor de escala -0,15), mientras que el color cian corresponde a los valores de la forma consenso.

El tercer componente principal (Fig. V. 12C) explica algo más del 13,4% de la variación total de la muestra y, el rasgo más destacable, es la variación en la longitud y el alto del arco cigomático, que es largo y bajo para los valores positivos, y corto y alto hacia los valores negativos de este componente.

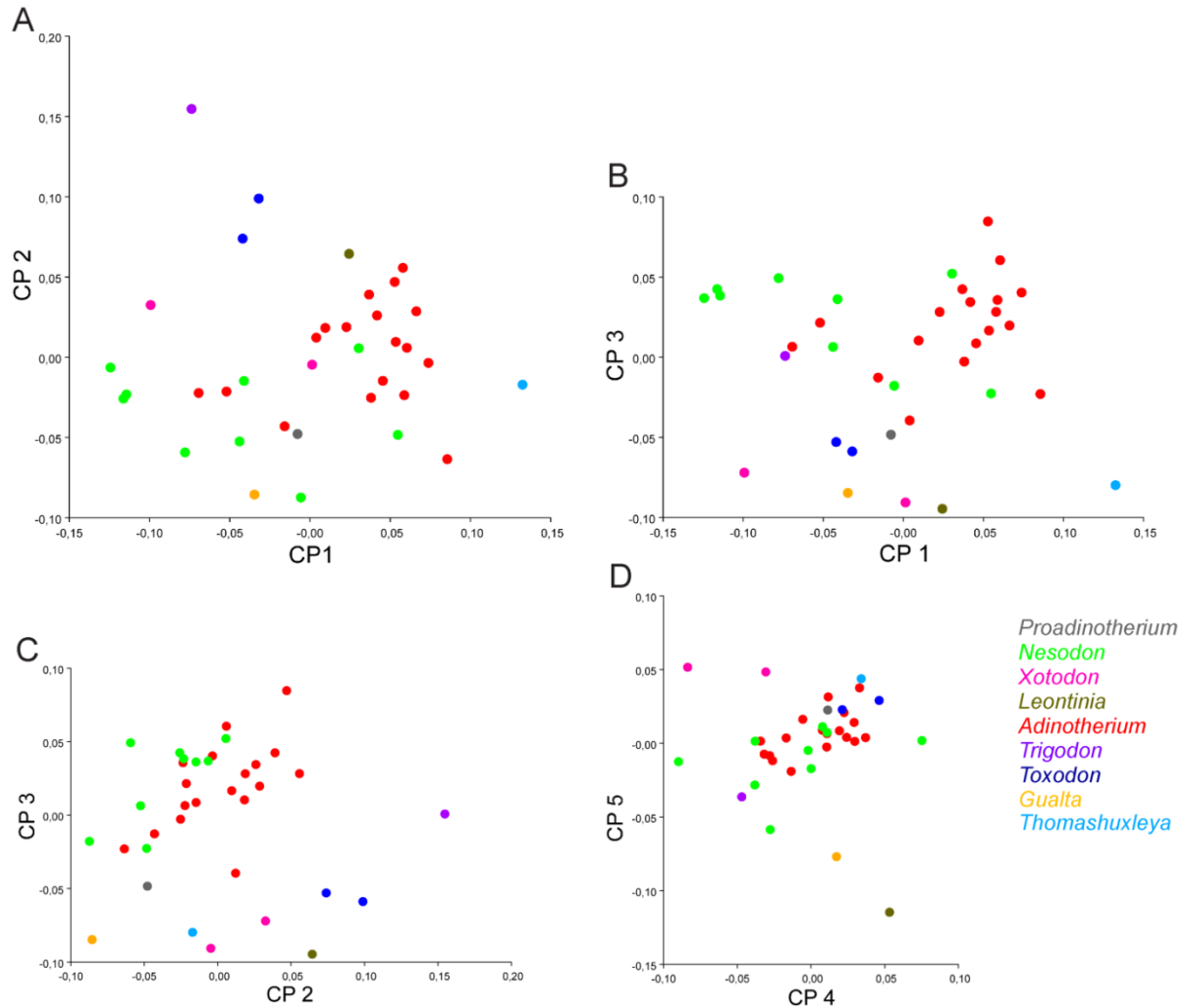


Fig. V. 13. Análisis de componentes principales para el cráneo de Nesodontinae y otros notoungulados sin retrodeformar: morfoespacio comprendido por CP1 (eje de abscisas) y CP2 (eje de ordenadas) (A), morfoespacio comprendido por el CP1 y CP3 (B), morfoespacio comprendido por CP2 y CP3 (C), Morfoespacio comprendido CP4 y CP5 (D).

En el morfoespacio determinado por los primeros dos componentes (Fig. V. 13A), puede observarse que el género *Adinotherium* ocupa, en su mayoría, la región de valores positivos del CP1 (Fig. V. 13A y 13B), mientras que el género *Nesodon* se ubica desde el valor cero hacia los negativos. En términos de la variación asociada al CP2 (Fig. V. 13A y 13C), *Nesodon* se ubica desde el valor cero hacia los negativos, mientras que los ejemplares de

Adinotherium se distribuyen más cercanos al valor cero, entre valores de -0,5 y 0,5. Los taxones que se distribuye en los valores más positivos del CP2 son *Trigodon gaudri* y los dos ejemplares de *Toxodon*. En términos del CP3 (Fig. V. 13C), la distribución *Nesodon* va desde valores ligeramente negativos hasta 0,5; *Adinotherium* registra un rango de variación más amplio que *Nesodon*, tanto en los valores positivos, como en los negativos. Con respecto al cuarto componente principal (Fig. V. 13D), *Adinotherium* se registra en los valores cercanos al cero, con una distribución bastante acotada, mientras que *Nesodon* ocupa prácticamente todo el espectro de la distribución. Para el caso del CP5 (Fig. V. 13D), tanto *Adinotherium* como *Nesodon* se ubican sobre los valores medios, con *Nesodon* ubicado hacia los valores más negativos.

—Datos retrodeformados

El análisis de componentes principales registró una varianza total de 0,02007540 para toda la muestra, un valor mayor a la varianza obtenida para el análisis con los datos sin retrodeformar. El primer componente explica alrededor de un 23% de la variación presente en la muestra y el 80% de la variación está explicada por los primeros nueve componentes principales (Tabla V. 15 y Fig. V. 14). A partir del décimo componente principal, los valores de variación explicados caen por debajo del 3% y, al igual que en el análisis anterior, se necesitaron 35 componentes para poder explicar la varianza total de la muestra. El morfoespacio representado por los primeros dos componentes (Fig. V. 15A) representa casi el 40% de la variación de la muestra.

A lo largo del eje del CP1 (Fig. V. 15A), los valores positivos representan ejemplares con cráneos más bajos y anchos, con un desarrollo amplio de la fosa temporal y las órbitas más alejadas del plano oclusal. En contraparte, los valores negativos de este eje representan ejemplares con cráneos más altos y angostos, con una fosa temporal más estrecha y las órbitas más cercanas al plano oclusal.

El segundo componente (Fig. V. 15B) principal explica algo más del 15% de la variación de la muestra y el rasgo más importante a destacar es la variación de altura entre los valores positivos y negativos de este componente. A lo largo del CP 2, los valores negativos representan cráneos altos, con rostros ligeramente más cortos, paladar levemente más angosto y profundo, con una arcada dental más estrecha, mientras que los valores positivos indican cráneos bajos con rostros algo más largos, paladares menos profundos, anchos y con arcada dental amplia. Un detalle a destacar es que en este componente no parece haber variación en el grado de desarrollo de la fosa y la región temporal del cráneo.

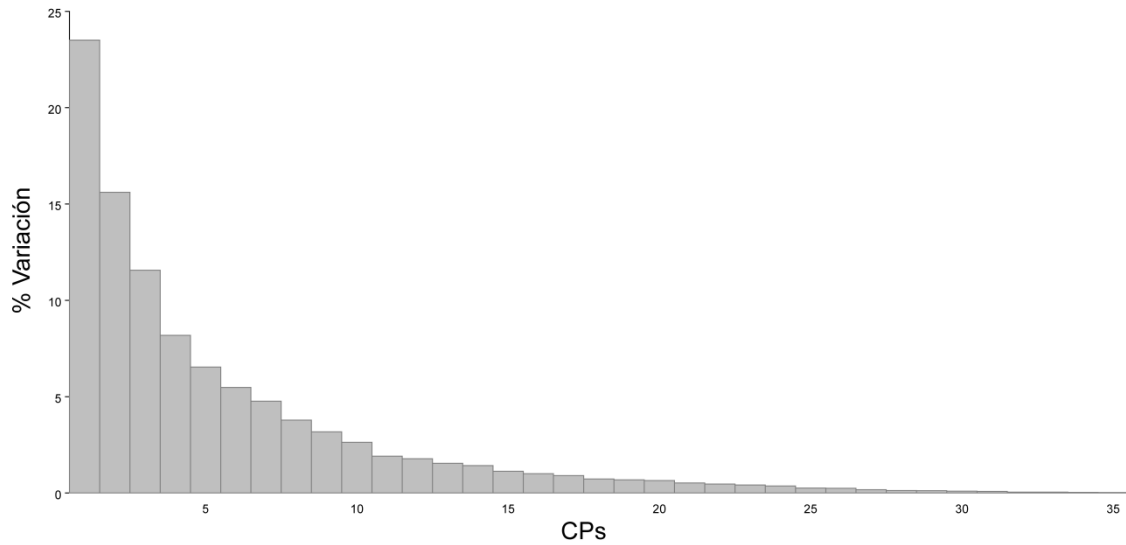


Fig. V. 14. Gráfico de barras mostrando el porcentaje de variación explicado por cada uno de los componentes principales.

Resultados ACP			
CP	Valor Eigen	% Varianza	% Var. acumulada
1.	0,00471916	23,507	23,507
2.	0,00313345	15,608	39,116
3.	0,00232089	11,561	50,676
4.	0,00164301	8,184	58,861
5.	0,00131213	6,536	65,397
6.	0,00110035	5,481	70,878
7.	0,00095651	4,765	75,642
8.	0,00075970	3,784	79,426
9.	0,00063787	3,177	82,604
10.	0,00052819	2,631	85,235
11.	0,00038395	1,913	87,147
12.	0,00035728	1,780	88,927
13.	0,00030960	1,542	90,469
35.	0,00000505	0,025	100,000

Tabla V. 15. Resultados del ACP realizado para la muestra completa del cráneo de Nesodontinae.

El tercer componente principal (Fig. V. 15C) explica algo más del 11% de la variación de la muestra. Sus valores positivos corresponden a cráneos algo más largos con rostro ligeramente más corto y bajo, con cresta sagital alta y arcos cigomáticos bajos y largos. El espectro negativo de este componente comprende cráneos más cortos, con rostros altos y proporcionalmente más largos, cresta sagital corta y baja, y arcos cigomáticos más robustos y cortos.

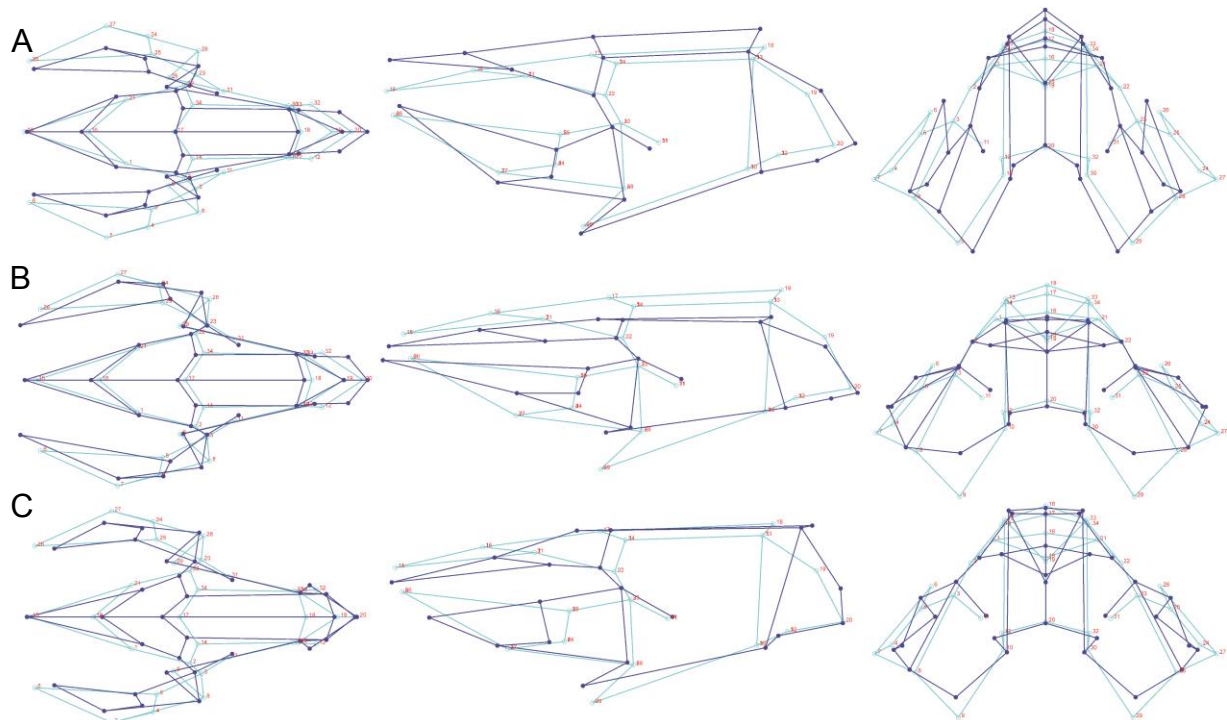


Fig V. 15. Esquemas que muestran la variación de la posición de los diferentes *landmarks* para los CP1 (A), CP2 (B) y CP3 (C) correspondientes al análisis realizado para toda la muestra de *Nesodontinae* retrodeformada. El azul oscuro representa el entramado (*wireframe*) correspondiente a los valores negativos de la distribución (Factor de escala -0,15), mientras que el color cian corresponde a los valores de la forma consenso.

En el morfoespacio determinado por los primeros dos componentes (Fig V. 16A), puede observarse que, en su mayoría, el género *Adinotherium* ocupa la zona de valores medios del CP 1 (Fig V. 16A y 16B), con un ejemplar ubicado en el extremo negativo de la distribución (YPM-PU 15382), mientras que el género *Nesodon* presenta una distribución que va de valores ligeramente negativos a los valores más positivos del componente. En términos de la variación asociada al CP2 (Fig V. 16A y 16C), *Nesodon* se ubica en los valores centrales, con la mayoría de los ejemplares en los valores negativos, mientras que *Adinotherium* se distribuye prácticamente a lo largo de todo el eje, aunque la gran mayoría de los ejemplares se ubican en la zona central de la distribución. En términos del CP3 (Fig V. 16B y 16C), la distribución es bastante uniforme para *Adinotherium*, que se encuentra distribuido por los valores medios, mientras que el rango de variación del género *Nesodon* va desde el valor cero a los valores más positivos. El CP4 (Fig V. 16D) presenta un alto grado de variación para el género *Adinotherium*, con la mayoría de sus ejemplares distribuidos en los valores medios del componente, pero con un ejemplar (YPM-PU 15382) ubicado en el extremo negativo de la distribución. Para el caso de *Nesodon*, casi todos los ejemplares se encuentran ubicados en los

valores medios del componente. Con respecto al quinto componente (Fig V. 16D), la mayor parte de los ejemplares de *Adinotherium* se encuentran ubicados en los valores centrales, a excepción del ejemplar YPM-PU 15983, que se encuentra en el extremo negativo de la distribución. En el caso de *Nesodon*, también se ubica mayormente en los valores centrales del componente a excepción del ejemplar tipo de *Nesodon taweretus* (indicado por una flecha en la Fig. 16D) que se ubica hacia los valores positivos.

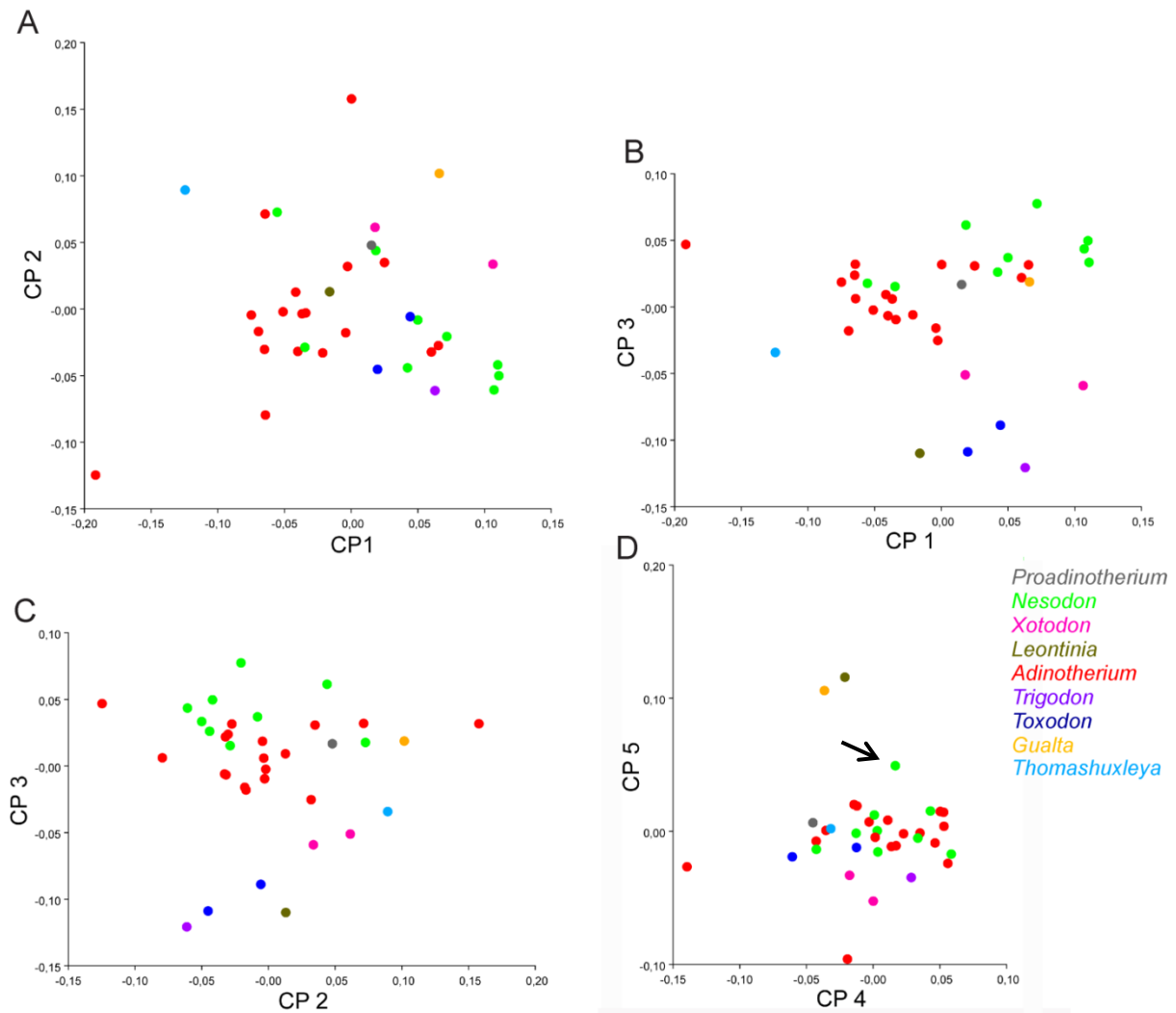


Fig. V. 16. Análisis de componentes principales para el cráneo de Nesodontinae y otros notoungulados retrodeformado: Morfoespacio comprendido por CP1 (eje de abscisas) y CP2 (eje de ordenadas)(A), morfoespacio comprendido por el CP1 y CP3 (B), morfoespacio comprendido por CP2 y CP3 (C), Morfoespacio comprendido CP4 y CP5 (D).

—Mandíbula

El análisis de componentes principales registró una varianza total de 0,00330078 para toda la muestra. El primer componente principal explica alrededor del 35% de la variación

total y con la inclusión de los cuatro CP siguientes se explica alrededor del 90% de la variación presente en la muestra (Tabla V. 16). Se necesitó un total de siete componentes principales para poder explicar toda la variación presente.

Resultados ACP			
CP	Valor Eigen	% Varianza	% Var. Acumulada
1.	0,00115237	34,912	34,912
2.	0,00062311	18,878	53,790
3.	0,00046960	14,227	68,017
4.	0,00040433	12,249	80,266
5.	0,00030576	9,263	89,529
6.	0,00019817	6,004	95,533
7.	0,00014744	4,467	100,000

Tabla V. 16. Resultados del ACP realizado para la muestra completa de la mandíbula de Nesodontinae.

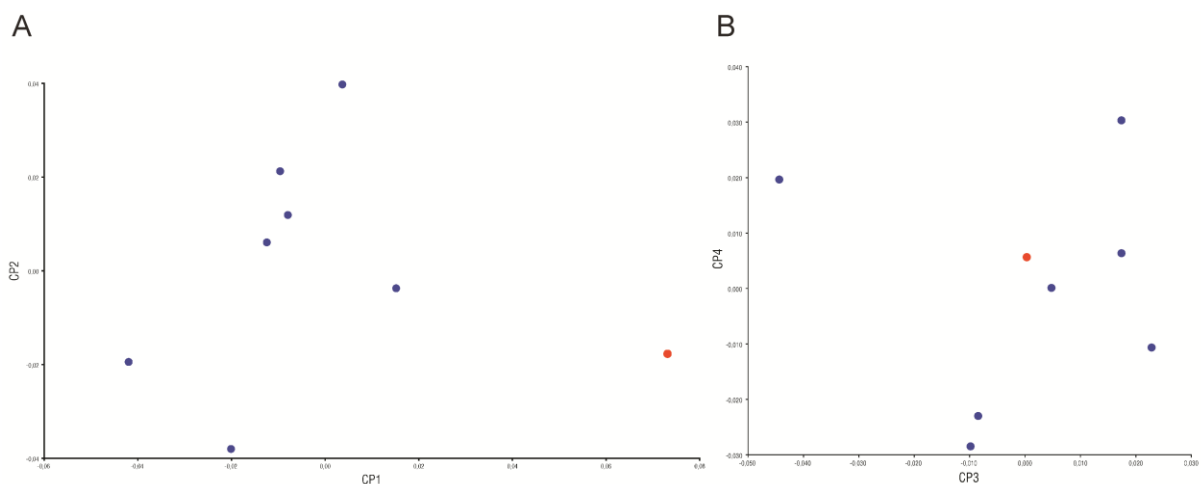


Fig. V. 17. Análisis de componentes principales para la mandíbula de Nesodontinae: morfoespacio comprendido por CP1 (eje de abscisas) y CP2 (eje de ordenadas (A)), morfoespacio comprendido por el CP1 y CP3 (B). Los puntos azules representan ejemplares de *Nesodon* y los puntos rojos al ejemplar de *Adinotherium*.

En el morfoespacio determinado por los primeros dos componentes (Fig. V. 17A), puede observarse que el género *Nesodon*, en su mayoría, se distribuye entre los valores negativos y el valor cero del CP1 (Fig. V. 17A), mientras que el único ejemplar de *Adinotherium* se encuentra en el extremo positivo de dicho componente. Para el CP 2 (Fig. V. 17A), *Nesodon* se distribuye en todo el espectro, desde valores muy positivos hasta muy negativos, mientras que el ejemplar de *Adinotherium* se encuentra cercano a la zona media, pero dentro de los

valores negativos del componente. En el caso de CP3 (Fig. V. 17B), *Nesodon* se comporta de manera similar al caso anterior, mientras que *Adinotherium* se encuentra ubicado en el valor cero.

V. 2.2 *Nesodon*

En este apartado, se presentan los resultados para el análisis del morfoespacio del cráneo del género *Nesodon*, incluyendo ejemplares de las dos especies que lo integran; ocho de ellos corresponden a *Nesodon imbricatus* y uno al holotipo de *Nesodon taweretus*.

—Datos sin retrodeformar

Para el análisis realizado para *Nesodon imbricatus*, el análisis de componentes principales necesitó un total de ocho componentes para poder explicar toda la varianza de la muestra, que fue de 0,01346944. El primer componente explica casi el 50% de la variación en la muestra; el aporte de los componentes restantes es bastante alto y para el quinto de ellos ya se ha explicado más del 90% de la variación (Tabla V. 17 y Fig. V. 18).

CP	Valor Eigen	Resultados ACP	
		% Varianza	% Var. acumulada
1.	0,00671299	49,839	49,839
2.	0,00212412	15,770	65,609
3.	0,00148428	11,020	76,628
4.	0,00103638	7,694	84,323
5.	0,00086154	6,396	90,719
6.	0,00057654	4,280	94,999
7.	0,00039846	2,958	97,957
8.	0,00027512	2,043	100,000

Tabla V. 17. Resultados del ACP realizado para la muestra del cráneo de *Nesodon*.

Para este género, los valores positivos en el eje del CP 1 (Fig. V. 19A) indican cráneos más anchos (por la expansión lateral de los arcos cigomáticos y no por el ensanchamiento de la región temporal) y bajos, con el hocico ancho y más triangular, arcos cigomáticos más expandidos lateralmente, fosas temporales más amplias, órbitas más alejadas del plano oclusal, frontales ligeramente menos desarrollados y parietales con mayor aporte a la región temporal, región temporal del cráneo amplia, arcada dental ancha y con un paladar no tan profundo. Los valores negativos indican cráneos más angostos y altos, un hocico largo y

estrecho (más que nada en su porción posterior), arcos cigomáticos más rectos y fosas temporales relativamente más estrechas, órbitas más cercanas al plano oclusal, una contribución mayor del hueso frontal al techo craneano, una cresta sagital algo más corta y baja, una región temporal del cráneo más estrecha, arcada dental más estrecha y un paladar más profundo.

El CP2 (Fig. V. 19B) explica algo más del 18% de la variación total de la muestra para esta especie. Los valores negativos del eje indican cráneos angostos, con hocicos más largos y relativamente angostos, y arcos cigomáticos rectos con poca expansión lateral. Los valores positivos de este componente indican cráneos ligeramente más bajos y bastante más anchos (especialmente en la región temporal), con hocicos más cortos, ligeramente triangulares y anchos, arcos cigomáticos más expandidos lateralmente y fosa temporal ligeramente más amplia.

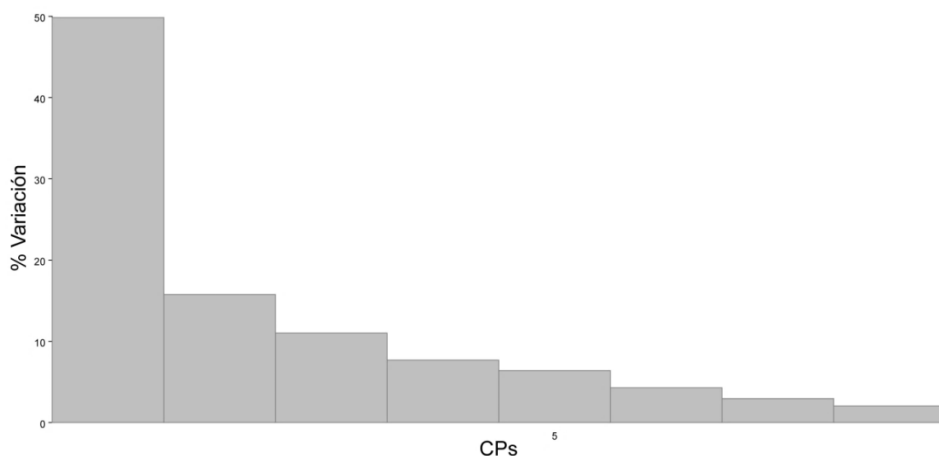


Fig. V. 18. Gráfico de barras mostrando el porcentaje de variación explicado por cada uno de los componentes principales.

El tercer componente principal (Fig. V. 19C) explica alrededor de un 11% de la variación total de la muestra; sus valores negativos corresponden a cráneos angostos y bajos, arcos cigomáticos largos y más o menos rectilíneos, región temporal y fosa temporal estrechas y cresta sagital ligeramente más larga, y arcada dentaria ligeramente estrecha y más profunda. Sus valores positivos corresponden a cráneos altos y anchos, arcos cigomáticos cortos y algo más altos, región temporal muy amplia y fosa temporal amplia (más que nada por la expansión lateral de los arcos cigomáticos), arcada dentaria ligeramente ancha y paladar poco profundo.

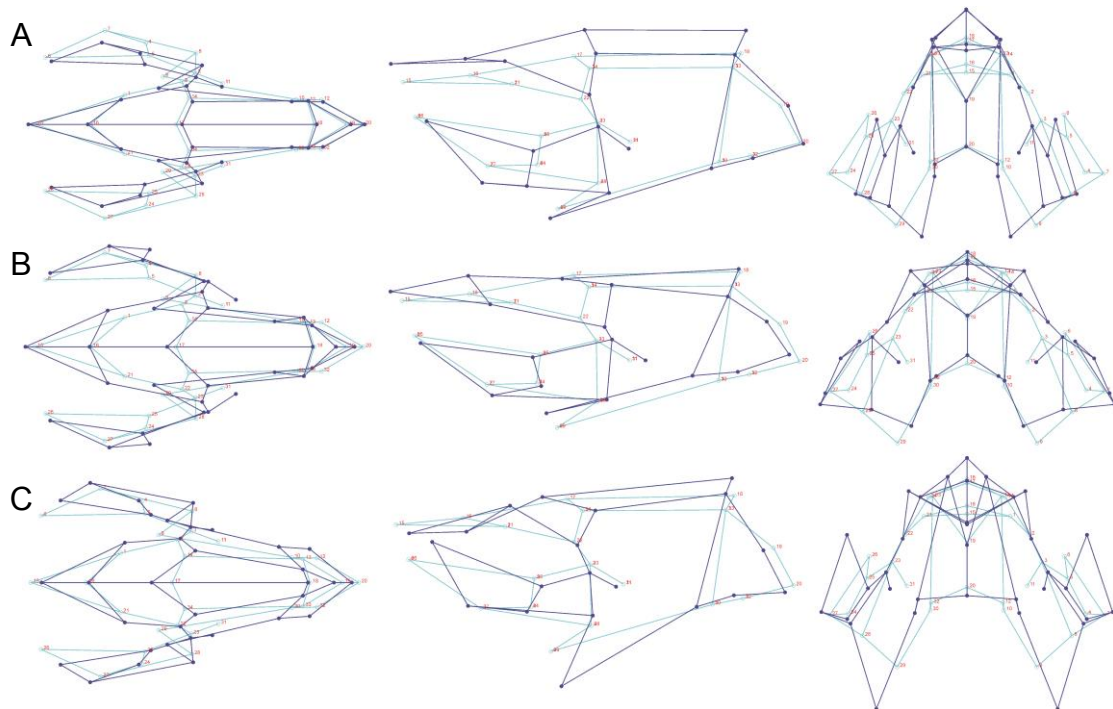


Fig. V. 19. Esquemas que muestran la variación de la posición de los diferentes *landmarks* para los CP1 (A), CP2 (B) y CP3 (C) correspondientes al análisis realizado para toda la muestra de *Nesodon* sin retrodeformar. El azul oscuro representa el entramado (*wireframe*) correspondiente a los valores negativos de la distribución (A, Factor de escala -0,15) y positivos (B y C), mientras que el color cian corresponde a los valores de la forma consenso.

En el morfoespacio determinado por los primeros dos componentes (Fig. V. 20A), puede notarse que, para el CP1 (Fig. V. 20A y 20B), la mayor parte de los ejemplares de *Nesodon* se ubican en los valores medios del componente, el extremo negativo representado por el MLP 12-4 y el positivo por el YPM-PU 15001. El único ejemplar de *Nesodon taweretus* se ubica en el cuadrante negativo, pero cercano al valor medio de la primera componente. Para el CP2 (Fig. V. 20A y 20C), la mayor parte de los ejemplares se encuentran en la zona media y los valores negativos de la distribución, aunque dos de los ejemplares (YPM-PU 15354, YPM-PU 15001) se encuentran ubicados en valores muy positivos del componente; *N. taweretus* se ubica exactamente en el valor cero del segundo componente principal. En el caso del tercer componente (Fig. V. 20B y 20C), la mayor parte de los datos se agrupan en los valores medios de la distribución; *N. taweretus* se ubica cercano al valor cero de este componente, con una leve tendencia positiva. Para el cuarto y quinto componentes (Fig. V. 20D), los ejemplares de *N. imbricatus* se encuentran agrupados en los valores ligeramente positivos a excepción de un ejemplar (YPM-PU 15135) que presenta valores negativos para ambos componentes; en el caso de *N. taweretus*, presenta valores más positivos para la cuarta

componente que cualquiera de los ejemplares de *N. imbricatus*, pero se diferencia claramente de todos ellos en su valor del componente cinco, que es marcadamente negativo.

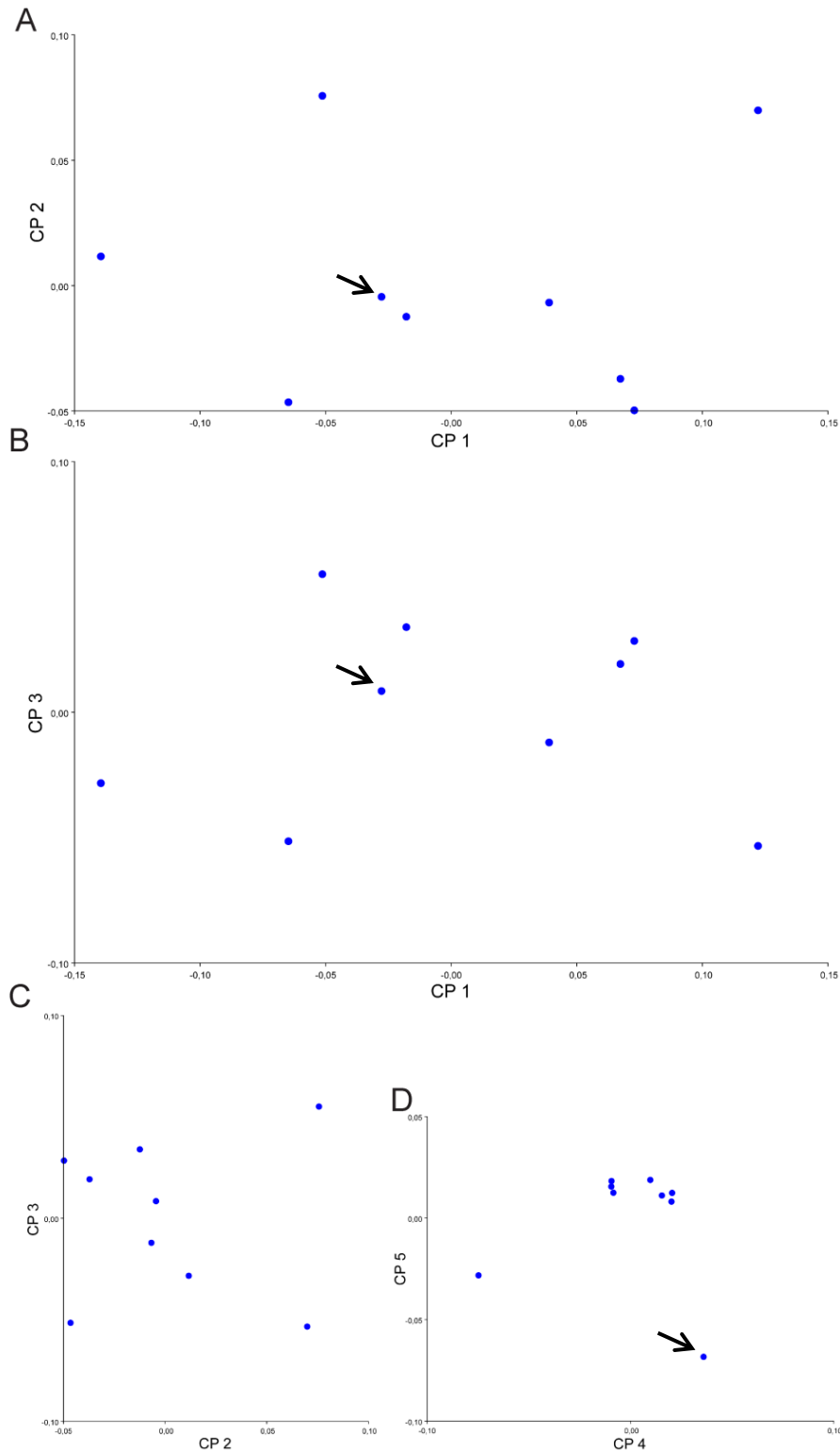


Fig. V. 20. Análisis de componentes principales para el cráneo de *Nesodon* sin retrodeformar: morfoespacio comprendido por CP1 (eje de abscisas) y CP2 (eje de ordenadas)(A), morfoespacio comprendido por el CP1 y CP3 (B), morfoespacio comprendido por CP2 y CP3 (C), morfoespacio comprendido CP4 y CP5 (D). La posición de *Nesodon taweretus* está indicada por una flecha.

—**Datos retrodeformados**

Al igual que en el caso anterior, el análisis de componentes principales necesitó un total de ocho componentes para poder explicar toda la varianza de la muestra, cuyo valor fue de 0,01427173, mayor al de los datos sin retrodeformar. El primer componente explica casi el 50% de la variación total de la muestra, el aporte de los componentes sucesivos es bastante alto y para el quinto de ellos ya se ha explicado más del 90% de la variación (Tabla V. 18 y Fig. V. 21).

Para el caso de este conjunto de datos, los valores positivos en el eje del CP1 (Fig. V. 22A) indican cráneos más angostos y altos, con el hocico estrecho, arcos cigomáticos poco expandidos lateralmente, fosas temporales estrechas, órbitas más cercanas al plano oclusal, frontales ligeramente más desarrollados y parietales con menor aporte a la región temporal (que es relativamente estrecha), arcada dental estrecha y paladar ligeramente más profundo. Los valores negativos indican cráneos más anchos y bajos, con el hocico ancho, arcos cigomáticos más expandidos lateralmente, fosas temporales más amplias, órbitas más alejadas del plano oclusal, frontales con menor desarrollo y parietales con mayor aporte a la región temporal, región temporal del cráneo amplia, arcada dental ancha y paladar no tan profundo.

El CP2 (Fig. V. 22B) explica algo más del 15% de la variación total de la muestra para esta especie. Los valores positivos del eje indican cráneos más bajos y angostos, con hocicos levemente más largos y relativamente angostos, arcos cigomáticos delgados y ligeramente curvados, y más expandidos lateralmente. Los valores negativos de este componente indican cráneos más altos y ligeramente más anchos, con hocicos más cortos y relativamente anchos, arcos cigomáticos anchos, rectos y con poca expansión lateral.

Resultados ACP			
CP	Valor Eigen	% Varianza	% Var. acumulada
1.	0,00710483	49,783	49,783
2.	0,00221804	15,542	65,324
3.	0,00151832	10,639	75,963
4.	0,00119665	8,385	84,347
5.	0,00088248	6,183	90,531
6.	0,00056734	3,975	94,506
7.	0,00045767	3,207	97,713
8.	0,00032639	2,287	100,000

Tabla V. 18. Resultados del ACP realizado para la muestra del cráneo de *Nesodon*.

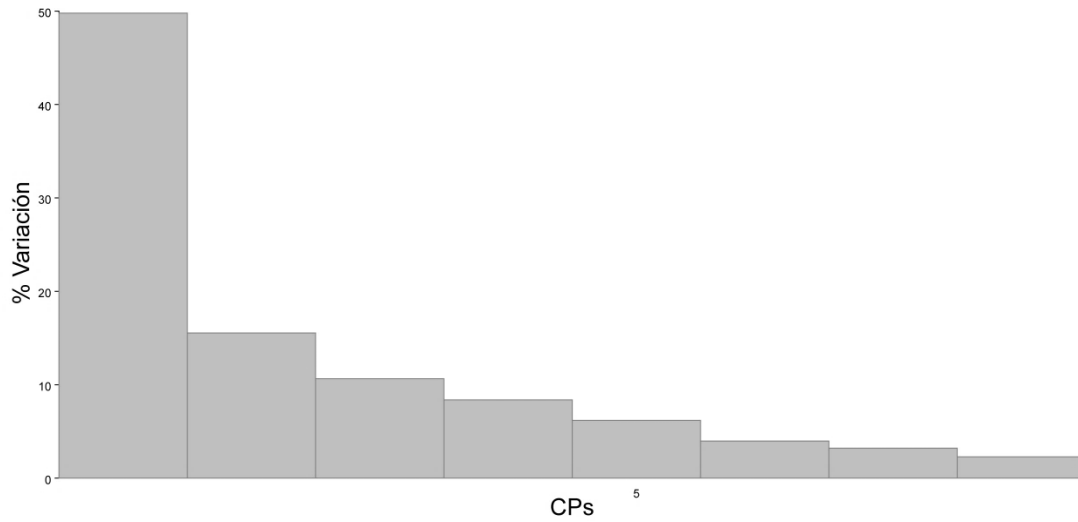


Fig. V. 21. Gráfico de barras mostrando el porcentaje de variación explicado por cada uno de los componentes principales.

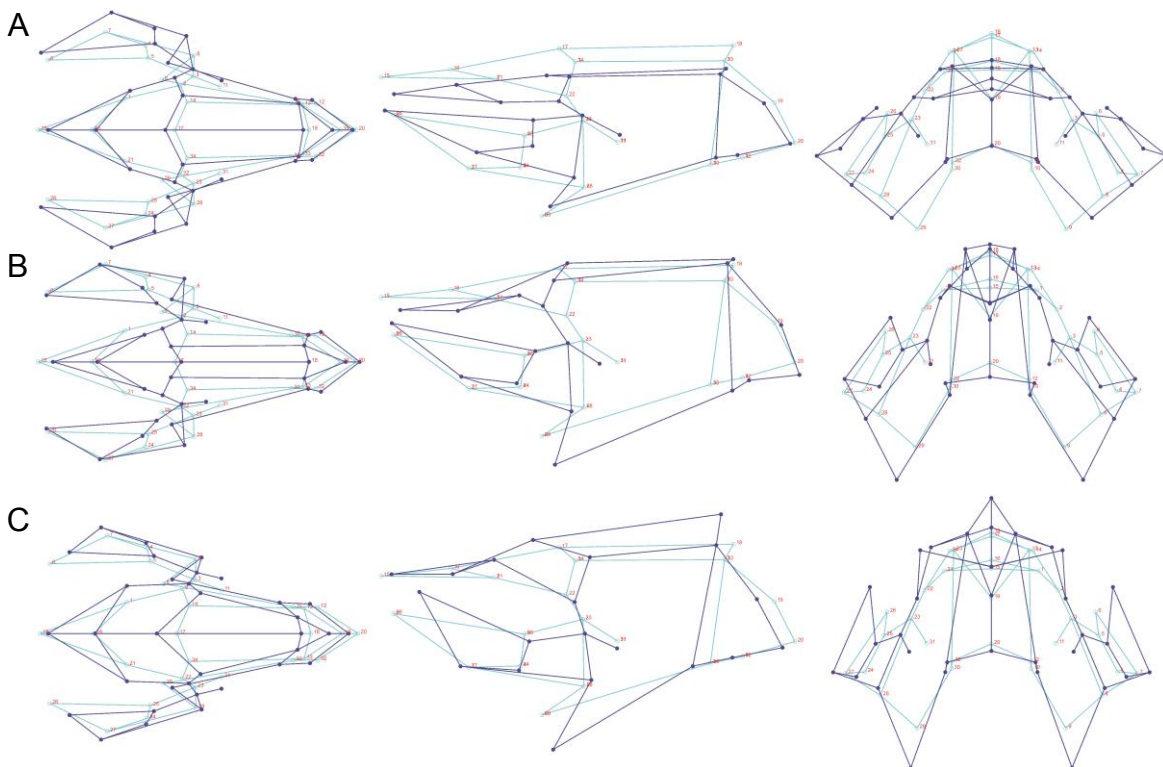


Fig V. 22. Esquemas que muestran la variación de la posición de los diferentes *landmarks* para los CP1 (A), CP2 (B) y CP3 (C) correspondientes al análisis realizado para toda la muestra de *Nesodon* retrodeformada. El azul oscuro representa el entramado (*wireframe*) correspondiente a los valores negativos de la distribución (Factor de escala 0,15), mientras que el color cian corresponde a los valores de la forma consenso.

El tercer componente principal (Fig. V. 22C) explica algo más del 10% de la variación total de la muestra; sus valores positivos corresponden a cráneos bajos y angostos, con hocicos relativamente más largos y angostos, región y fosa temporales estrechas, y arcos cigomáticos relativamente largos y bajos. Los valores negativos corresponden a cráneos más altos y anchos (mayormente por la expansión lateral de los arcos cigomáticos), hocico más corto y ligeramente triangular, región temporal del cráneo amplia y fosa temporal estrecha.

En el morfoespacio determinado por los primeros dos componentes, puede notarse como para el CP1 (Fig. V. 23A y 23B) no existe un arreglo particular y los ejemplares de *Nesodon* se distribuyen en los valores positivos y negativos del componente, aunque cabe destacar que la mayor parte de ellos se encuentra ubicada en los valores negativos. Para el caso del CP2 (Fig. V. 23A y 23C), la mayor parte de los ejemplares se ubican en los valores medios del componente, a excepción de uno de los ejemplares (YPM-PU 15001) que se encuentra ubicado en los valores más negativos. Al igual que para los datos no retrodeformados, *Nesodon taweretus* se ubica en los valores medios de las dos componentes, aunque, en el caso del CP1, su valor es ligeramente negativo. Para el CP3 (Fig. V. 23B y 23C), la mayor parte de los datos se agrupan en los valores medios, con la mayoría en los valores positivos de la distribución, a excepción de un ejemplar (MPM-PV RBPN-SFV-12-3) que se encuentra en los valores más negativos. *N. taweretus* se ubica en los valores negativos de la distribución, pero cerca de los valores centrales del tercer componente. Para el caso del cuarto y quinto componentes (Fig. V. 23D), la gran mayoría de los datos se distribuye en los valores medios, a excepción de dos ejemplares; uno de ellos (YPM-PU 15135) registra valores muy negativos para el CP4 y positivos para el CP5, mientras que el ejemplar de *N. taweretus* se sitúa en los extremos positivos de ambas componentes.

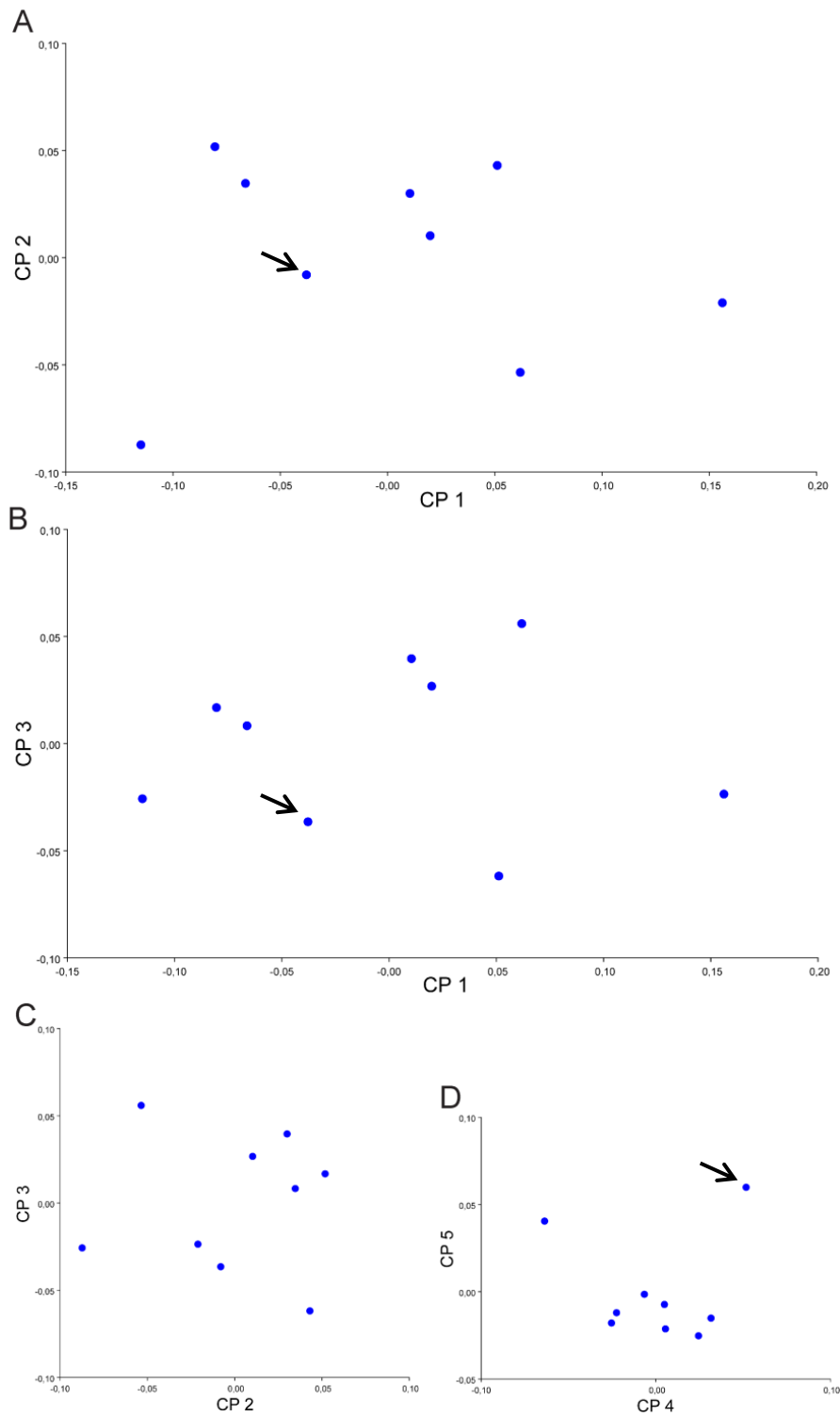


Fig. V. 23. Análisis de componentes principales para el cráneo de *Nesodon* retrodeformado: morfoespacio comprendido por CP1 (eje de abscisas) y CP2 (eje de ordenadas) (A), morfoespacio comprendido por el CP1 y CP3 (B), morfoespacio comprendido por CP2 y CP3 (C) y morfoespacio comprendido CP4 y CP5 (D). La posición de *Nesodon taweretus* está indicada por una flecha.

V. 2.3. *Adinotherium ovinum*

En este apartado, se presentan los resultados del análisis del morfoespacio del cráneo de la especie *Adinotherium ovinum*, incluyendo un total de 18 ejemplares.

—Datos sin retrodeformar

Para *Adinotherium ovinum*, el análisis de componentes principales necesitó un total de 14 componentes para poder explicar toda la variación de la muestra, cuya varianza total fue de 0,00958672, el menor valor de variación registrado en los análisis realizados hasta ahora. El primer componente explica algo más del 27% de la variación en la muestra, un porcentaje bastante menor que en la muestra general y mucho menor que en el caso del género *Nesodon*, aunque el aporte de los componentes restantes es bastante alto en comparación a los análisis anteriores, para el séptimo de ellos ya se ha explicado más del 80% de la variación (Tabla V. 19 y Fig. V. 24).

CP	Valor Eigen	Resultados ACP	
		% Varianza	% Var. acumulada
1.	0,00266314	27,779	27,779
2.	0,00167300	17,451	45,231
3.	0,00124511	12,988	58,219
4.	0,00080075	8,353	66,571
5.	0,00071636	7,472	74,044
6.	0,00051361	5,357	79,401
7.	0,00046396	4,840	84,241
8.	0,00030262	3,157	87,397
9.	0,00024204	2,525	89,922
10.	0,00022198	2,316	92,238
17.	0,00004598	0,480	100,000

Tabla V. 19. Resultados del ACP realizado para la muestra del cráneo de *Adinotherium*.

Para la especie *Adinotherium ovinum*, los valores positivos en el eje del CP 1 (Fig. V. 25A) indican cráneos más largos, estrechos y ligeramente más altos, con los arcos cigomáticos más rectos y poco extendidos lateralmente, región temporal del cráneo más robusta (que junto a los arcos cigomáticos poco extendidos conforman fosas temporales más estrechas), hocico ligeramente más largo y angosto, arcadas dentales y órbitas más cercanas al plano sagital, y paladar menos profundo. Los valores positivos indican cráneos bajos, anchos y levemente más cortos, con el perfil dorsal más recto, arcos cigomáticos más expandidos

lateralmente, ligeramente curvos, región temporal del cráneo más angosta (y en consecuencia fosas temporales más amplias), hocico más corto y ancho, arcadas dentales y órbitas más cercanas al plano sagital, y paladar menos profundo.

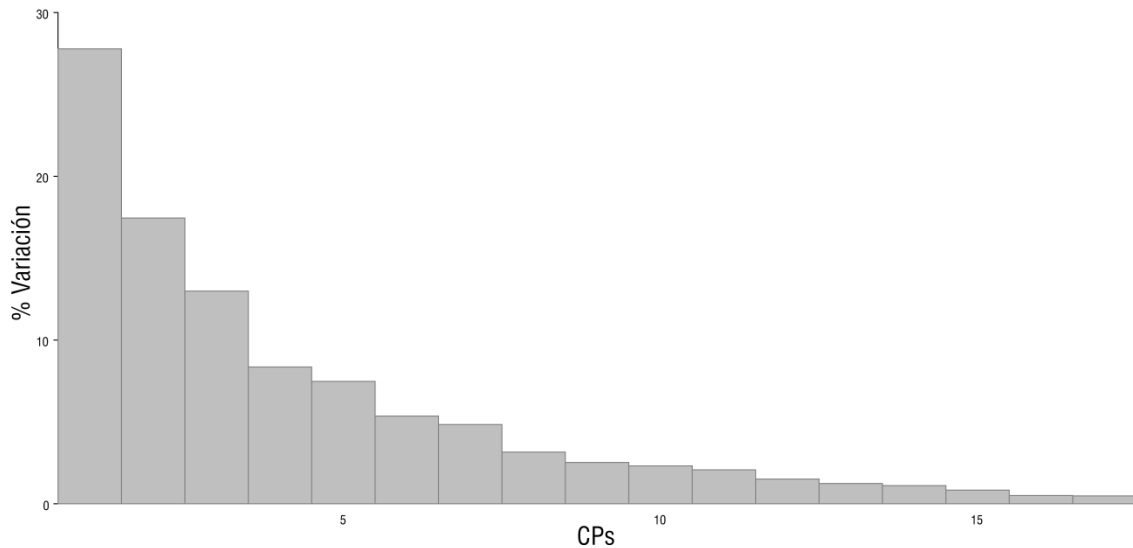


Fig. V. 24. Gráfico de barras mostrando el porcentaje de variación explicado por cada uno de los componentes principales.

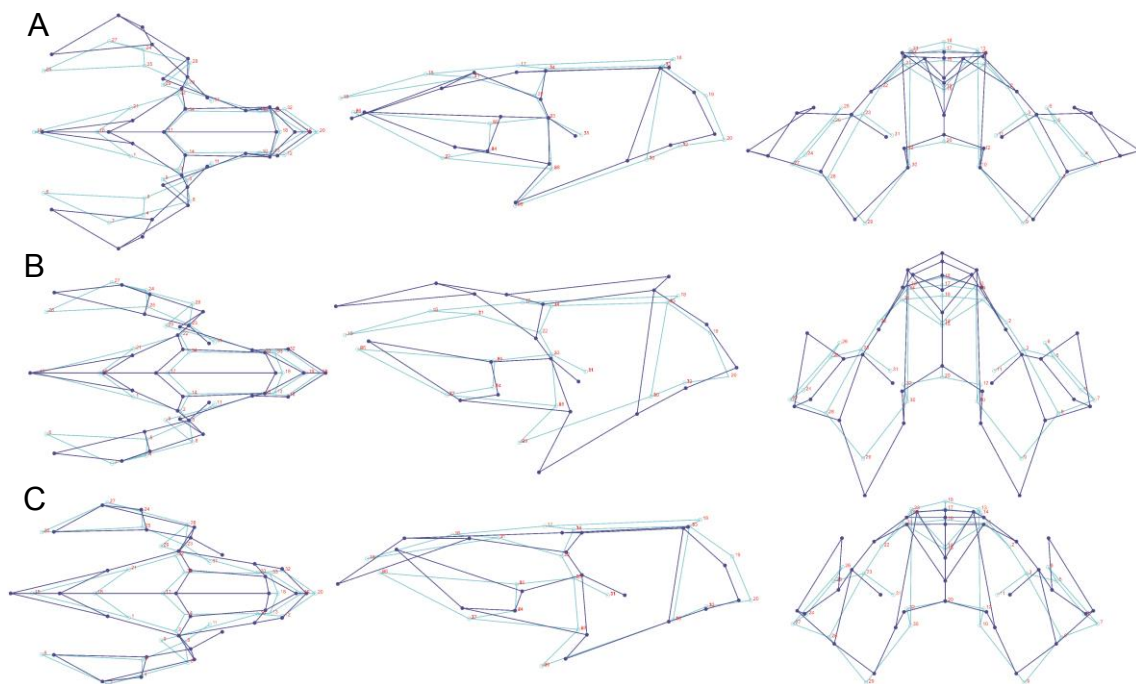


Fig. V. 25. Esquemas que muestran la variación de la posición de los diferentes *landmarks* para los CP1 (A), CP2 (B) y CP3 (C) correspondientes al análisis realizado para toda la muestra de *Adinotherium* sin retrodeformar. El azul oscuro representa el entramado (*wireframe*) correspondiente a los valores negativos de la distribución (A) y positivos (B y C) (Factor de escala 0,15 y -0,15), mientras que el color cian corresponde a los valores de la forma consenso.

El CP2 (Fig. V. 25B) explica algo más del 17% de la variación total de la muestra para esta especie. Los valores negativos del eje indican hocicos cortos y más anchos, y una región temporal ancha, con las órbitas más cercanas al plano oclusal, cráneos más bajos y con la arcada dental más angosta. Los valores positivos indican hocicos más largos y altos, con una región temporal angosta y fosa temporal más amplia, con las órbitas más alejadas del plano oclusal, cráneos más altos y con la arcada dental más amplia, y paladar más profundo.

El tercer componente principal (Fig. V. 25C) explica alrededor de un 13% de la variación total de la muestra y sus valores negativos corresponden a cráneos ligeramente más altos y estrechos, con un hocico relativamente más largo y cresta sagital corta. Los valores positivos de este componente corresponden a cráneos ligeramente más anchos y bajos, con región temporal larga y amplia, con arcos cigomáticos poco expandidos lateralmente (generando una fosa temporal más estrecha).

En el morfoespacio determinado por los primeros dos componentes (Fig. V. 26A), puede verse que los ejemplares analizados se ubican en la zona cercana al valor cero del CP1 (Fig. V. 26A y 26B), con la mayor parte de los ejemplares ubicados en los valores positivos, a excepción de tres ejemplares que se encuentran en el espectro negativo del componente (dos subadultos MPM-PV RB2-SFV-14-9, MACN-A 926 y un adulto MACN-A 5346). Con respecto al CP2 (Fig. V. 26B y 26C), los ejemplares se distribuyen de manera uniforme en los valores positivos y negativos, pero la mayor parte de los ejemplares se encuentran en la zona de los valores positivos. El ejemplar que se sitúa más alejado del resto de los datos es MPM-PV ELC-NAM-12-6 que se encuentra en el extremo negativo de los datos. Para el caso del tercer componente principal (Fig. V. 26A y 26C), la mayor parte de los datos se distribuyen entre el valor 0 y los valores negativos de la distribución, aunque tres de los ejemplares juveniles (MPM-PV 3541, YPM-PU 15986 y AMNH 9276) se ubican en el extremo positivo. Para el cuarto (Fig. V. 26D) componente, la mayoría de los datos están próximos al valor cero, con uno de los ejemplares (MPM-PV ELC-NAM-12-6) en el extremo negativo de la distribución. En el caso del quinto (Fig. V. 26D) componente, la mayor parte de los datos tienden a ubicarse en la zona central de la distribución, con un único ejemplar (MLP 12-21) que se desvía a valores muy positivos.

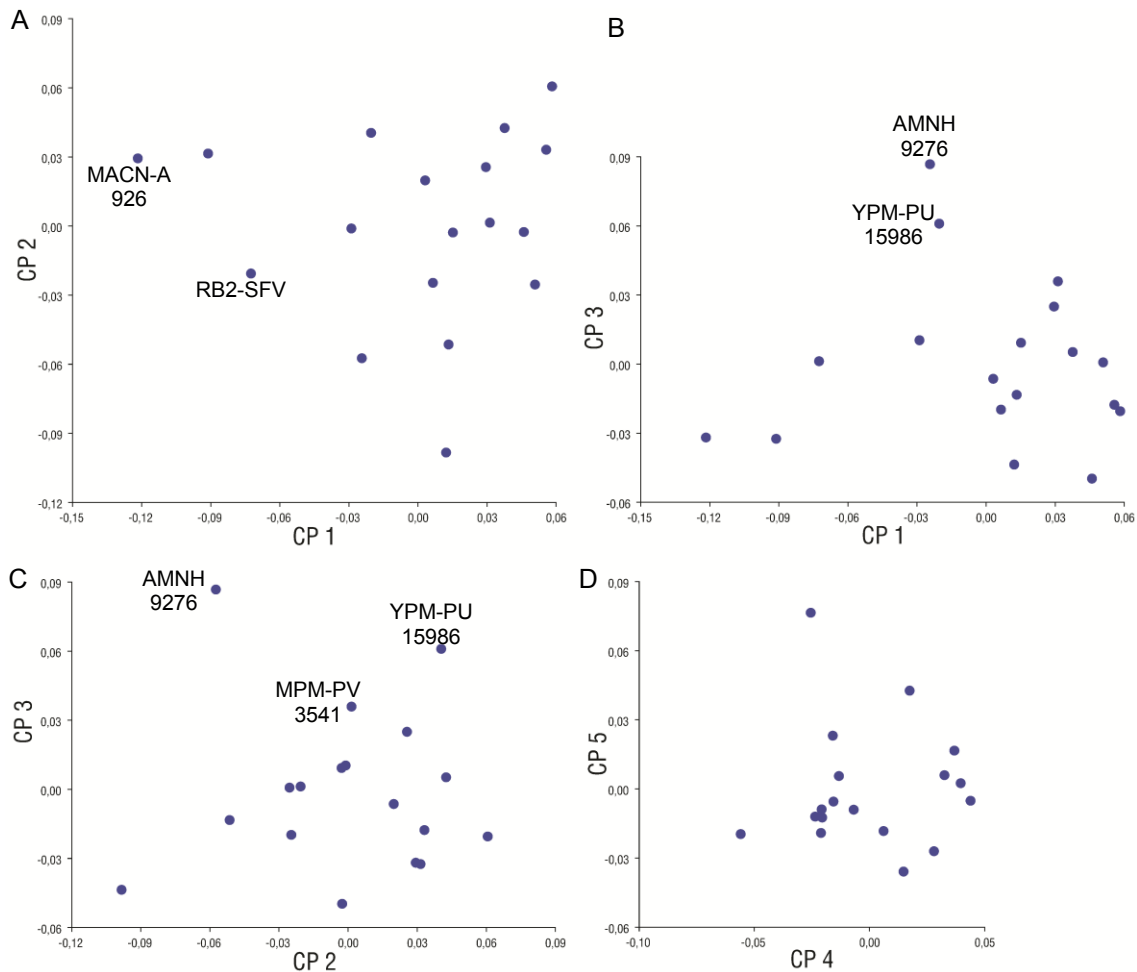


Fig. V. 26. Análisis de componentes principales para el cráneo de *Adinotherium* sin retrodeformar: morfoespacio comprendido por CP1 (eje de abscisas) y CP2 (eje de ordenadas) (A), morfoespacio comprendido por el CP1 y CP3 (B), morfoespacio comprendido por CP2 y CP3 (C) y morfoespacio comprendido CP4 y CP5 (D).

—Datos retrodeformados

Para *Adinotherium ovinum*, el análisis de componentes principales necesitó un total de 14 componentes para poder explicar toda la variación de la muestra; el valor de la varianza total fue de 0,01630650, mucho más alto que en el análisis de los datos sin retrodeformar e, incluso, mucho más alto que los valores obtenidos para los análisis realizados para el género *Nesodon*. El primer componente explica algo más del 33% de la variación total en la muestra, un porcentaje bastante mayor que en el análisis de los datos sin retrodeformar, aunque menor que el registrado para *Nesodon*. El aporte de los restantes componentes es alto y para el quinto de ellos ya se ha explicado más del 80% de la variación (Tabla V. 20. y Fig. V. 27).

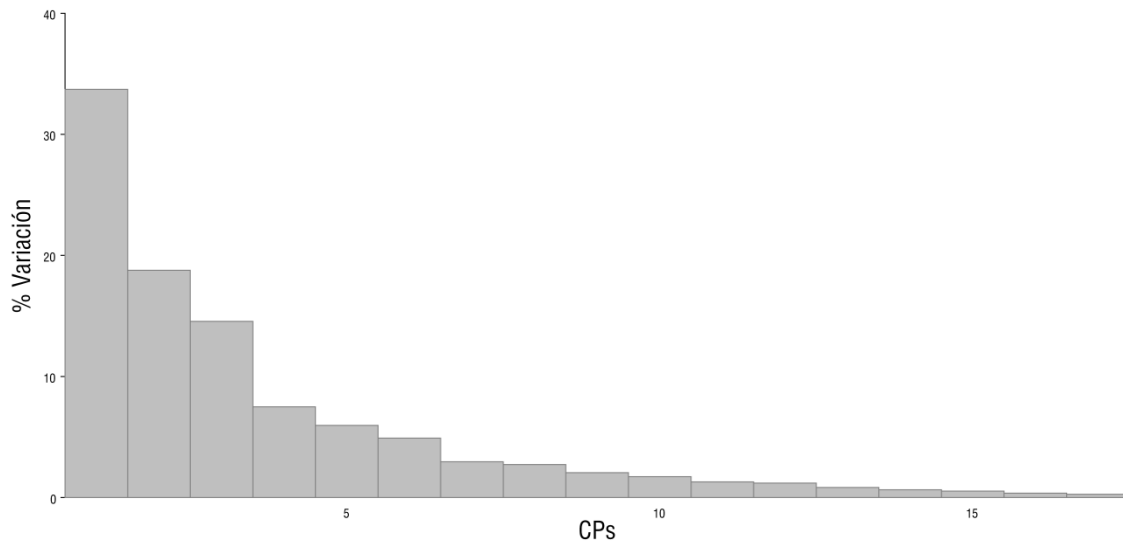


Fig. V. 27. Gráfico de barras mostrando el porcentaje de variación explicado por cada uno de los componentes principales.

Resultados ACP			
CP	Valor Eigen	% Varianza	% Var. acumulada
1.	0,00549828	33,718	33,718
2.	0,00306046	18,768	52,487
3.	0,00237282	14,551	67,038
4.	0,00122239	7,496	74,534
5.	0,00097232	5,963	80,497
6.	0,00080048	4,909	85,406
7.	0,00048180	2,955	88,361
8.	0,00044412	2,724	91,084
17.	0,00004373	0,268	100,000

Tabla V. 20. Resultados del ACP realizado para la muestra del cráneo de *Adinotherium*.

Los valores negativos en el eje del CP 1 (Fig. V. 28A) indican cráneos más largos, bajos y angostos, con los arcos cigomáticos más rectos y con poca extensión lateral, región temporal del cráneo ligeramente más amplia (y, por tanto, fosas temporales más angostas), hocico ligeramente más largo y angosto, arcadas dentales ligeramente más angostas, órbitas más cercanas al plano sagital y paladar menos profundo; los valores positivos indican cráneos cortos, altos y anchos, con los arcos cigomáticos más expandidos lateralmente y ligeramente curvos, región temporal del cráneo más angosta (y, en consecuencia, fosas temporales más amplias), cresta sagital más corta, hocico más corto y ancho, arcadas dentales ligeramente más amplias, órbitas más cercanas al plano sagital y paladar ligeramente más profundo.

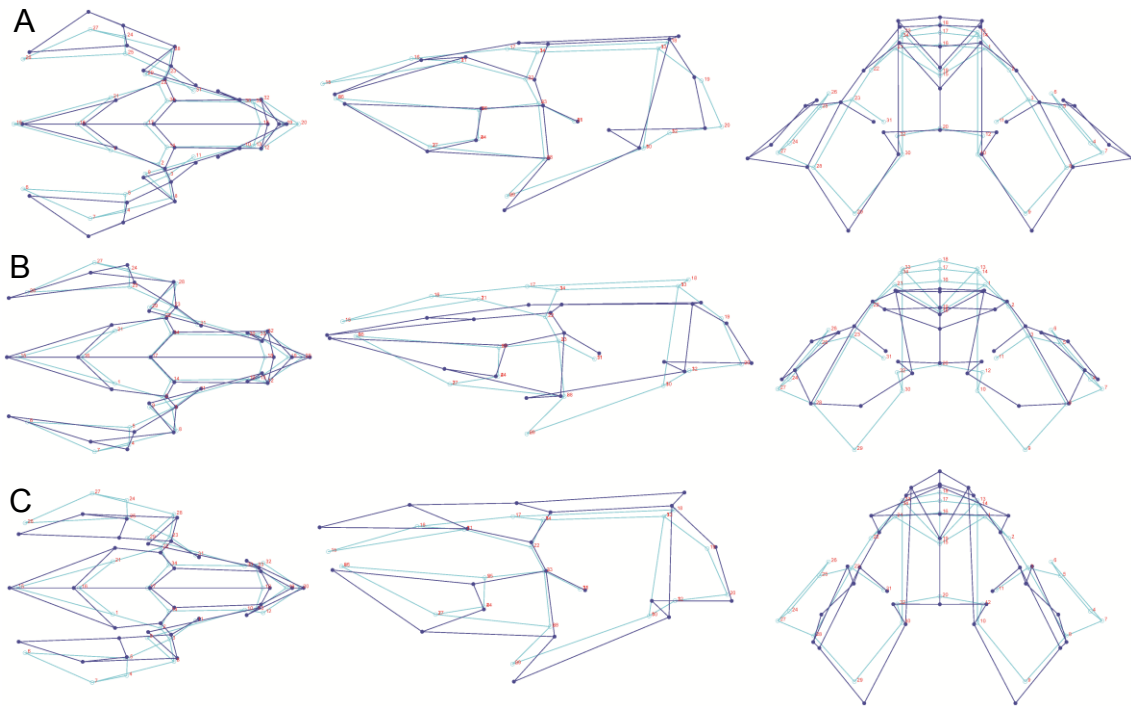


Fig. V. 28. Esquemas que muestran la variación de la posición de los diferentes *landmarks* para los CP1 (A), CP2 (B) y CP3 (C) correspondientes al análisis realizado para toda la muestra de *Adinotherium* retrodeformada. El azul oscuro representa el entramado (*wireframe*) correspondiente a los valores negativos (A y C) y positivos (B) de la distribución (Factor de escala -0,15), mientras que el color cian corresponde a los valores de la forma consenso.

El CP2 (Fig. V. 28B) explica algo más del 18% de la variación total de la muestra para esta especie. Los valores positivos del eje indican cráneos más bajos y ligeramente más anchos, hocicos más largos y angostos, arcos cigomáticos lateralmente expandidos, región temporal estrecha y fosa temporal amplia, con las órbitas más cercanas al plano oclusal. Los valores negativos indican cráneos altos y más angostos, hocicos más cortos y anchos, arcos cigomáticos menos expandidos lateralmente, región temporal del cráneo ancha y órbitas más cercanas al plano oclusal.

El tercer componente (Fig. V. 28C) principal explica algo más del 14% de la variación; los valores positivos indican cráneos bajos y angostos, con arcos cigomáticos expandidos lateralmente y arcada dental amplia y paladar profundo. Los valores negativos indican cráneos más altos y anchos, con los arcos cigomáticos poco expandidos lateralmente, con una arcada dental más angosta y un paladar poco profundo.

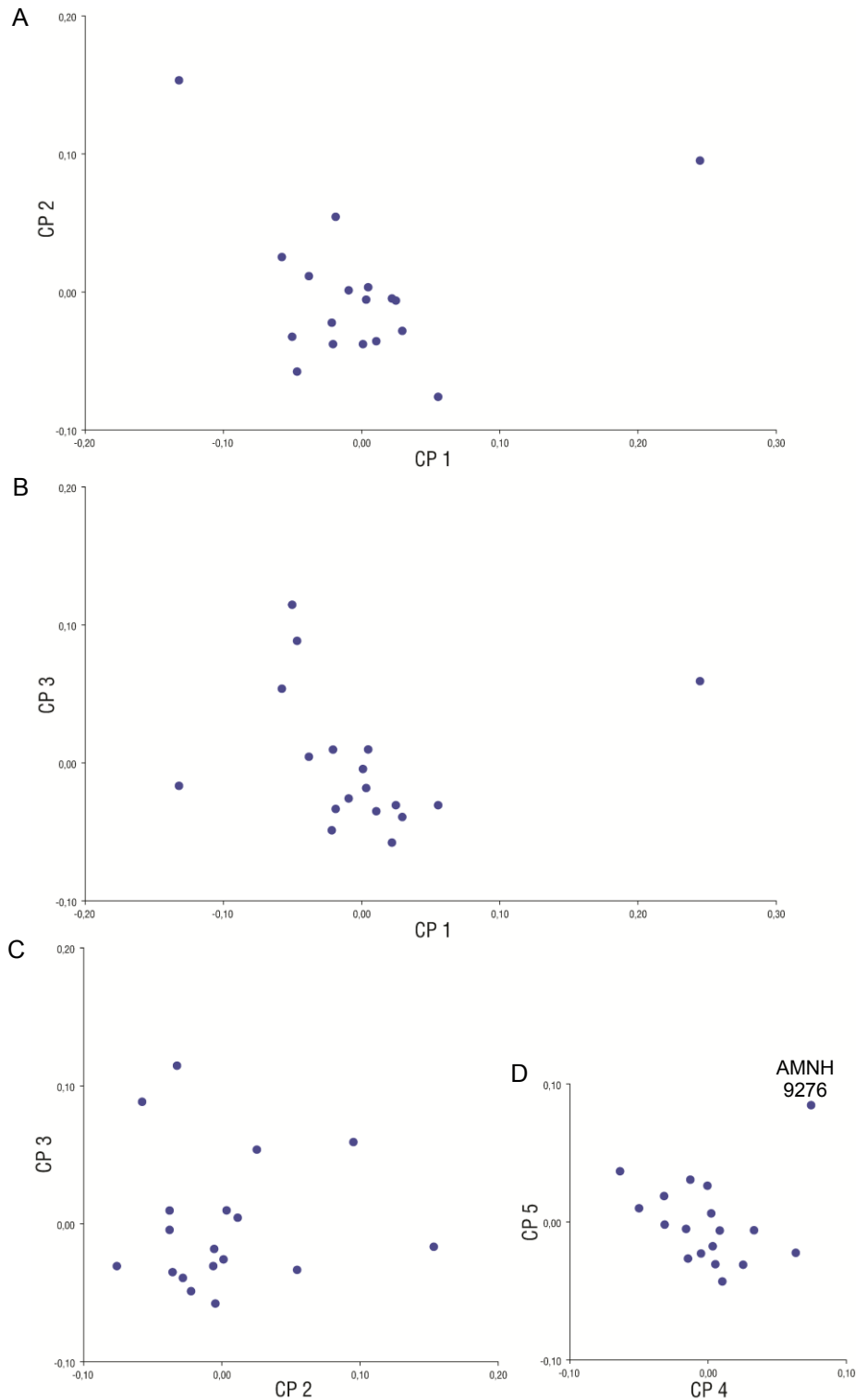


Fig. V. 29. Análisis de componentes principales para el cráneo de *Adinotherium* retrodeformado: Morfoespacio comprendido por CP1 (eje de abscisas) y CP2 (eje de ordenadas) (A), morfoespacio comprendido por el CP1 y CP3 (B), morfoespacio comprendido por CP2 y CP3 (C) y morfoespacio comprendido CP4 y CP5 (D).

En el morfoespacio determinado por los primeros dos componentes (Fig. V. 29A), puede verse que los ejemplares analizados se ubican en la zona central de la distribución del primer

componente principal (Fig. V. 29A y 29B), a excepción de dos ejemplares, uno de ellos (YPM-PU 15983) presente en los valores más negativos de la distribución y el otro (YPM-PU 15382) hacia los valores más positivos. Con respecto al segundo componente (Fig. V. 29B y 29C), los datos se distribuyen cercanos al valor cero con la mayoría de los datos ubicados en los valores negativos. Al igual que en el caso anterior, los ejemplares que se encuentran más alejados del resto de los datos son el YPM-PU 15382, ubicado en valores positivos (0,1), y el YPM-PU 15983, ubicado en el extremo más positivo de la muestra. Con respecto al tercer componente principal (Fig. V. 19A y C), la mayor parte de los ejemplares se distribuye entre los valores medios y negativos, a excepción de cuatro ejemplares que se distribuyen hacia los valores positivos, siendo MACN-A 5346 el que se encuentra en el extremo positivo del componente. Para el CP4 (Fig. V. 19D), la mayoría de los datos se encuentran distribuidos en torno a los valores centrales, a excepción de dos ejemplares, uno de ellos (MPM-PV ELC-NAM-12-6) volcado hacia los valores más negativos de la muestra y el segundo (el juvenil AMNH 9276) hacia los valores más positivos. En el quinto componente principal (Fig. V. 29D), AMNH 9276 proporciona el único dato que se encuentra alejado del resto de los ejemplares, presentando los valores positivos más altos para este componente.

V. 3. Rol del tamaño corporal como estructurador de la variación

En este apartado se presentan los resultados las regresiones de los valores de los CPs contra el tamaño corporal (estimado a partir del logaritmo en base diez del tamaño del centroide) para las muestras deformadas y retrodeformadas utilizadas en esta tesis. El test de permutación dio no significativo para cuatro (para un valor de p de 0,05) y para seis (para un valor de p de 0,01) de las nueve muestras analizadas, solo la muestra de cráneo completa sin retrodeformar y el cráneo de *Nesodontinae* con y sin retrodeformación dieron significativos para la correlación del tamaño corporal con la variación de la forma.

—Muestra completa

Como puede observarse en la Tabla V. 21 tanto para los valores sin retrodeformar (0,11) como para los retrodeformados (0,06) la varianza explicada por el tamaño corporal es baja, y en el caso de las muestra retrodeformada el valor disminuye a prácticamente la mitad de la de los datos sin retrodeformar; aunque en el caso de los datos sin retrodeformar el test de permutación dio no significativo.

Muestra	Sin retrodeformar					Retrodeformado				
	R ²	SC T	SC P	SC R	p	R ²	SC T	SC P	SC R	p
Cr. Completa	0,114	0,513	0,058	0,454	<,0001	0,062	0,818	0,050	0,768	0,057
Cr. Nesodontinae	0,172	0,320	0,055	0,265	0,0003	0,150	0,506	0,076	0,430	0,0004
Md. Nesodontinae	0,298	0,023	0,006	0,016	0,0192	-	-	-	-	-
Cr. <i>Nesodon</i>	0,219	0,086	0,019	0,067	0,2338	0,55	0,253	0,138	0,114	0,0322
Cr. <i>Adinotherium</i>	0,107	0,156	0,017	0,140	0,0592	0,073	0,213	0,015	0,197	0,2505

Tabla V. 21. Resultados de los análisis de regresión de los valores de los CPs contra el tamaño del centroide para las tres muestras utilizadas. Ref: **Cr** = Cráneo, **Md**= Mandíbula, **SC T**= Suma de cuadrados Total, **SC P**= Suma de cuadrados predicha, **SC R**= Suma de cuadrados Residual.

En el caso de la regresión realizada para la muestra completa de cráneo sin retrodeformar (Fig. V. 30), los valores de *Adinotherium* se agrupan en el extremo de los valores negativos de la regresión y los tamaños corporales más, y se discriminan bastante bien del resto de la muestra, solapándose un poco con un ejemplar juvenil de *Nesodon* (YPM-PU 15354, indicado por una flecha en las Figs. V. 30 y V. 31) y con el único representante del género *Proadinotherium*. Los ejemplares de *Nesodon* aparecen algo más dispersos a lo largo de la regresión, presentando valores negativos (YPM-PU 15354) o medios (MPM-PV RBPN-SFV-12-3), mientras que en el resto de los casos están posicionados sobre los valores positivos de la muestra. El valor positivo extremo de la regresión está representado por el género *Trigodon*.

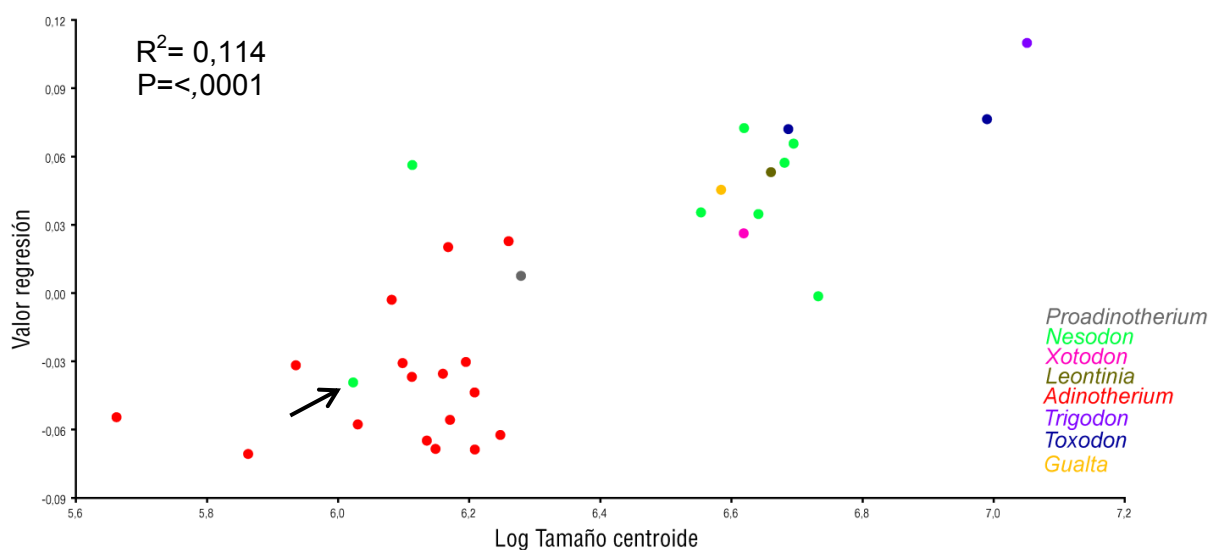


Fig. V. 30. Regresión de los CPs del cráneo sin retrodeformar contra el logaritmo del tamaño del centroide. La flecha indica el ejemplar juvenil YPM-PU 15354.

En el caso de la regresión sobre la muestra completa de cráneo con los datos retrodeformados (Fig. V. 31), la primera gran diferencia con el análisis anterior viene dada por la posición que adoptan dos de los ejemplares estudiados: el YPM-PU 15001 (identificado con un círculo), asignado a *Nesodon imbricatus*, y el MACN A 52-573, asignado a *Leontinia gaudry*. Ambos se sitúan en el extremo negativo de los valores de la regresión para los componentes de la forma, bien alejados del resto de los datos que presentan una distribución similar. Otra de las diferencias con el análisis anterior está dada por la posición de *Trigodon* y el ejemplar adulto de *Toxodon*. En el caso del primero, presenta los mismos valores para la regresión de la forma que algunos ejemplares de *Nesodon*. El ejemplar adulto de *Toxodon* se encuentra ubicado hacia los valores medios de la muestra, diferenciado del ejemplar juvenil de su mismo género y de las formas adultas de *Nesodon*, a las que se encontraba cercano en el análisis anterior.

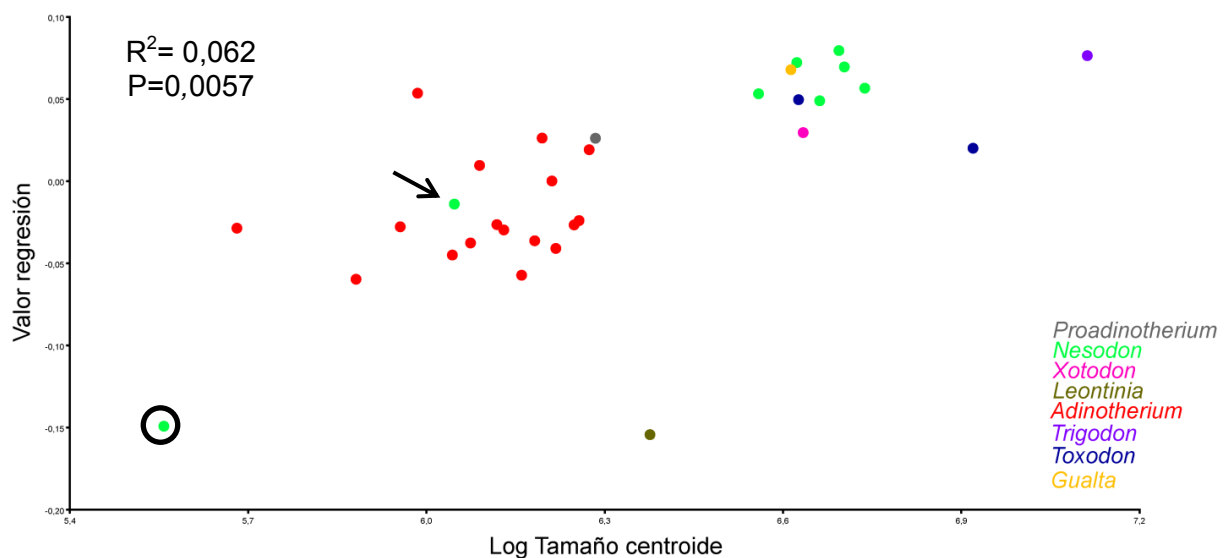


Fig. V. 31. Regresión de los CPs del cráneo retrodeformado contra el logaritmo del tamaño del centroide. La flecha indica el ejemplar juvenil YPM-PU 15354. El círculo indica el ejemplar YPM-PU 15001.

—Nesodontinae

En el caso de los tres análisis realizados para los Nesodontinae (Tabla V. 21), la varianza explicada fue del 0,17 para el caso de los datos de cráneo sin retrodeformar, de 0,15 para los datos de cráneo retrodeformados y de 0,3 para la mandíbula. El test de permutación para la correlación del tamaño corporal con la forma dio significativo para las muestras de cráneo, pero no así para la de mandíbula ($p= 0,192$).

Para el caso de la regresión para los datos del cráneo sin retrodeformar (Fig. V. 32), el patrón es el mismo observado en la muestra total, con los dos géneros claramente diferenciados por el valor de la regresión y del tamaño del centroide, a excepción del ejemplar juvenil de *Nesodon* (YPM-PU 15354, indicado por una flecha en la Fig. V. 32) que se encuentran en los valores de regresión y tamaño corporal similares a los de varios ejemplares de *Adinothierium*.

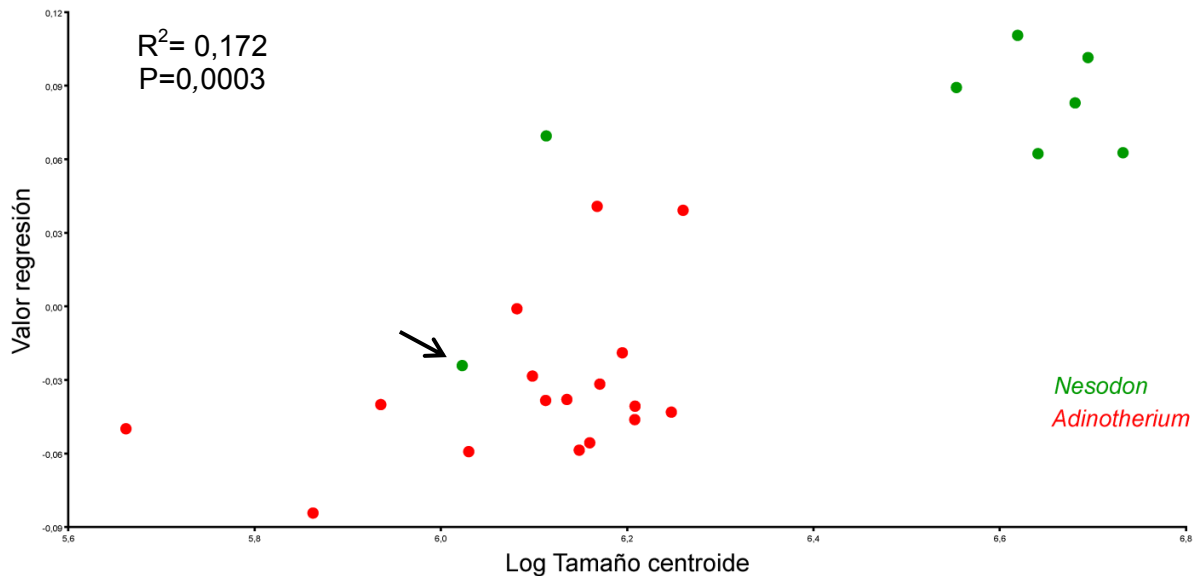


Fig. V. 32. Regresión de los CPs del cráneo de Nesodontinae sin retrodeformar contra el logaritmo del tamaño del centroide. La flecha indica el ejemplar juvenil YPM-PU 15354.

En el caso de la regresión para los datos de cráneo retrodeformados (Fig. V. 33), la distribución de los datos es similar a la del caso anterior; salvo que se acentúa aún más el sesgo producido por la incorrecta retrodeformación del ejemplar (YPM-PU 15001, indicado con un círculo en la Fig. V. 33) que en la muestra completa para los datos de cráneo retrodeformados.

En el caso de la muestra de mandíbula (Fig. V. 34), la diferenciación entre dos grupos es clara, con *Adinothierium* en el extremo negativo de los valores de la regresión y presentando los valores de tamaño corporal más bajos y *Nesodon* ubicado entre los valores medios y positivos de la regresión, presentando los valores de tamaño corporal más altos. En este análisis, se ve más clara la diferenciación entre ambos géneros, aunque, dado el tamaño de la muestra y que solo se cuenta con un ejemplar de *Adinothierium*, estos resultados deben ser tomados con cautela.

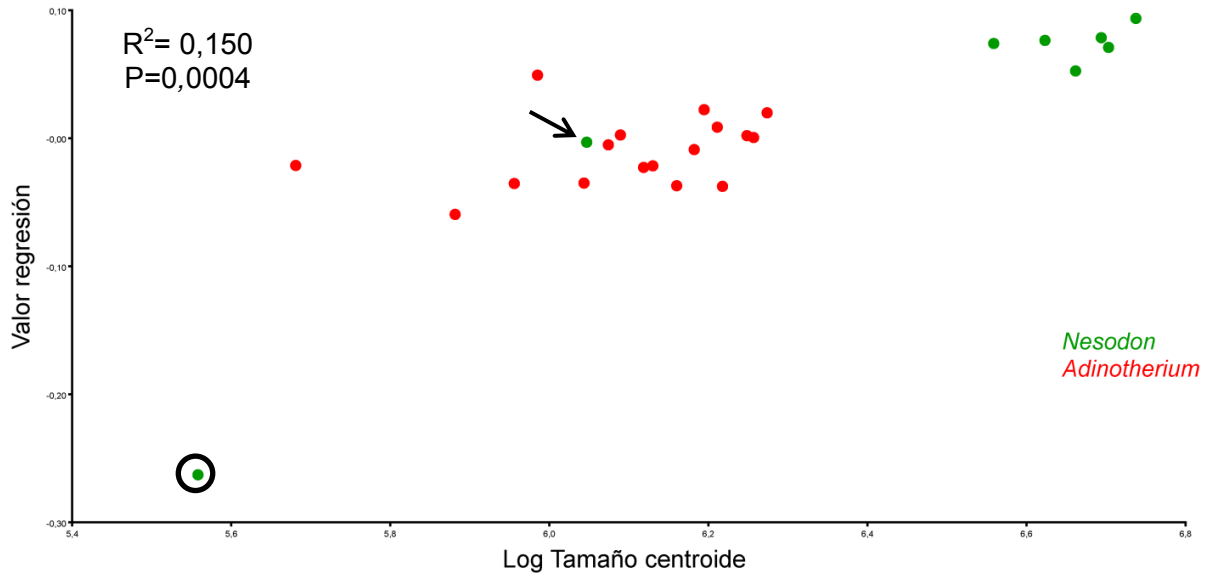


Fig. V. 33. Regresión de los CPs del cráneo retrodeformado contra el logaritmo del tamaño del centroide. La flecha indica el ejemplar juvenil YPM-PU 15354 y el círculo, el ejemplar YPM-PU 15001.

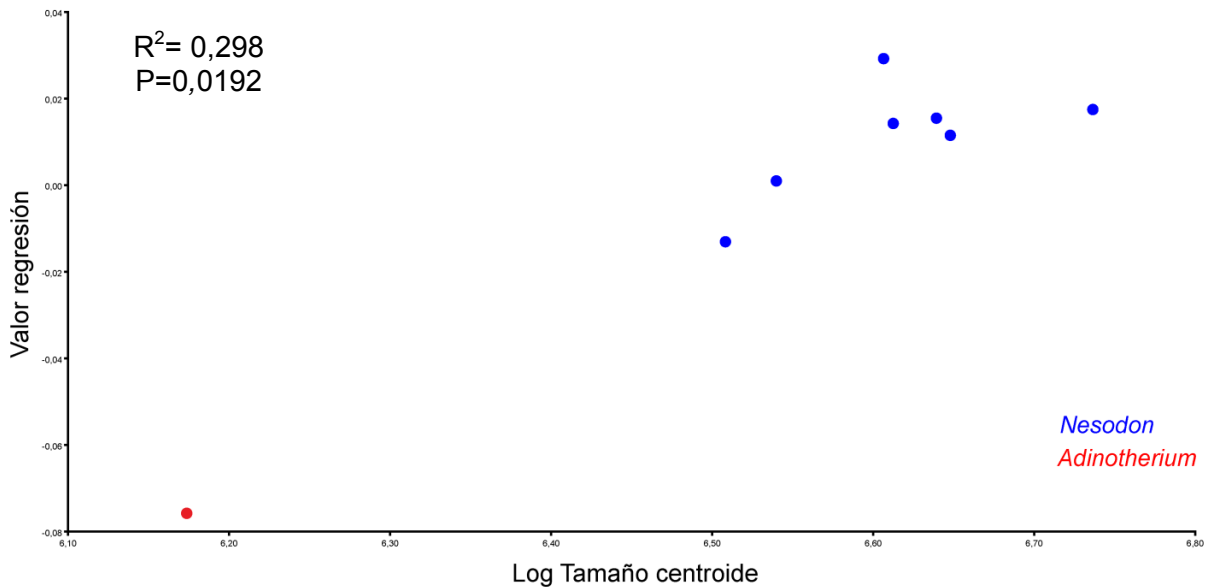


Fig. V. 34. Regresión de los CPs de la mandíbula contra el logaritmo del tamaño del centroide.

—*Nesodon*

En el caso de las regresiones realizadas para el género *Nesodon* (Tabla V. 21), la varianza explicada por las muestras de cráneo fue alta tanto para los datos retrodeformados (0,22) como para los datos sin retrodeformar (0,55), aunque en este último claramente se trata de un

error generado por la retrodeformación del ejemplar YPM-PU 15001. El test de permutación para la correlación del tamaño corporal con la forma no significativo para ambas muestras.

Para el análisis sobre la muestra sin retrodeformar (Fig. V. 35) hay una diferenciación clara de tamaño y valor de la regresión para la forma de los ejemplares juveniles (YPM-PU 15354 e YPM-PU 15001, identificados por una flecha y un círculo, respectivamente), ubicados en el extremo negativo de la distribución para los valores de forma y los valores más bajos de tamaño corporal, y los ejemplares adultos ubicados en los valores medios, con tendencia positiva para la forma del cráneo y los valores más altos de tamaño corporal.

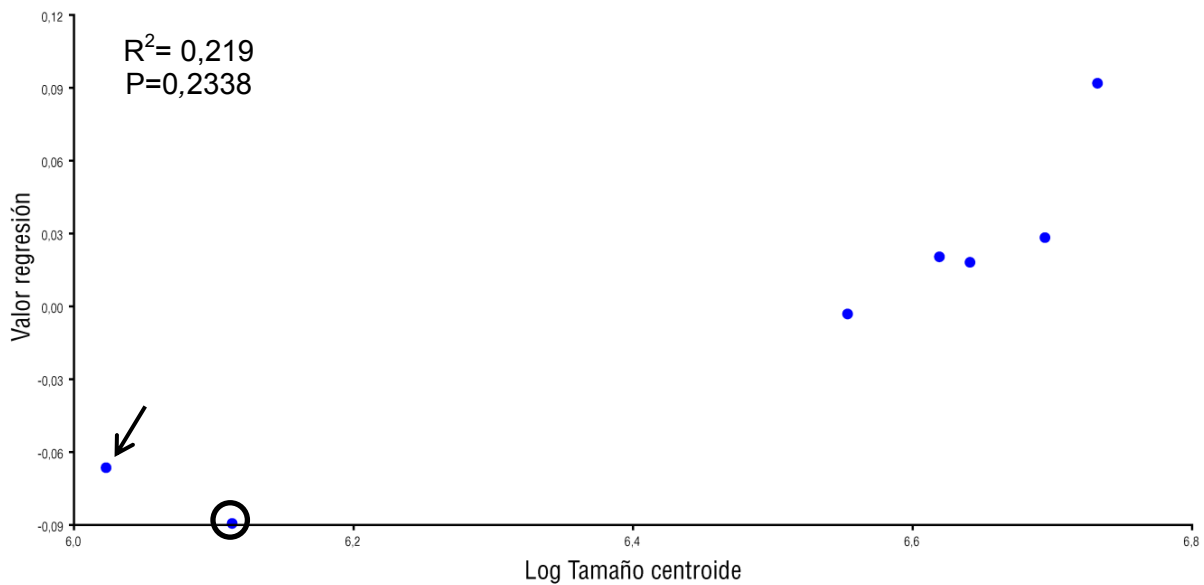


Fig. V. 35. Regresión de los CPs del cráneo sin retrodeformar contra el logaritmo del tamaño del centroide. La flecha indica el ejemplar juvenil YPM-PU 15354 y el círculo, el ejemplar YPM-PU 15001.

No hay mucho que mencionar para el caso del análisis sobre la muestra retrodeformada (Fig. V. 36), más allá de que se repite el problema con el ejemplar YPM-PU 15001 y que la diferenciación de la forma para el ejemplar YPM-PU 15354 con la forma del cráneo en los ejemplares adultos es menor que en el caso anterior.

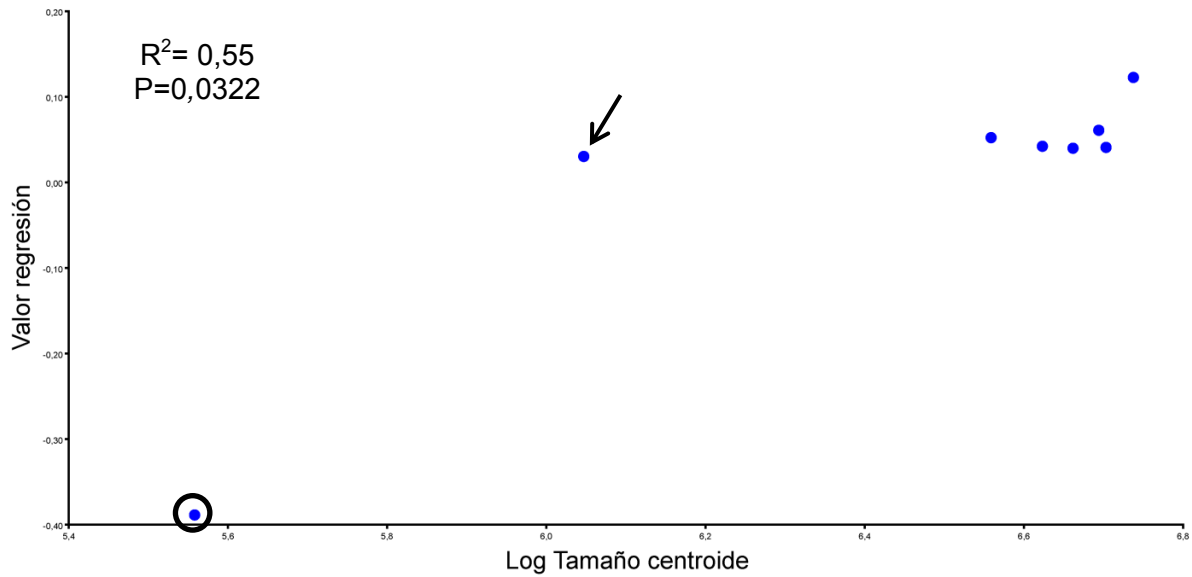


Fig. V. 36. Regresión de los CPs del cráneo retrodeformado contra el logaritmo del tamaño del centroide. La flecha indica el ejemplar juvenil YPM-PU 15354 y el círculo, el ejemplar YPM-PU 15001.

—*Adinotherium*

Para el caso del ultimo conjunto de datos analizado, el del género *Adinotherium* (Tabla V. 21), los valores de varianza explicados por el tamaño fueron bajos, 0,11 para la muestra sin retrodeformar y 0,07 para la muestra retrodeformada. Los valores del test de permutación en ambos casos fueron no significativos para la correlación del tamaño corporal con la forma del cráneo.

Para la muestra sin retrodeformar (Fig. V. 37), la variación de tamaño es menor a la exhibida para el género *Nesodon*, aunque uno de los ejemplares juveniles (AMNH 9276) se separa claramente de los restantes por su valor extremadamente negativo para la forma y su bajo tamaño corporal. A este ejemplar, le siguen el MPM-PV 3541 y el YPM-PU 15986, también juveniles (los tres enmarcados en la primera categoría ontogenética de Cassini et al. 2012a), mientras que los restantes ejemplares corresponden a subadultos y adultos, cuya diferenciación a partir de los valores de la regresión de la forma es mucho menor.

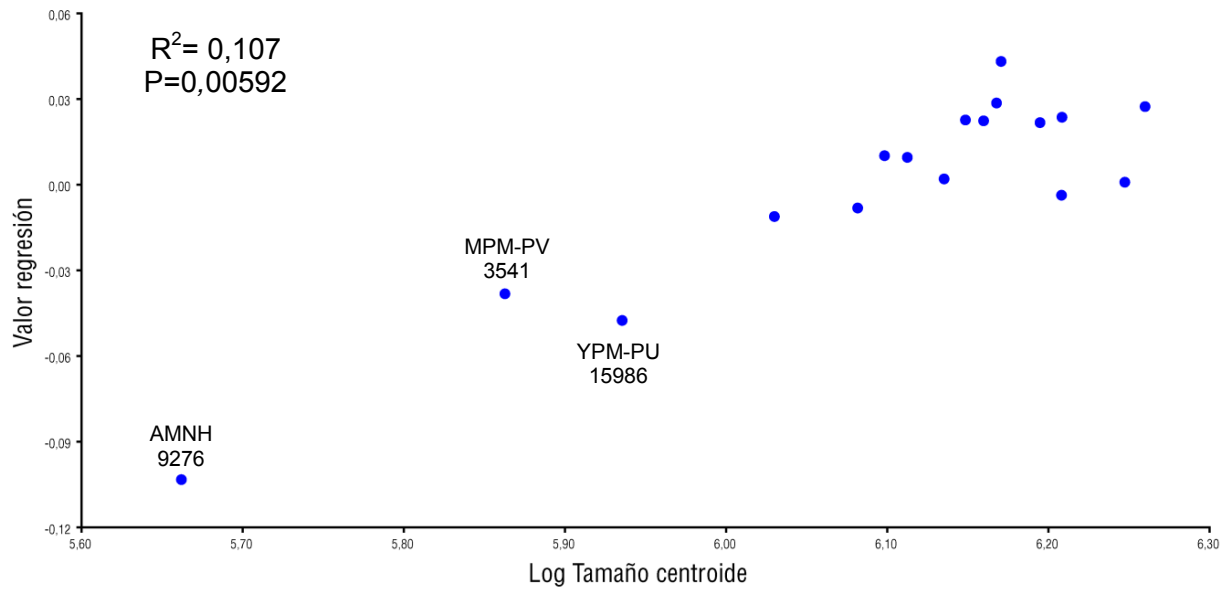


Fig. V. 37. Regresión de los CPs del cráneo sin retrodeformar contra el logaritmo del tamaño del centroide.

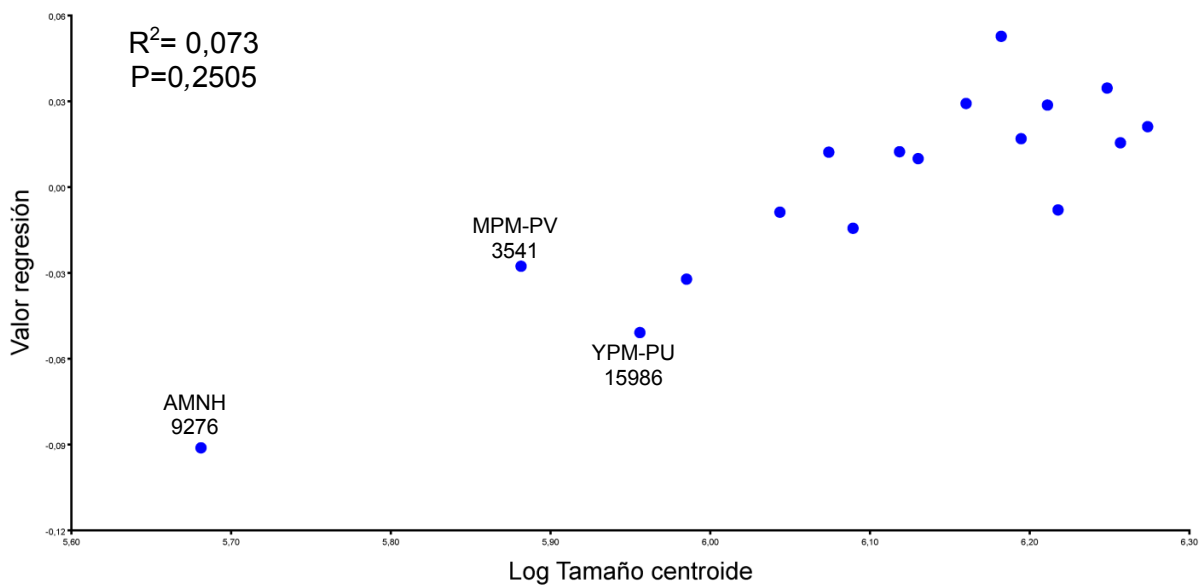


Fig. V. 38 Regresión de los CPs del cráneo retrodeformado contra el logaritmo del tamaño del centroide.

Para el caso de la muestra retrodeformada (Fig. V. 38), las tendencias observadas en el análisis anterior se mantienen, aunque la distribución entre los ejemplares subadultos y adultos con el MPM-PV 3541 y el YPM-PU 15986 es más homogénea.

V. 4. Análisis de parsimonia a partir de *landmarks*

El análisis realizado en TNT a partir de una matriz construida íntegramente por *landmarks* sin retrodeformar (Ver V. 6 para detalles del porqué de la elección de este conjunto de datos) arrojó un AMP que presenta un largo de 6,28 pasos. En el árbol resultante (Fig. V. 39), Toxodontidae, Nesodontinae y Toxodontinae no constituyen grupos monofiléticos. El análisis tampoco recuperó a los géneros *Adinotherium*, *Nesodon* y *Toxodon* como clados; sin embargo, el género *Xotodon* se recuperó como un grupo monofilético. Por su parte, *Nesodon taweretius* aparece como grupo hermano de un clado conformado por ejemplares de *N. imbricatus*.

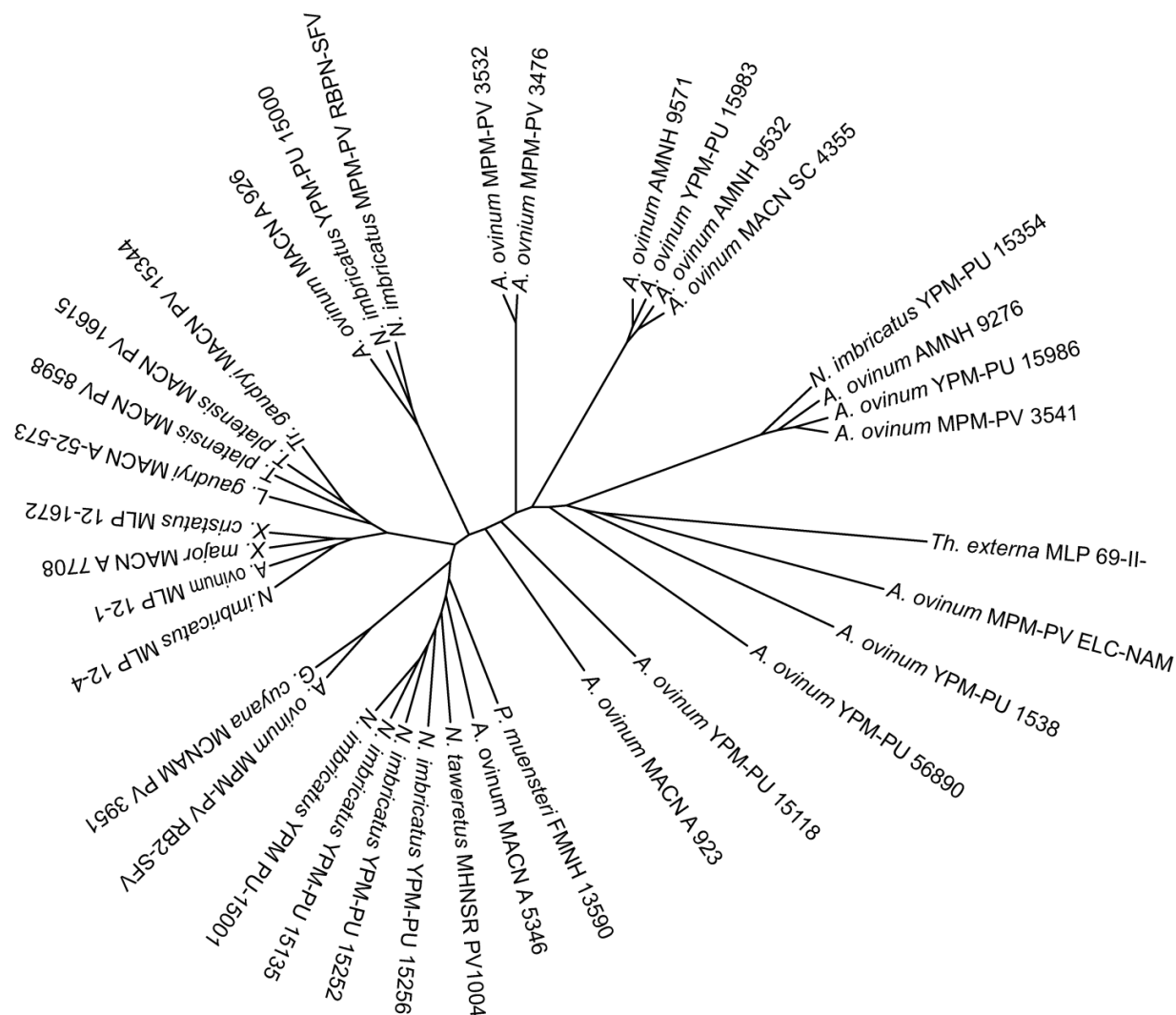


Fig. V. 39. Árbol resultante del análisis de parsimonia para la muestra completa de Toxodontia.

El análisis tampoco logró recuperar las relaciones filogenéticas de los Leontiniidae, estando los dos representantes analizados más relacionados con otros taxones de Toxodontidae que entre ellos. En el caso de *Gualta cuyana*, se encuentra conformando un clado con ejemplares de Nesodontinae y el único ejemplar de *Proadinootherium*. *Leontinia gaudri*, aparece en un clado con los representantes de Toxodontinae y algunos Nesodontinae. El taxón más externo del árbol (exceptuando al grupo externo *Thomashuxleya externa*) es el ejemplar adulto de *Adinootherium ovinum* MPM-PV ELC-NAM-12-6, que aun cuando se encuentra bastante completo ha sufrido una deformación importante por aplastamiento.



Fig. V. 40. Árbol resultante del análisis de parsimonia para la muestra reducida de Toxodontia.

Se realizó un segundo análisis quitando doce ejemplares que están muy deformados o corresponden a juveniles de *Adinootherium* y *Nesodon* (AMNH 9276, MACN A 5346, MLP 12-4, MLP 12-1, MPM-PV 3476, MPM-PV 3541, MPM-PV RB2-SFV-14-9, MPM-PV ELC-NAM-12-6, MPM-PV RBPN-SFV-12-3, YPM-PU 15001, YPM-PU 15354, YPM-PU

15986). El resultado fue un AMP de 4,53 pasos (Fig. V. 40), donde la familia Toxodontidae no se recupera como un clado, pero si los Leontinidae. La monofilia del genero *Adinotherium* tampoco pudo ser recuperada en este análisis alternativo, pero si la del género *Nesodon*, cuyo grupo hermano es un ejemplar de *Adinotherium* (MACN A 926). Los géneros *Xotodon* y *Toxodon* no fueron recuperados en este análisis, con el ejemplar juvenil de *Toxodon* (MACN PV 8598) formando un agrupamiento con *Trigodon*. Otro de los resultados destacables atañe a la posición de *Proadinotherium muensteri*, que en este análisis aparece como grupo hermano de los Toxodontinae y Leontiniidae.

En el apartado V. 6 se desarrolla en mayor profundidad cómo se interpretan las dos topología obtenidas y el posible rol que han jugado la deformación y la variación ontogenética en este análisis, además del por qué fueron utilizados estos datos en lugar de utilizar los datos retrodeformados para su realización.

V. 5. Discusión

A lo largo de este capítulo se ha explorado la variación de la forma del cráneo desde varios enfoques y sobre varias muestras de miembros del suborden Toxodontia, haciendo énfasis en la morfología del cráneo de los nesodontinos. A partir de los resultados obtenidos, puede concluirse que la mayor parte de la variación de la forma del cráneo dentro de Nesodontinae sigue este patrón de diferenciación: las formas pequeñas (*Adinotherium*) se caracterizan por presentar un rostro corto y ancho, paladar ancho, órbitas posicionadas anteriormente, una fosa temporal amplia y arcos cigomáticos expandidos lateralmente; las formas grandes (*Nesodon*) se caracterizan por un rostro largo y angosto, paladar angosto, orbitas posicionadas posteriormente, fosa temporal pequeña y arcos cigomáticos con poca expansión lateral. Estos resultados son coincidentes con los obtenidos por Cassini (2013) para una muestra más amplia compuesta por formas de ungulados sudamericanos de la Formación Santa Cruz y ungulados actuales; también lo es con los resultados reportados por Cardini y Polly (2013), quienes encontraron que los mamíferos de gran tamaño desarrollan rostros más largos que los más pequeños debido a las restricciones en el desarrollo de la forma del cráneo. Si bien la forma del cráneo en este grupo presenta una relación con el tamaño corporal y parte de la variación de la forma puede ser explicada a partir del tamaño (ver párrafos siguientes), no se ha evaluado la variación de la forma asociada a un componente filogenético ni la variación asociada a los diferentes hábitos dietarios, factores que podrían estar influenciando

la variación de la forma del cráneo en este grupo. Cassini (2013) encontró que tanto el tamaño corporal como la forma del cráneo presentan una restricción filogenética incluso al analizarse a diferentes niveles taxonómicos. Si bien esto puede afectar los análisis realizados a nivel de suborden, no debería presentar mayores inconvenientes a nivel de los análisis genéricos.

El análisis exploratorio de medidas lineales indica que la variación dentro de las muestras de ambas especies es por lo general continua, con distribuciones mayormente unimodales. Este patrón se mantuvo para la muestra de ejemplares adultos de *Nesodon imbricatus*, donde las distribuciones de las variables presentaron una tendencia unimodal o bimodal continua con escasa diferencia de talla entre las categorías (unos pocos centímetros para un animal cuyo cráneo puede medir 45 cm en promedio). Pero ese no fue el caso de *Adinotherium ovinum* que, para numerosas variables muestra distribuciones bimodales discontinuas que evidencian una diferenciación de talla que, aunque leve en varios de los casos (no más de unos 3 a 5 cm para un animal cuyo cráneo puede llegar a medir 28 cm), merece algunas consideraciones adicionales. En la mayoría de estas distribuciones bimodales, las categorías de tamaño medio a bajo son las más frecuentes, mientras que los individuos de gran tamaño son escasos. Teniendo en cuenta que las variaciones entre las diferentes categorías no son muy grandes, me inclino a considerar este tipo de distribuciones como indicadores de la presencia de un carácter sexual secundario para la talla del animal; es decir, en *A. ovinum* existiría una diferenciación de tamaño entre machos y hembras que, aunque leve, es mas notoria que en *Nesodon imbricatus*.

Aun cuando el análisis de componentes principales realizados sobre las medidas lineales no presenta una gran fiabilidad (dado el escaso número de ejemplares que contaban con varias de las medidas utilizadas), en su mayor parte las variables que contribuyen mayormente a la variación de talla en ambas especies corresponden a la porción anterior del cráneo, especialmente la longitud del hocico y el ancho del paladar. Otras variables que aportan a la variabilidad para ambas especies son el largo del paladar y de la serie dentaria postcanina; el primero de ellos es especialmente importante en *Adinotherium ovinum*, donde constituye la principal fuente de variación para la muestra completa de la especie. Con respecto a los resultados del análisis de medidas lineales para la mandíbula, las variables que presentan el mayor grado de variación son la profundidad del ángulo mandibular, la longitud posterior de la mandíbula y el ancho máximo del ángulo mandibular.

En todas las muestras analizadas morfogeométricamente en las que se aplicó el algoritmo de deformación, las varianzas aumentaron respecto de la misma muestra sin retrodeformar. El objetivo de aplicar estos algoritmos es la minimización de la acción de los efectos de la

deformación *postmortem* sufrida por los ejemplares (y en consecuencia la eliminación o disminución de la variación asociada a factores tafonómicos). Sin embargo, en este caso, se obtuvo el efecto contrario, ya que en todos los análisis de retrodeformación las configuraciones de *landmarks* se distorsionaron en gran medida. A partir de la comparación de los diferentes entramados (*wireframes*) retrodeformados con las posiciones originales de los *landmarks* en el ejemplar, se ve que las diferencias más notorias se dieron a nivel de la altura de los cráneos, donde se registraron los extremos de variación más altos entre la muestras retrodeformadas y sin retrodeformar. También se registraron distorsiones a nivel de la arcada dentaria que, en algunos casos, se exageró su profundidad, mientras que en otros se subestimó. Por esta razón, se decidió no utilizar las configuraciones de *landmarks* retrodeformadas para los análisis de parsimonia y tampoco se utilizaron a la hora del análisis filogenético a partir de la matriz mixta.

En los análisis de los primeros componentes principales para la muestra completa de cráneo, no se recuperaron los agrupamientos observados en la taxonomía, sino que se encontró un solapamiento de los morfoespacios de varios géneros (*Nesodon*, *Adinotherium*, *Xotodon*) e incluso hasta a nivel familiar, con uno de los leontínidos (*Leontinia*) presentando una mayor similitud en su forma con las formas más basales de Toxodontidae que con las más derivadas (*Toxodon*, *Trigodon*). A partir de estos análisis, puede concluirse que la forma del cráneo de los Nesodontinae, respecto de los otros ejemplares incluidos, está representada por cráneos bajos, con rostros más alargados, paladar menos profundo y arcada dentaria más dirigida posteriormente, fosa temporal estrecha y arcos cigomáticos no muy expandidos lateralmente.

El tamaño corporal es uno de los aspectos más importantes en la biología, dado que está altamente correlacionado con diversos aspectos de la vida del animal (Brown y West 2000). Numerosos autores han destacado la relación entre el tamaño del centroide y la masa corporal (e.g. Hood 2000, Ercoli y Prevosti 2011, Meloro y O'Higgins 2012, Cassini et al. 2012a).

La relación del tamaño corporal contra la variación del cráneo en Toxodontia y Nesodontinae es, por lo general, baja y en gran parte de los casos las regresiones fueron no significativas. Las únicas muestras en las que los valores de varianza explicada por el tamaño corporal superaron el 20% fueron ambas del género *Nesodon* y la de mandíbula para toda la subfamilia. Para el cráneo de *Nesodon* y la mandíbula de Nesodontinae, los valores de permutación para la correlación entre el tamaño corporal y la variación de la forma dieron no significativas. Esto pudo deberse al número de ejemplares utilizados en la muestra y a la gran diferencia de tamaño entre esos ejemplares. En la muestra del cráneo de *Nesodon*, de los siete

ejemplares, dos corresponden a individuos juveniles y cinco a ejemplares adultos. En la muestra de mandíbula, de las ocho observaciones solo una corresponde a *Adinotherium*. En ambas muestras, la diferencia de tamaño de un extremo al otro es muy grande y no existe un continuo de formas que aumente progresivamente de tamaño (como en el caso de las muestras restantes), por lo que, si bien el tamaño puede influenciar la variación de forma para el cráneo de *Nesodon* y la mandíbula en Nesodontinae, los altos valores obtenidos en esta tesis se deben en cierta medida a un sesgo en la muestra disponible.

En todos los casos, la varianza de las muestras fue mayor en los datos retrodeformados que en los datos sin retrodeformar. En el caso de la muestra correspondiente a *Adinotherium*, la diferencia no fue tan grande como en las restantes muestras. Las variaciones más grandes que se dan en la muestra completa, y la de Nesodontinae pueden deberse a dos ejemplares, el YPM-PU 15001 (*Nesodon imbricatus*) y el MACN A 52-573 (*Leontinia gaudryi*), mientras que las variaciones en la muestra de *Nesodon* pueden deberse al YPM-PU 15001. Ambos ejemplares mencionados, por alguna razón que no se logró identificar, sufrieron una gran deformación de la configuración de sus *landmarks* al aplicar el análisis de retrodeformación.

Para el caso de los valores de correlación entre el tamaño corporal y la variación de la forma, los valores de variación explicada dieron considerablemente menores que los reportados por Cassini (2013). Este autor señaló para los Nesodontinae un valor de un 31% de la varianza de la forma explicada por el tamaño, valor que en el análisis realizado en esta tesis apenas supera el 17% para los datos sin retrodeformar y no sobrepasa el 15% para los datos deformados. Posiblemente esto se deba a que, en esta tesis, se analizaron los grupos de manera separada y no a partir de la misma muestra, o a que en los análisis realizados no se hizo un control de la correlación derivada a partir de la filogenia.

Varios estudios han señalado que los datos morfogeométricos de la forma del cráneo retienen información filogenética y que es posible reconstruirla a partir de ellos (Polly 2003, Bogdanowicz et al. 2005, Caumul y Polly 2005, Cardini y Elton 2009, González-José et al. 2008, Barčiová 2009). Para el caso de esta tesis, no se han podido recuperar las relaciones a nivel específico ni a niveles mayores, con la excepción del género *Nesodon*, que pudo ser recuperado al remover los ejemplares jóvenes de nesodontinos de la muestra. Estos resultados posiblemente tengan que ver con el grado de deformación de algunos ejemplares, y la incorporación de ejemplares juveniles en la muestra. En el caso concreto de *Adinotherium*, la forma de su cráneo presenta mayores semejanzas con toxodóntidos más derivados (e.g. *Toxodon*) que con los ejemplares adultos de su misma especie y con los ejemplares de *Nesodon*. Sin embargo, incluso luego de quitar estos ejemplares del análisis, no se recuperó al

género *Adinotherium*. Un patrón que puede registrarse en ese análisis es la tendencia de las formas más juveniles a agruparse con otros taxones del clado Toxodontidae o entre sí; un caso es el ejemplar juvenil del género *Toxodon*, que en ambos análisis se agrupa con el género *Trigodon*, mientras que en el primer análisis la mayor parte de los ejemplares juveniles de nesodontinos fueron recuperados como un agrupamiento. Esto podría sugerir que parte de la variación en la forma del cráneo registrada para el linaje de los toxodóntidos se debe a un fenómeno heterocrónico y que las diferencias entre los clados Toxodontinae y Nesodontinae se deben en alguna medida a alteraciones en los procesos ontogenéticos.

Capítulo VI. Análisis filogenético y paleobiogeográfico

VI. 1. Análisis filogenético

En este apartado se presentan los resultados obtenidos para los diferentes análisis filogenéticos realizados en esta tesis. A los fines prácticos (y por razones de espacio), solo se describen en detalle los resultados que atañen a los Toxodontidae, aunque se harán algunos comentarios en referencia a los resultados sobresalientes obtenidos para los principales grupos de Toxodontia, además de mostrarse los consensos estrictos obtenidos a partir de cada una de las metodologías utilizadas (Láms. VI. 1, VI. 2, VI. 3).

Los resultados se presentan estructurados en diferentes secciones: la primera se dedica a los diferentes análisis aplicados sobre datos discretos formulados a partir de aspectos morfológicos y de morfometría tradicional; en la segunda, se presentan los resultados del análisis realizado sobre una matriz combinada de los datos de morfología y morfometría tradicional con datos obtenidos a partir de métodos morfométricos.

VI. 1.1 Morfología y morfometría tradicional

Se presentan los resultados correspondientes a dos tipos de análisis filogenéticos; uno realizado a partir de pesos iguales y otro utilizando pesos implicados extendidos. Además, se provee el ajuste estratigráfico realizado para todos los árboles resultantes. La matriz y la lista de caracteres utilizados se encuentran disponibles en el Apéndice II.

—Análisis bajo pesos iguales

Al realizar la búsqueda tradicional bajo pesos iguales, se obtuvo un total de 26 AMP, todos ellos con un largo de 491 pasos, a partir de una matriz con un índice de consistencia de 0,39 y un índice de retención de 0,76. En el consenso estricto de estos 26 árboles (Lam. VI. 1 2ª parte), se ve que, de las cinco familias consideradas tradicionalmente dentro del suborden Toxodontia, solo se recuperan tres como grupos monofiléticos: Homalodotheriidae, Leontiniidae y Toxodontidae, mientras que “Isotemnidae” y “Notohippidae” resultan parafiléticas, al igual que en algunos análisis filogenéticos previos a esta tesis (e.g. Billet 2011, Shockey et al. 2012, Billet et al. 2015, Deraco y García-López 2016).

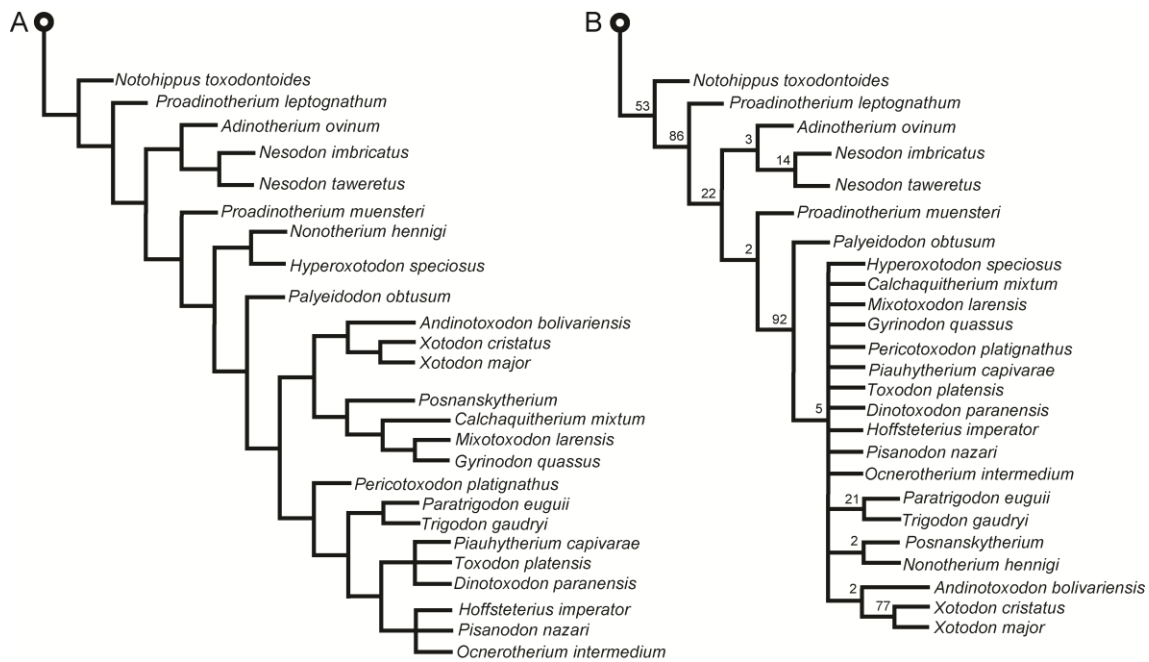


Fig. VI. 1. Fragmentos del consenso estricto obtenido en el análisis bajo pesos iguales: Consenso estricto de 26 AMP (A) y mismo consenso (colapsado) con sus respectivos soportes (B).

Los “Notohippidae” conforman un clado junto a los Toxodontidae (Lam. VI. 1 2ª parte), aunque este agrupamiento no cuenta con un valor de soporte alto (2) y solo se apoya en dos sinapomorfias (extremo anterior de los nasales sobrepasando el proceso ascendente del premaxilar [87, 1] y la presencia de una muesca bien marcada en la porción posterior de la parte escamosa del arco cigomático [102, 1]); en su mayoría, los notohípidos aparecen como sucesivos grupos hermanos de los toxodóntidos, sin conformar politomías ni agrupamientos, a excepción de los géneros *Eurygenium* y *Rhynchippus*, ambos recuperados como grupos monofiléticos con buen soporte (39 y 82, respectivamente) y representados por dos especies cada uno. *Notohippus toxodontoides* constituye el grupo hermano de los Toxodontidae, compartiendo tres sinapomorfias no exclusivas de todos los AMP (incisivos inferiores procumbentes alineados con el eje mayor de la mandíbula [46, 1]; sutura entre el premaxilar y el maxilar dirigida posteriormente en todo su curso [83, 3]; y foramen infraorbitario sobre los molares alejado de la apófisis cigomática [86, 2]) y un soporte de 53 en el consenso estricto.



Fig. VI. 2. Fragmento del consenso estricto obtenido en el análisis bajo pesos iguales indicando las sinapomorfias de cada uno de los nodos.

Toxodontidae constituye un grupo monofilético con un soporte alto (86) y cinco sinapomorfias (Figs. VI. 1 y 2), tres de ellas exclusivas a todos los AMP (presencia de I2 hipertrofiado y de sección triangular [8, 1]; i1 con sección triangular [48, 1]; y presencia de un i3 en forma de defensa [52; 1]). *Proadinothierium leptognathum* fue recuperado como grupo hermano de los restantes Toxodontidae que, a su vez, conforman dos clados bien diferenciados. Uno de estos clados presenta escaso soporte (3) y comparte dos sinapomorfias no exclusivas a todos los AMP (ausencia de un ángulo bien diferenciado en el mentón de la sínfisis [155, 0]; y el borde posterior de la sínfisis a nivel del p4 y la porción anterior del m1 [158, 1]); está constituido por los Nesodontinae (excluyendo a *Proadinothierium*), incluyendo a *Adinothierium ovinum* y las dos especies de *Nesodon*; el género *Nesodon* se recupera como grupo monofilético con dos sinapomorfias no exclusivas (borde posteroventral redondeado de la rama ascendente de la mandíbula [155, 0]; presencia de una quilla media en la sínfisis mandibular [158, 1]) y un bajo soporte (14). El segundo clado está constituido por *Proadinothierium muensteri* y los Toxodontinae; presenta un soporte bajo (2) y lo sostiene una sinapomorfia no exclusiva (largo del cráneo mayor que la altura, pero no la duplica [76, 1]).

Con respecto a las relaciones dentro de los Toxodontinae en este cladograma, si bien el consenso indica una buena resolución (Fig. IV. 1A), la mayor parte de los clados colapsan al hacer el cálculo de soportes (Fig. IV. 1B). De acuerdo al consenso estricto (Fig. IV. 1A), la primera diferenciación dentro del grupo corresponde a la separación del clado de *Nonotherium hennigi* e *Hyperoxotodon speciosus* (soportado por tres sinapomorfias no exclusivas: dos asociadas a la ausencia de cresta intermedia [31, 0] y [32, 3], y la presencia de esmalte alcanzando apenas el surco posterior del M3 [42, 2]) y el clado soportado por dos sinapomorfias exclusivas (la presencia de esmalte en la cara lingual de los p2-p4 [55, 1] y la forma del cráneo triangular [75, 3]) que reúne a *Palyeidodon obtusum* y el clado de los restantes Toxodontinae. Este último grupo comparte cinco sinapomorfias, tres de ellas exclusivas a todos los AMP (presencia de I1 hipsodonte [4, 1]; esmalte lingual de i1-i2 reducido a una banda angosta [50, 1]; y ausencia de esmalte en el p1 [54, 1]) y, a su vez, incluye una diferenciación en otros dos grandes clados. Por un lado, uno que incluye dos clados menores: el primero está compuesto por *Andinotoxodon bolivariensis* como grupo hermano de las dos especies de *Xotodon* analizadas, y el segundo por *Posnanskytherium*, *Calchaquitherium mixtum*, *Mixotoxodon larensis* y *Gyrinodon quassus* (soportado por cuatro sinapomorfias no exclusivas [31, 0] y [32, 3], ambas asociadas a la ausencia de cresta intermedia; arcos cigomáticos paralelos en vista dorsal [92, 0]; y líneas temporales fusionadas conformando una cresta sagital bien desarrollada [100, 0]). En el segundo gran clado,

Pericotoxodon platignathus se sitúa como grupo hermano de (*Paratrigodon euguii*, *Trigodon gaudri*) y ((*Piauhitherium capivarae*, *Toxodon platensis*, *Dinotoxodon paranensis*), (*Hoffstetterius imperator*, *Pisanodon nazari*, *Ocnerotherium intermedium*)), presentando dos sinapomorfias no exclusivas: columna del protocono bien alejada del protolofa y delimitada por surcos [35, 1] y huesos frontales muy abultados [94, 2]). En estos resultados, cabe destacar el agrupamiento de las dos especies del género *Xotodon* utilizadas en este análisis (sostenido por tres sinapomorfias, una de ellas exclusiva: fuerte ángulo del mentón en la sínfisis, aproximadamente en forma de “S” [159, 2]), el clado constituido por *T. gaudri* y *Pa. euguii* (soportado por cuatro sinapomorfias, dos de ellas exclusivas: ausencia de esmalte en la cara lingual de los P3-P4 [21, 0] e inclinación de la región occipital hacia adelante [127, 1]) y la politomía constituida por *D. paranensis*, *T. platensis* y *Pi. capivarae* (soportada por cuatro sinapomorfias, una de ellas exclusiva a todos los AMP: 157, 1).

La lista completa de las sinapomorfias ubicadas en el consenso estricto obtenido en este análisis puede observarse en la lámina VI. 1.

—Análisis bajo pesos implicados extendidos

Al correr la rutina de pesos implicados extendidos en TNT, el programa estimó valores de “*k*” bajos para realizar las diferentes corridas (Tabla VI. 1). El análisis utilizando valores de “*k*” altos (entre 8 y 12) resultó en seis AMP y recuperó la misma topología para los grupos más basales dentro de Toxodontinae y para los “Notohippidae” como sucesivos grupos hermanos de los toxodóntidos. El uso de valores de “*k*” más bajos produjo un aumento en el número de topologías, 32 para valores de “*k*” entre 7,4 y 4; 100 para valores de “*k*” entre 4 y 2,3; y 96 para valores entre 2,3 y 1,41.

Los resultados presentados en esta tesis corresponden a las topologías obtenidas con los valores de “*k*” más altos. La topología del consenso estricto ($k=12,75$) a partir de seis AMP (Fig. VI. 3A) presenta soportes de GC “*Symmetric resampling*” similares al análisis bajo pesos iguales, aunque el remuestreo produce un colapso en parte de la topología resuelta dentro de Toxodontinae (Fig. VI. 3B). Los clados obtenidos se encuentran soportados esencialmente por las mismas sinapomorfias (Fig. VI. 4). Además, este análisis otorgó una mayor resolución para las relaciones internas de los Toxodontinae.

Repetición	Valor de k	Número de pasos	Número de árboles	Ajuste	nodos del consenso
1	1,51	508	100	63,15	0
2	1,64	508	100	61,31	51
3	1,78	508	100	59,43	51
4	1,93	508	100	57,53	51
5	2,1	508	100	55,59	51
6	2,28	504	96	53,61	43
7	2,48	504	96	51,59	55
8	2,7	504	96	49,53	55
9	2,95	504	96	47,43	55
10	3,22	504	96	45,29	55
11	3,54	504	96	43,10	55
12	3,90	497	32	40,83	51
13	4,32	497	32	38,50	55
14	4,81	497	32	36,11	55
15	5,38	497	32	33,66	55
16	6,07	497	32	31,14	55
17	6,91	496	32	28,54	53
18	7,97	493	6	25,84	53
19	9,32	493	6	23,04	59
20	11,13	493	3	20,16	59
21	13,66	493	6	17,16	59

Tabla VI. 1. Resultados del análisis filogenético bajo pesos implicados extendidos.

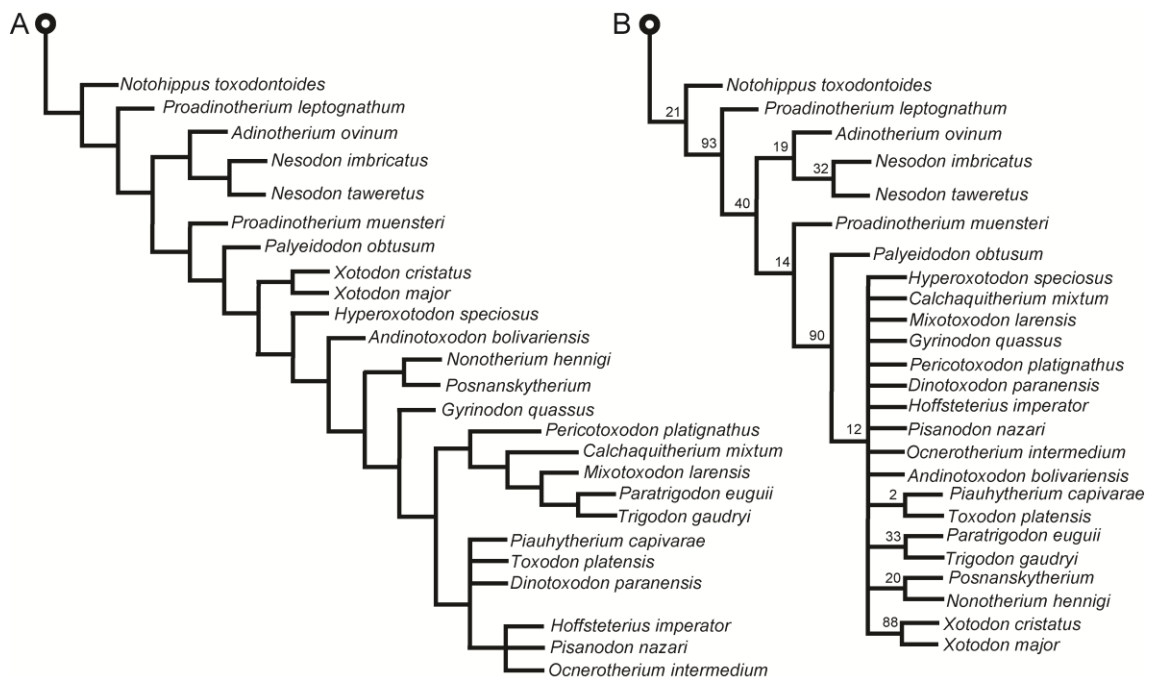


Fig. VI. 3. Fragmentos del consenso estricto obtenido en el análisis bajo pesos implicados extendidos: Consenso estricto de seis AMP con un $k= 12,75$ (A) y mismo consenso (colapsado) con sus respectivos soportes (B).

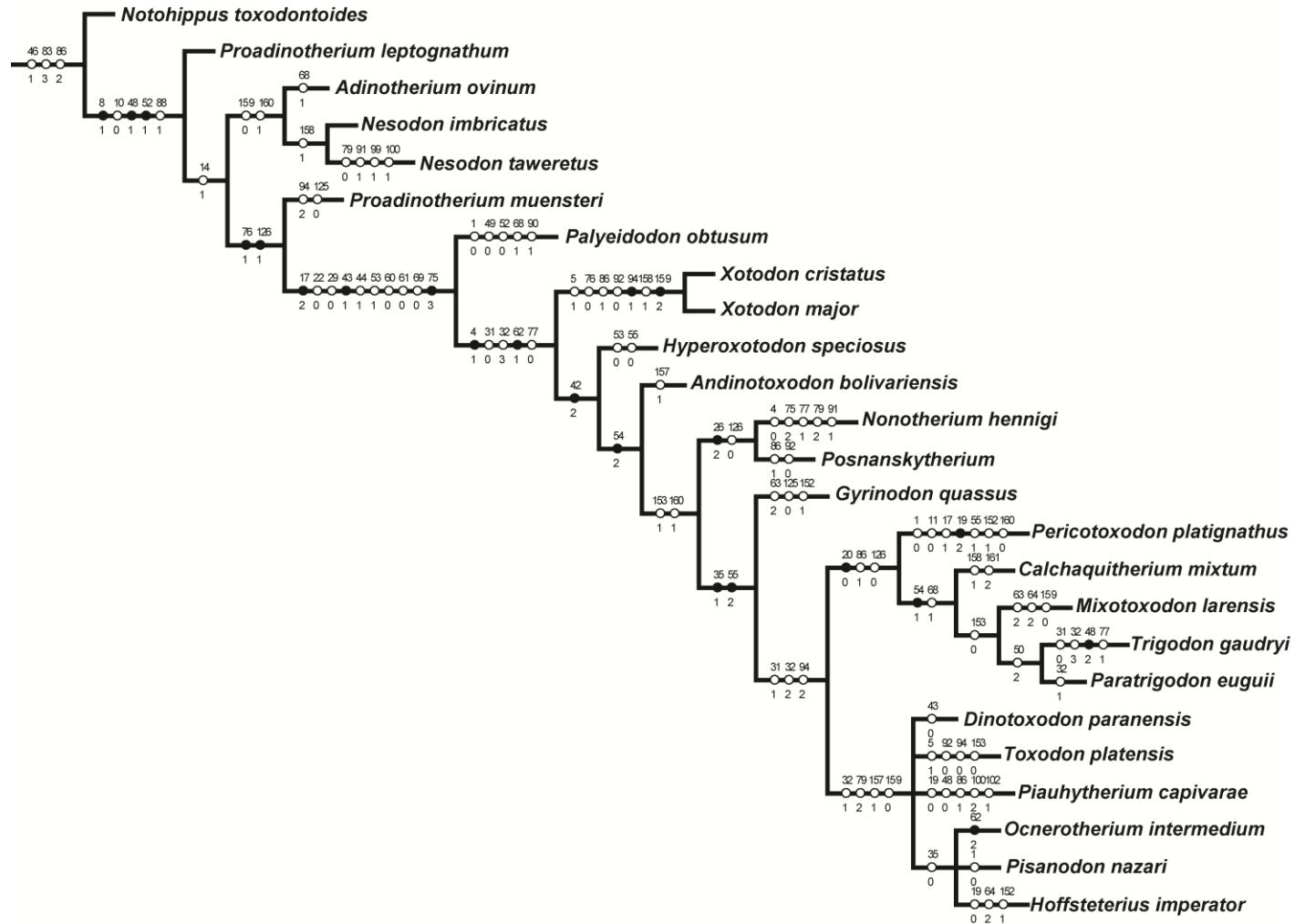


Fig. VI. 4. Fragmento del consenso estricto obtenido en el análisis bajo pesos implicados extendidos indicando las sinapomorfías de cada uno de los nodos.

En esta nueva topología, *Palyeidodon obtusum* sigue siendo el grupo hermano de los restantes Toxodontinae, que se encuentran divididos en dos clados, uno correspondiente a las dos especies incluidas del género *Xotodon* y el otro a los restantes Toxodontinae. Las únicas relaciones sin resolver en este consenso incluyen a *Dinotoxodon paranensis*, *Toxodon platensis*, *Piauhitherium capivarae* y el clado compuesto por *Ocnerotherium intermedium*, *Pisanodon nazari* y *Hoffstetterius imperator*, grupo en el que tampoco se pudieron resolver las relaciones internas. La ubicación diferencial de dos taxones es lo que genera las politomías en el consenso estricto obtenido a partir de este análisis (Figs. VI. 3 y VI. 4): el primero es *Dinotoxodon paranensis* que, en uno de los AMP, se recupera como grupo hermano del clado compuesto por *Toxodon platensis* y *Piauhitherium capivarae*; en otro de los AMP es el taxón hermano de *P. capivarae* y ambos forman el grupo hermano de *T. platensis*; y, por último, en otro AMP aparece como grupo hermano del clado compuesto por *Pisanodon nazari*, *Ocnerotherium intermedium* y *Hoffstetterius imperator*, todos ellos a su vez como grupo hermano del clado compuesto por *T. platensis* y *P. capivarae*. El segundo taxón es *Ocnerotherium intermedium*, para el que se presentan dos arreglos diferentes, uno como taxón hermano de *H. imperator* y otro como grupo hermano del clado conformado por *P. nazari* y *H. imperator*.

—Ajuste estratigráfico

El ajuste estratigráfico para los AMP obtenidos a partir del análisis bajo pesos iguales se detalla en la tabla VI. 2. Las variaciones en los valores de ajuste para las diferentes topologías no cambian demasiado; de las 26 topologías, el árbol que presenta el mayor ajuste estratigráfico es el número 8 (MSM=0,21; GER=0,9; Fig. VI. 5A), seguido por los árboles 15, 17, 20 y 23 (MSM= 0,2; GER=0,9; Fig. VI. 5B).

A partir de los resultados obtenidos utilizando pesos implicados extendidos, se realizó otra calibración en el tiempo para evaluar su consistencia estratigráfica. Las topologías de los árboles no registran variaciones en su índice GER (0,89) ni en su índice MSM (0,19), indicando que ninguna de ellas presenta mejor ajuste. Asimismo, ninguna de las topologías obtenidas en este análisis presenta una congruencia estratigráfica mayor a la gran mayoría de las obtenidas para algunos de los AMP resultante del análisis bajo pesos iguales (Tabla VI. 3).

Árbol	MSM	GER	Valor de P
1	0,19	0,88	0,001
2	0,20	0,89	0,001
3	0,19	0,89	0,001
4	0,19	0,88	0,001
5	0,19	0,88	0,001
6	0,19	0,88	0,001
7	0,19	0,88	0,001
8	0,21	0,90	0,001
9	0,20	0,89	0,001
10	0,20	0,89	0,001
11	0,20	0,89	0,001
12	0,20	0,89	0,001
13	0,19	0,88	0,001
14	0,20	0,89	0,001
15	0,20	0,90	0,001
16	0,19	0,89	0,001
17	0,20	0,90	0,001
18	0,19	0,89	0,001
19	0,19	0,89	0,001
20	0,20	0,90	0,001
21	0,19	0,89	0,001
22	0,19	0,89	0,001
23	0,20	0,90	0,001
24	0,20	0,89	0,001
25	0,19	0,88	0,001
26	0,19	0,88	0,001

Tabla VI. 2. Resultados del análisis de ajuste estratigráfico para los árboles obtenidos a partir del análisis bajo pesos iguales.

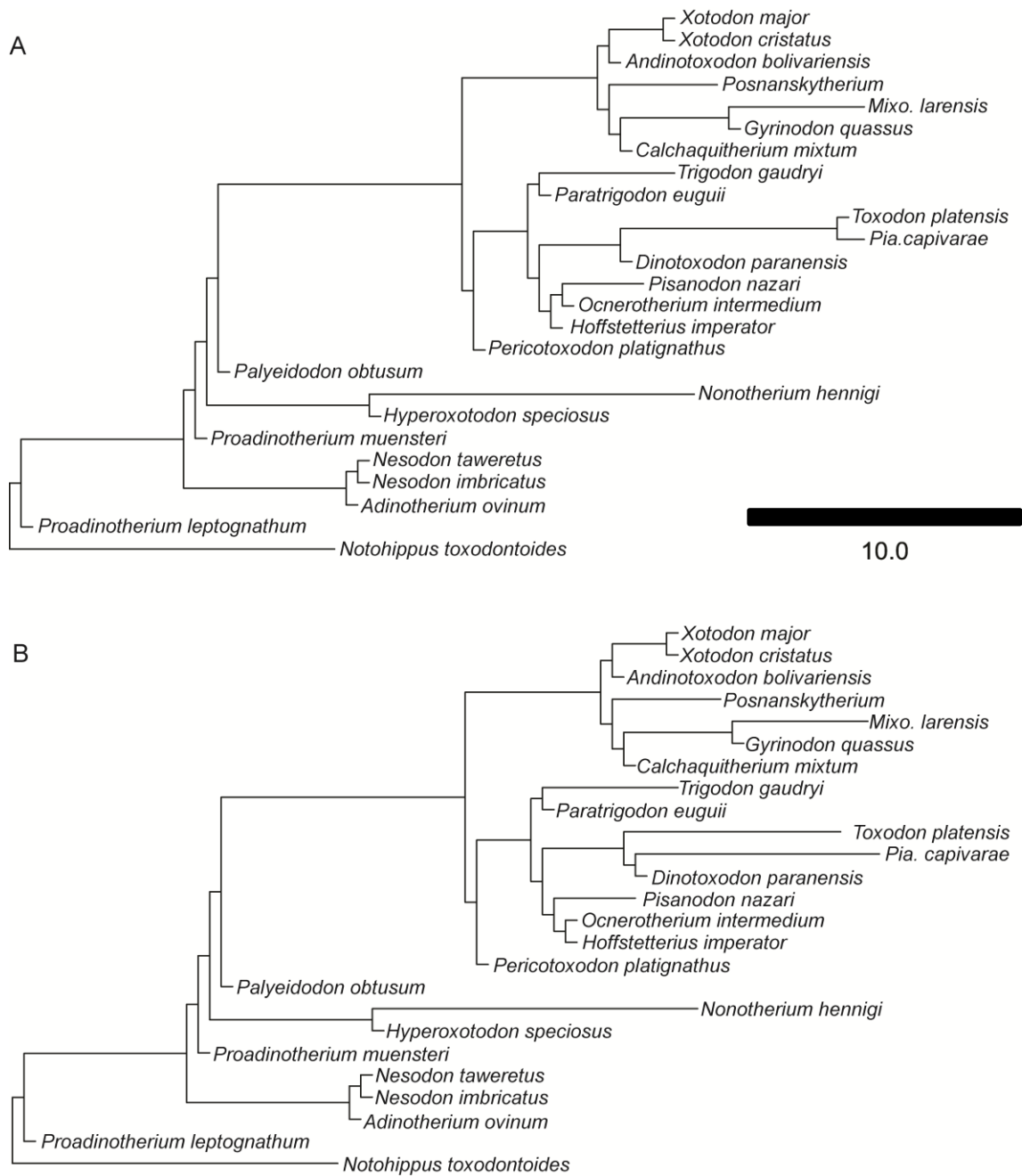


Fig. VI. 5. Árboles resultantes del análisis bajo pesos iguales calibrados en el tiempo: calibración de la topología del árbol 8 (A) y calibración de los árboles 15, 17, 20 y 23 (B). Escala 10 Ma.

Árbol	MSM	GER	Valor de P
1	0.19 0.89	0.19 0.89	0.001
2	0.19 0.89	0.19 0.89	0.001
3	0.19 0.88	0.19 0.88	0.001

Tabla VI. 3. Resultados del análisis de ajuste estratigráfico para los árboles obtenidos a partir del análisis bajo pesos implicados extendidos.

VI. 1.2 Morfometría geométrica

Antes de comentar los resultados obtenidos y las diferencias entre este análisis y los realizados previamente, es importante tener en cuenta cómo TNT trata a las configuraciones de *landmarks* y cuáles fueron las cuestiones tenidas en cuenta para el armado de esta matriz mixta.

Como se comentó en el Capítulo II, TNT trata a las configuraciones de *landmarks* como caracteres continuos, es decir estandariza las distribuciones continuas para hacerlas equiparables a los pasos (costos) que presentan los caracteres discretos. Este procedimiento puede ser manipulado ampliamente en TNT y el usuario puede establecer numerosas variantes para el tratado de los datos (ver Catalano y Goloboff [2018]); en este caso, se utiliza la configuración por defecto, dejando que sea el algoritmo el que seleccione la mejor estandarización para la configuración de *landmarks*.

En esta tesis, al confeccionar la matriz mixta, se trató a toda la configuración de *landmarks* del cráneo (compuesta por 32 *landmarks*) como un carácter y no a cada *landmark* por separado o definiendo caracteres a partir de conjuntos de *landmarks*. La matriz resultante está constituida por 180 caracteres discretos (de los cuales varios fueron desactivados en coincidencia con los análisis realizados previamente) y un único carácter continuo correspondiente a la configuración de *landmarks* de las especies codificadas (que solo fueron *Adinotherium ovinum*, *Gualta cuyana*, *Leontinia gaudryi*, *Nesodon imbricatus*, *Nesodon taweretus*, *Proadinotherium muensteri*, *Thomashuxleya externa*, *Toxodon platensis*, *Trigodon gaudryi*, *Xotodon cristatus* y *Xotodon major*).

En el caso de haber contado con varios ejemplares de la misma especie, se realizó un consenso entre las configuraciones de *landmarks* y esa forma consenso fue la que se volcó a la matriz mixta.

El análisis filogenético realizado a partir de la matriz mixta, con caracteres morfológicos y la configuración de *landmarks* del cráneo, arrojó un resultado de 10 AMP, con un largo de 484 pasos, algunos pasos menos que los obtenidos a partir de datos morfológicos (491 pasos).

Los principales cambios en la topología del consenso estricto (Fig. VI. 6) se dan a nivel de la base del árbol, recuperando dos grandes clados para Toxodontidae. El primero de ellos coincide con la noción tradicional de los Nesodontinae y reúne a los géneros *Proadinotherium*, *Adinotherium* y *Nesodon* (con sus respectivas especies); este clado se encuentra soportado por la una única sinapomorfía no exclusiva a todos los AMP (esmalte lingual del i3 más angosto que el labial [53, 3]). Otra de las cosas a destacar dentro de este

agrupamiento es que el género *Proadinothorium* es recuperado como grupo monofilético, aunque el análisis no encontró sinapomorfias que lo sustenten. El otro gran clado dentro de Toxodontidae agrupa a los Toxodontinae en la noción establecida por Nasif et al. (2000), soportado por diez sinapomorfias, dos de ellas exclusivas a todos los AMP (M1-M2 con surco o foseta posterior suave o ausente [43, 1] y surco labial en los molares profundo y ancho [63, 1]). En coincidencia con el análisis para datos discretos bajo pesos iguales, el grupo más externo de toxodontinos es el clado *Hyperoxotodon speciosus* + *Nonotherium hennigi* (que además presenta las mismas sinapomorfias que en dicho análisis: [31, 0]; [32, 3]; [42, 2]). El resto de los toxodontinos se encuentran divididos en dos grandes grupos, con *Pericotoxodon platignathus* como su grupo hermano; el clado (*Andinotoxodon bolivariensis* (*Xotodon cristatus* + *Xotodon major*)) no aparece como grupo hermano de *Posnanskytherium*, *Calchaquitherium mixtum*, *Gyrinodon quassus* y *Mixotodon larensis*, como en el análisis bajo pesos iguales de la matriz de caracteres morfológicos discretos. Estos últimos taxones aparecen dentro del segundo gran clado dentro de los Toxodontinae derivados, dispersos a lo largo de esa porción del árbol, formando dos politomías en algunos casos (ver la posición de *Posnanskytherium* y *C. mixtum*). De las cinco sinapomorfias que soportan el arreglo *Posnanskytherium*, *C. mixtum*, *G. quassus*, *M. larensis*, *Paratrigodon euguii*, *Trigodon gaudri*, *Piauhytherium capivarae*, *Toxodon platensis*, *Dinotoxodon paranensis*, *Hoffstetterius imperator*, *Pisanodon nazari*, *Ocnerotherium intermedium*, solo una de ellas es exclusiva a todos los AMP (ausencia de esmalte en la cara lingual del i1-i2 [50, 2]).



Fig. VI. 6. Fragmento del consenso estricto obtenido en el análisis bajo pesos iguales de la matriz mixta indicando las sinapomorfias (solo de los caracteres discretos) de cada uno de los nodos.

VI. 2. Análisis biogeográfico

Para la realización del análisis biogeográfico, se recurrió al uso de los AMP con mayor ajuste estratigráfico obtenidos a partir del análisis bajo pesos iguales de la matriz de datos morfológicos (árboles 8, 15, 17, 20 y 23). Tal como ya se mencionó, el árbol 8 es el que obtuvo el mayor valor de ajuste estratigráfico, seguido por los árboles 15, 17, 21 y 23; estos últimos no presentan una variación topológica con respecto a las relaciones filogenéticas dentro de los Toxodontidae (sí por fuera de este clado), razón por la cual serán tratados como un único arreglo en este apartado. Por razones de espacio, solo se comentan los eventos principales de diversificación dentro de los Toxodontinae y no se profundiza en las relaciones internas dentro del grupo (que han presentado variabilidad de acuerdo a los diferentes análisis realizados), razón por la cual se remite al lector a las figuras VI. 7 y VI. 8, la tabla VI. 4 y el Apéndice III, donde se listan los principales eventos ocurridos y la probabilidad de cada una de las áreas para cada nodo de los cladogramas.

Se describen en detalle los resultados obtenidos para la topología con el mayor valor de ajuste estratigráfico (árbol 8, Fig. VI. 7) y se mencionan las principales diferencias que estos resultados presentan respecto al resto de los árboles (Fig. VI. 8).

Los resultados para el análisis biogeográfico sobre el árbol con mejor ajuste estratigráfico muestran una secuencia de eventos dominada mayormente por los dispersivos (53), seguidos (en términos numéricos) por los eventos vicariantes (19) y con la ocurrencia de solo tres extinciones (=desaparición de áreas) en todo el árbol. De acuerdo al análisis, el área más probable para la base del árbol (nodo 49 = *Notohippus* + Toxodontidae) sería el área comprendida entre el territorio de la actual provincia de Santa Cruz y la región de Aysen en Chile (Área D, con una probabilidad del 76%), mientras que, para el nodo donde se origina la familia Toxodontidae (nodo 48), las áreas más probables serían el sur de Argentina (Área A, ocupando la zonas correspondientes a los depósitos oligocenos de Scarrit Pocket, Cabeza Blanca, La Flecha y Deseado) (27%) y el área D (21%), seguidas por el sur de la provincia de Mendoza (Área B, con un 14%) y el área comprendida entre Neuquén y Río Negro (Área C, con un 10%). En el caso del nodo que agrupa a la subfamilia Nesodontinae (sensu Nasif et al. 2000) y al clado *Proadinothierium muensteri* + Toxodontinae (nodo 47), las áreas C y D son casi equiprobables (28% y 24%, respectivamente), seguidas por la probabilidad de que la combinación de ambas áreas sea el área ancestral (20%). La subfamilia Nesodontinae habría tenido como lugar de origen el área D (casi el 50% de probabilidad), seguida por la combinación de las áreas C y D (con 23% de probabilidad) y en última instancia el área C

(con aproximadamente un 14% de probabilidad). Para el área de origen del género *Nesodon*, el área C, la combinación de C y D, y la D son más o menos equiprobables (26%, 23% y 21%, respectivamente). La hipótesis más probable para el área de origen del clado *P. muensteri* + Toxodontinae (nodo 44) es la del área C (44%), seguida por la combinación de las áreas C y D (16%); respecto al clado Toxodontinae (nodo 43), al igual que en el caso anterior, el área C es la hipótesis más probable (30%), seguida por la combinación de las áreas C y D (23%) y el área D (23%). A partir del nodo 41 (que como se mencionó anteriormente reúne a los dos clados más grandes dentro de Toxodontinae), se habría producido la gran radiación de los Toxodontinae. Las áreas más probables para el origen de este grupo son el área D (21%), seguida por la región comprendida entre el sur de Colombia, Ecuador y el norte de Perú (Área M) y la zona del sur de Bolivia (Área P), ambas equiprobables (19%), y por último el área B (13%).

Los resultados del análisis de la topología de los árboles 15, 17, 20 y 23 generaron una hipótesis paleobiogeográfica más costosa (58 pasos; Fig. VI. 8 y Tabla VI. 4) que la obtenida para el árbol número 8. Con un total de 56 dispersiones, 21 eventos vicariantes y dos extinciones, este árbol no presentó grandes diferencias en las hipótesis para el origen de los nodos basales del árbol y para el clado Nesodontinae. Las principales diferencias se encuentran dentro de las relaciones internas de Toxodontinae, taxón que no se detalla en este trabajo, pero que presenta prácticamente las mismas hipótesis para los nodos más inclusivos dentro de la subfamilia.

El resumen de los resultados del análisis bayesiano para todos los árboles se muestra en la Tabla VI. 4 y el detalle de los eventos más probables ocurridos en cada nodo en ambos árboles se presenta en la Tabla VI. 5.

Árbol	Dispersiones	Vicariancias	Extinciones	Costo total
8	53	19	3	56
15, 17, 20, 23	56	21	2	58

Tabla VI. 4. Resultados del análisis paleobiogeográfico a partir de las dos topologías obtenidas para los Toxodontidae.

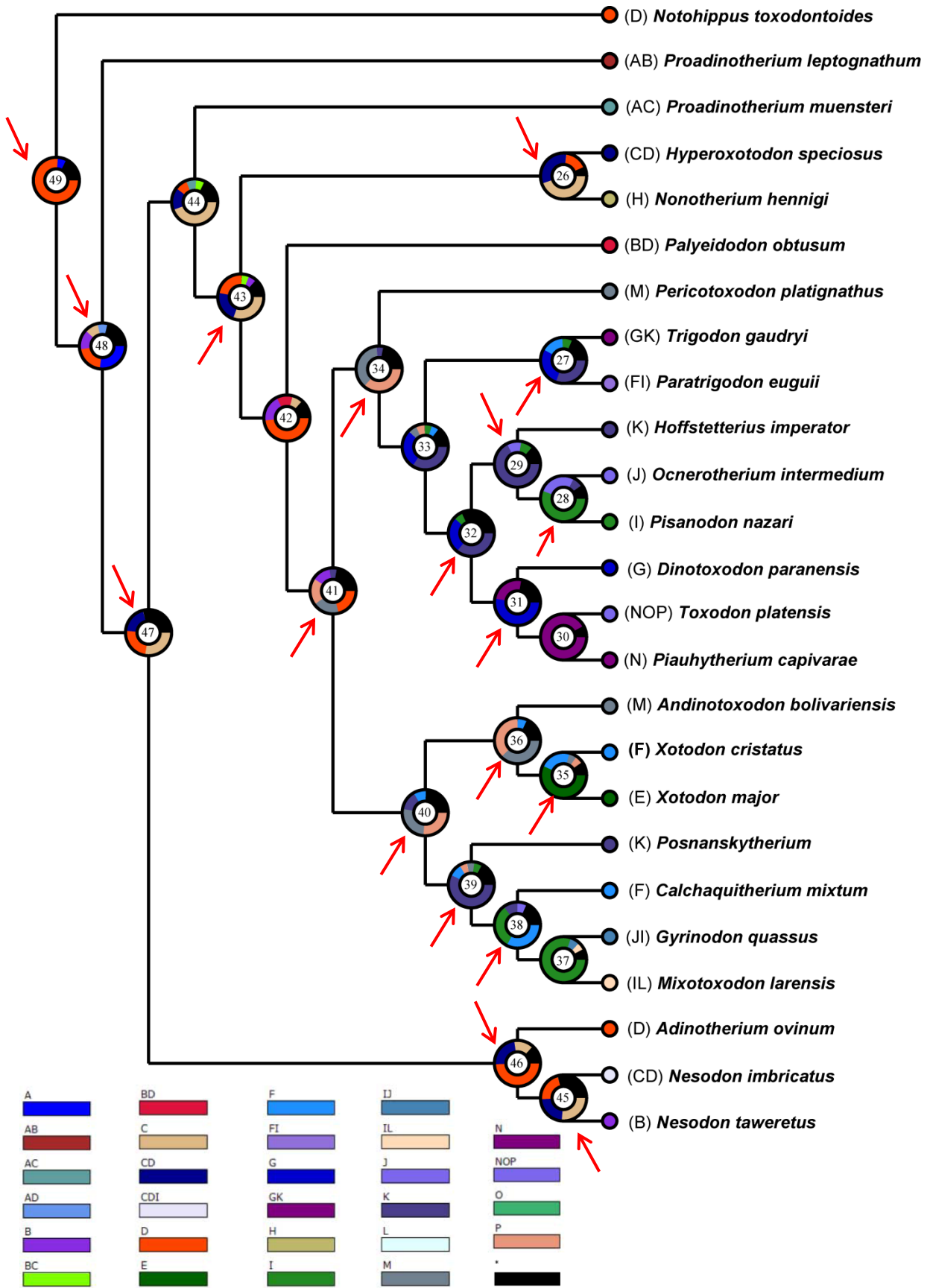


Fig VI. 7. Resultados del análisis biogeográfico sobre el árbol 8. Las flechas rojas indican los diferentes eventos vicariantes.

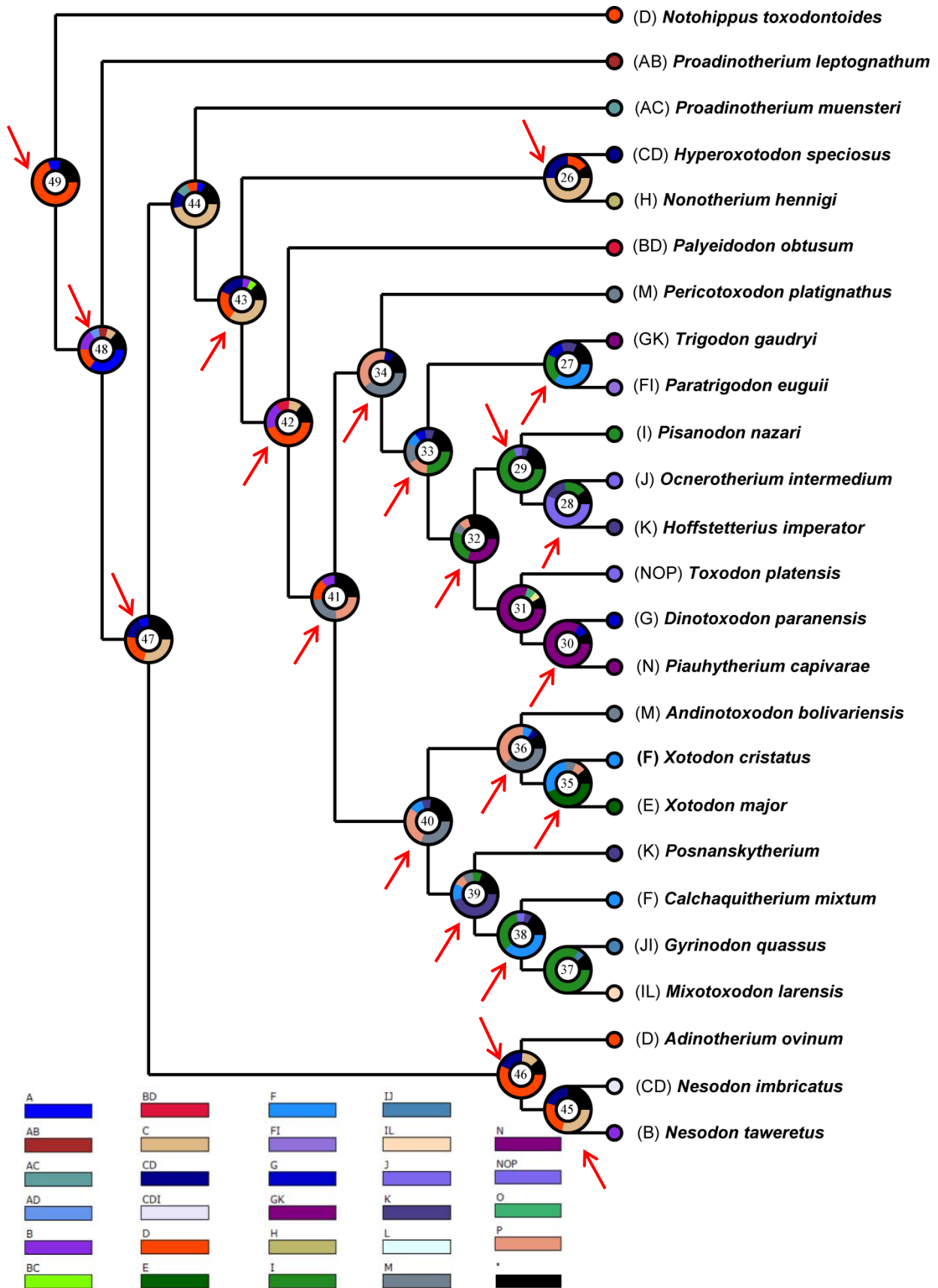


Fig VI. 8. Resultados del análisis biogeográfico sobre las topologías correspondientes a los árboles 15, 17, 20 y 23. Las flechas rojas indican los diferentes eventos vicariantes.

Nodo	Árbol 8					Árbol 15				
	Ruta del evento	Prob.	Dis.	Vic.	Ext.	Ruta del evento	Prob.	Dis.	Vic.	Ext.
26	C->CDH->CD H	0.49	3	1	0	C->CDH->CD H	0.5	3	1	0
27	K->FGIK->GK FI	0.3	4	1	0	F->FGIK->GK FI	0.36	4	1	0
28	I->IJ->J I	0.56	2	1	0	J->JK->J K	0.56	2	1	0
29	K->IK->K I	0.38	2	1	0	I->IJ->I J	0.39	2	1	0
30	N->N^N->NOP^N->NOP N	0.92	2	0	0	N->GN->G N	0.84	2	0	0
31	G->GN->G N	0.48	2	1	0	N->N^N->NOP^N->NOP N	0.67	2	0	0
32	K->GK->G K	0.12	2	1	0	N->IN->N I	0.17	2	1	0
33	K->K^K->K K	0.04	0	0	0	I->->FN->N F	0.03	3	1	1
34	P->->KM->M K	0.13	3	1	1	M->IM->M I	0.10	2	1	0
35	E->EF->F E	0.57	2	1	0	E->EF->F E	0.44	2	1	0
36	M->EM->M E	0.21	2	1	0	M->EM->M E	0.17	2	1	0
37	I->I^I->IJL^I->JI IL	0.8	2	0	0	I->I^I->IJL^I->JI IL	0.83	2	0	0
38	F->FI->F I	0.26	2	1	0	F->FI->F I	0.32	2	1	0
39	K->FK->K F	0.19	2	1	0	K->FK->K F	0.17	2	1	0
40	P->->KM->K M	0.06	3	1	1	M->KM->K M	0.05	2	1	0
41	D->->^P->P^P->P P	0.02	3	1	1	P->->^M->M^M->M M	0.03	3	1	1
42	D->D^D->BD^D->BD D	0.1	1	0	0	D->BDP->BD P	0.11	3	1	0
43	C->CD->D C	0.07	2	1	0	C->CD->D C	0.08	2	1	0
44	C->C^C->AC^C->AC C	0.13	1	0	0	C->C^C->AC^C->AC C	0.16	1	0	0
45	C->BCDI->CDI B	0.26	4	1	0	C->BCDI->CDI B	0.29	4	1	0
46	D->CD->D C	0.13	2	1	0	D->CD->D C	0.17	2	1	0
47	C->CD->D C	0.06	2	1	0	C->CD->D C	0.08	2	1	0
48	A->ABC->AB C	0.07	3	1	0	A->ABC->AB C	0.1	3	1	0
49	D->AD->D A	0.20	2	1	0	D->AD->D A	0.24	2	1	0

Tabla VI. 5. Detalle de los eventos más probables ocurridos en cada nodo de los árboles utilizados para el análisis biogeográfico.

VI. 3. Discusión

Si bien los resultados obtenidos en los análisis filogenético y paleobiogeográfico representan un espectro que afecta a una muestra taxonómica mucho más amplia, en este apartado se enfatiza mayormente en la subfamilia Nesodontinae, haciendo algunas menciones breves sobre los arreglos obtenidos para los restantes Toxodontidae; esto se debe a la disparidad de las hipótesis obtenidas para las relaciones internas dentro de ese grupo.

La confección de la matriz de caracteres utilizada en esta tesis pretende realizar una revisión y compendio de la información disponible sobre el grupo, recopilada a partir de varios análisis filogenéticos realizados para los UNS hasta la fecha (Madden 1990, 1997, Nasif et al. 2000, Billet 2011, Shockey et al. 2012, Billet y de Muizon 2013, 2015, Forasiepi et al. 2015, Deraco y García-López 2016, Hernández Del Pino et al. 2017 y Hernández Del Pino et al. en rev.), con el agregado de algunos caracteres relacionados con la forma general del cráneo y aspectos de la anatomía interna del cráneo. Debido a la poca información disponible en la literatura sobre la cavidad endocraneana y otros aspectos de la anatomía interna, no se obtuvieron buenos resultados a la hora de utilizar esta fuente de caracteres.

Otro de los aspectos novedosos de este trabajo es la utilización por primera vez de configuraciones de *landmarks* junto a datos morfológicos discretos para evaluar las relaciones filogenéticas de los UNS. Si bien los resultados deben ser tomados con extrema cautela, dado lo limitado del muestreo taxonómico que se pudo realizar, la posibilidad de incluir este tipo de datos podría ampliar la perspectiva con que se realizan los análisis filogenéticos en paleontología.

Respecto de los resultados filogenéticos, al igual que en diversos análisis previos (e.g. Nasif et al. 2000, Billet 2011, Billet y Muizon 2013, 2015, Forasiepi et al. 2015, Bonini et al. 2017, y Hernández Del Pino et al. 2017), se recuperan los clados Toxodontidae, Leontinidae y Homalodotheriidae, mientras que los agrupamientos “Notohippidae” e “Isotemnidae” constituyen grupos no naturales.

Lo primero a destacar es la ubicación de *Notohippus toxodontoides* como grupo hermano de los Toxodontidae. Al ser este uno de los primeros análisis filogenéticos que incluye a este notohípido, la única comparación que puede realizarse es con el trabajo de Hernández Del Pino et al. (en rev.) donde *N. toxodontoides* conforma una politomía con *Argyrohippus boulei* y el clado Toxodontidae en el análisis bajo pesos iguales, mientras que aparece como grupo hermano del clado conformado por *Ar. boulei* y Toxodontidae en el análisis bajo pesos implicados extendidos. Algunas hipótesis previas han recuperado a *Argyrohippus boulei*

como grupo hermano de Toxodontidae (e.g. Billet 2011, Deraco y García López 2016), mientras que otros autores (que no han incluido a *A. boulei* en sus análisis) han obtenido menor resolución y recuperaron a Leontinidae+*Rhynchippus* como grupo hermano de los toxodóntidos (Forasiepi et al. 2015) o una tricotomía entre *Rhynchippus*, Leontinidae y Toxodontidae (Bonini et al. 2017). En las hipótesis filogenéticas presentadas en esta tesis, la posición de *N. toxodontoides* es consistente en los tres árboles de consenso. Lo que está fuera de cuestionamiento, hasta la fecha, es que entre *Argyrohippus boulei* y *Notohippus toxodontoides* se encuentra el posible grupo hermano de los Nesodontinae.

Respecto a la subfamilia Nesodontinae, en el análisis bajo pesos iguales y pesos implicados extendidos de la matriz morfológica con caracteres discretos, este grupo fue recuperado en el sentido propuesto por Nasif et al. (2000), es decir incluyendo a los géneros *Adinotherium* y *Nesodon* y dejando fuera al género *Proadinotherium*. De acuerdo a esos dos análisis, este último taxón constituiría un grupo parafilético, dado que *Proadinotherium leptognathum* aparece como grupo externo a Nesodontinae y Toxodontinae, mientras que *Proadinotherium muensteri* se ubica en una posición que lo relaciona más con los Toxodontinae que con *P. leptognathum*. Distinto es el caso del análisis realizado a partir de la matriz mixta, donde el género *Proadinotherium* es recuperado como un grupo monofilético y, además, como grupo hermano de los nesodontinos, aunque dicho arreglo se encuentra sustentado por una única sinapomorfia no exclusiva a todos los AMP y posiblemente cuente con muy bajo soporte aportado por el carácter continuo de la configuración de *landmarks*.

Cabe destacar que los resultados obtenidos a partir de la matriz mixta deben ser interpretados con suma cautela; en primera instancia, debido a la escasa información de configuraciones de *landmarks* obtenidas para los taxa presentes en la matriz, y en segundo lugar, a que los AMP obtenidos a partir del análisis de este tipo de matrices (i.e. con la presencia de datos continuos) suelen estar más resueltos que los obtenidos a partir de datos discretos debido a que algunos nodos pueden estar soportados por “fracciones” de pasos dependientes del proceso de estandarización realizado (Catalano y Goloboff 2018). En consecuencia, algunos de los grupos presentes en el consenso estricto obtenido a partir de este método pueden presentar soportes extremadamente bajos y es necesario realizar una optimización para la eliminación de los grupos con escaso soporte (tarea que no fue realizada en esta tesis). Esto sumado a la falta de datos de configuraciones de *landmarks* en gran parte de los taxones analizados es lo que me ha llevado a optar por la utilización de los árboles obtenidos a partir del análisis bajo pesos iguales y pesos implicados sobre datos discretos.

Otra especie asignada al género *Proadinothorium*, *Proadinothorium saltoni*, no fue incluida en estos análisis debido a que la información que podía obtenerse a partir de la bibliografía no era suficiente para establecer agrupamientos con los otros taxones involucrados y generaba muchos más AMP. Este taxón fue recuperado en análisis previos (Hernández Del Pino et al. 2017) como grupo hermano de *Proadinothorium leptognathum*, debido a la similitud global que presentan las piezas dentarias y los elementos postcraneales a disposición. La revisión directa del material tipo permitiría incluirlo en la matriz de caracteres y futuros análisis filogenéticos, a fines de dilucidar si realmente el género *Proadinothorium* constituye un grupo natural. Otra de las cuestiones a destacar respecto a la posible parafilia de *Proadinothorium* es que el arreglo encontrado para *P. muensteri* en ambos análisis sobre la matriz morfológica discreta está soportado únicamente por la presencia de una única sinapomorfía (largo del cráneo mayor que la altura, pero no la duplica [76, 1]). Ésta no puede ser cotejada contra los materiales de *P. leptognathum*, dado que en ninguno de los materiales a disposición se cuenta con la porción posterior del cráneo para medir el largo total y la altura máxima del mismo.

Respecto a los nesodontinos de la Formación Santa Cruz, en todos los casos, *Adinothorium ovinum* se ha recuperado como el grupo hermano del género *Nesodon* (que constituye un grupo natural), como un clado diferenciado tempranamente dentro de los Toxodontidae; dicho clado presenta un grado de soporte relativamente alto en comparación con los restantes agrupamientos cercanos a los terminales del árbol y está sustentado por dos sinapomorfias no exclusivas a todos los AMP en el caso de la matriz morfológica discreta (ambos caracteres de la mandíbula: poco ángulo del mentón y punto más posterior de la sínfisis sin superar el margen anterior del m1). También en ese análisis, la única diferenciación dentro de Toxodontidae que precede a la de *Adinothorium* y *Nesodon* es la de *Proadinothorium leptognathum*. Para el caso de la matriz mixta, no existen sinapomorfias que sustenten el arreglo de los Nesodontinae y es altamente probable que el arreglo obtenido esté sustentado al tener en cuenta la forma del cráneo a partir de la configuración de *landmarks*.

La mayoría de los autores que se han abocado al estudio de los Nesodontinae han agrupado a *Adinothorium* y *Nesodon* con el género *Proadinothorium* (Ameghino 1894a, 1894b y Ameghino 1897—teniendo en cuenta que el resto de los taxones incluidos bajo Nesodontidae son sinónimos de *Adinothorium* y *Nesodon*—, Simpson 1945, Pascual et al. 1965, Pascual y Borrello 1966) e incluso también a *Palyeidodon* (Paula Couto 1979, 1982). Sin embargo, los resultados de los análisis realizados aquí (a excepción del realizado a partir de una matriz mixta, sin sinapomorfias discretas que lo sustenten y posiblemente soportado

por la forma del cráneo estimada a partir de la configuración de *landmarks*) son consistentes con los obtenidos prácticamente en todos los análisis filogenéticos que incluyen a estos taxones y con la hipótesis previa establecida por Mercerat (1891, 1895b) a partir de relaciones de similitud anatómica entre la forma del cráneo y la dentición de *Adinotherium* y *Nesodon*. Esto indica que la mayoría de las características utilizadas para agrupar a los nesodontinos son plesiomórficas (rasgos de la dentición en mayor medida) y que dicho agrupamiento solo debe mantenerse en la noción establecida por Mercerat (i.e. incluyendo solo a los géneros *Adinotherium* y *Nesodon*) para considerarse como un grupo monofilético.

Con respecto a los Toxodontinae, en el caso del análisis de la matriz mixta bajo pesos iguales, se han diferenciado dos clados: uno de ellos corresponde a *Hyperoxotodon speciosus* y *Nonotherium hennigi*, constituyendo la segunda divergencia dentro del clado luego de *P. muensteri*, y un segundo clado más grande con *Palyeidodon obtusum* como grupo hermano de otros dos grandes grupos de toxodontinos derivados. El primero de ellos reúne a *Andinotoxodon bolivariensis* y las dos especies de *Xotodon*, por un lado, y a *Posnanskytherium*, *Calchaquitherium mixtum*, *Mixotodon larensis* y *Gyrinodon quassus* por otro, mientras que el segundo gran clado agrupa a *Pericotoxodon platignathus* como taxón hermano de dos grupos, uno que contiene a *Paratrigodon euguii* y *Trigodon gaudryi*, y otro que reúne dos politomías, la primera entre *Piauhytherium capivarae*, *Toxodon platensis* y *Dinotoxodon paranensis* y la segunda a *Hoffstetterius imperator*, *Pisanodon nazari* y *Ocnerotherium intermedium*.

En el caso del segundo clado más basal dentro de los Toxodontinae, la presencia de *Hyperoxotodon* y *Nonotherium* por fuera del grupo que reúne a las especies del género *Xotodon* rompe con la noción sostenida por Kraglievich (1934), Pascual et al. (1965) y Pascual y Borrello (1966) de la subfamilia Xotodontinae.

Al igual que en los análisis filogenéticos previos, los agrupamientos subfamiliares propuestos por los distintos autores no se recuperaron en esta tesis. Los agrupamientos supragenéricos obtenidos respaldan la clasificación propuesta por Nasif et al. (2000) y, en este trabajo, se propone mantener dos grandes clados dentro de la familia Toxodontidae: Nesodontinae, subfamilia formada por los géneros *Adinotherium* y *Nesodon*, y Toxodontinae, con los restantes toxodóntidos, a excepción de *Proadinotherium muensteri* que queda como su grupo hermano (su análisis detallado queda pendiente para establecer si las relaciones obtenidas aquí son válidas); mientras, *Proadinotherium leptognathum* resulta el taxón más basal de la familia y se mantiene sin asignación subfamiliar.

Si bien los resultados aquí obtenidos dan cuenta de las posibles relaciones genealógicas de los Toxodontidae, es necesario que, a futuro, y a fin de poder dar una mayor resolución a las relaciones filogenéticas dentro de los Toxodontidae (especialmente dentro de Toxodontinae), se realice una revisión taxonómica de los taxa que se encuentran pobremente caracterizados (especialmente aquellos fundados únicamente a partir de piezas dentarias). La forma del cráneo (expresada a partir de una configuración de *landmarks*) o el estudio detallado de la anatomía interna del cráneo (con la posibilidad de obtención de moldes endocraneanos y hasta configuraciones de *landmarks* para caracterizar las cavidades internas) pueden proveer nuevas fuentes de caracteres útiles para testear las relaciones filogenéticas dentro del grupo; posiblemente, dada la morfología conservadora de la cavidad endocraneana, esta provea rasgos que permitan establecer relaciones en categorías por encima del nivel de género y no la obtención de arreglos resueltos para los taxones terminales.

La historia biogeográfica de los toxodóntidos es compleja y, a partir de los datos con los que se cuenta actualmente, habría comenzado en el Oligoceno tardío. Los primeros registros de la familia corresponden a dos especies del género *Proadinotherrium* (*Proadinotherrium leptognathum* y *Proadinotherrium muensteri*), que fueron hallados en sedimentos de edad Deseadense en las localidades patagónicas de La Flecha, Pico Truncado y Cabeza Blanca, en las provincias de Chubut y Santa Cruz. Otros registros deseadenses corresponden a *Proadinotherrium* sp. en Quebrada Fiera, provincia de Mendoza (Hernández Del Pino et al. 2017), y a *Proadinotherrium saltoni* en la localidad de Salla, Bolivia (Shockey y Anaya 2008).

El análisis biogeográfico realizado en esta tesis propone como zona más probable para el origen de la familia en Patagonia (Áreas A y D, cuya suma equivale a valores del 46% y casi el 50% para las dos topologías evaluadas). Esta hipótesis es coincidente con los registros de los sucesivos grupos hermanos de los Toxodontidae (*Notohippus toxodontoides* en la provincia de Santa Cruz y *Argyrohippus boulei* en las provincias de Chubut y Santa Cruz), pero no con el de *P. saltoni* en Bolivia. La amplia distribución de las especies deseadenses de *Proadinotherrium* podría implicar que la familia Toxodontidae habría tenido un origen más antiguo que el conocido a través del registro fósil (alrededor de 30 Ma para los resultados obtenidos aquí) y que se habría dispersado tempranamente, cubriendo una parte importante de América del Sur para el Oligoceno tardío. Esta hipótesis, además, estaría respaldada por los registros asignables a *Proadinotherrium* en la localidad de Tremembé, en el Sur de Brasil (Madden 1990), los cuales no fueron incluidos en este análisis debido a que no se pudo acceder al material para cotejar su asignación.

La divergencia entre los clados Nesodontinae y Toxodontinae habría ocurrido hacia finales del Oligoceno, hace unos 24-25 millones de años. En las hipótesis paleobiogeográficas obtenidas, el origen para el nodo que reúne a los nesodontinos con *P. muensteri* + Toxodontinae se habría encontrado en Patagonia, con una probabilidad ligeramente más alta para las provincias de Neuquén y Río Negro (Área C, 28%) que para la provincia de Santa Cruz y la región de Aysen en Chile (Área D, 24%), con un 16% de probabilidad de que el área ancestral sea la combinación de las dos anteriores.

En el Mioceno temprano, la diversidad de toxodóntidos aumenta ligeramente y está constituida por *Proadinotherium muensteri* de Edad Colhuehuapense, los géneros *Adinotherium* y *Nesodon* (con sus dos especies) de Edad Santacrucense y los registros de *Palyeidodon obtusum* de Edad Santacrucense-Friasense (Madden 1990). En cambio, la distribución geográfica del grupo para este lapso temporal disminuye en gran medida y los registros de estos taxones se restringen mayormente a la Patagonia y sur de Mendoza, con algunos registros de *Nesodon* en la localidad de Río Juruá en Brasil y el centro de Chile (Chucal). Para el caso de los Nesodontinae, el área con mayor probabilidad para el origen del grupo es el sur de la Patagonia argentina y chilena (Área D), con más del 49% de probabilidad, seguida por la combinación de las áreas de Neuquén y Río Negro con la provincia de Santa Cruz y Aysen (23%). La edad estimada para el origen del nodo de los Nesodontinae es de aproximadamente 18-19 Ma, ligeramente más joven que la edad estimada para el nodo de los Toxodontinae (ver párrafo siguiente).

El origen del nodo que agrupa a las formas derivadas de toxodóntidos se encontraría también en la Patagonia, con una probabilidad más alta para las provincias de Neuquén (34%) y Río Negro que para la provincia de Santa Cruz y Aysen (22%); en el caso de este nodo (43 en las reconstrucciones biogeográficas), la probabilidad de que el área ancestral sea la combinación de las dos anteriores es de 19%. Dicho nodo se habría originado en algún momento hace aproximadamente 22 Ma, en tiempos presantacrucenses, y el primer registro conocido es el de *Palyeidodon*.

Entre el Mioceno medio y el Mioceno tardío ocurre la gran radiación de la familia Toxodontidae y aparecen diversas formas de toxodóntidos que presentan dentición yugal de corona poco compleja e hispelodonte (Madden 1990). En las hipótesis biogeográficas presentadas en esta tesis, la gran radiación miocena se da a nivel de dos clados diferentes; el más basal de ellos (nodo 26) agrupa a *Hyperoxotodon* y *Nonotherium* y el segundo (41) agrupa a los restantes toxodontinos (a excepción de *Palyeidodon*).

El nodo que agrupa a *Hyperoxotodon* y *Nonotherium* se habría originado hace alrededor de 16 Ma en tiempos santacrucenses. Las áreas más probables para su origen habrían sido Neuquén y Río Negro (50%), seguidas por la combinación de esta área con la de Santa Cruz y la localidad de Aysen (25%). Este nodo presenta un linaje fantasma muy amplio para *Nonotherium*, dado que este último es un taxón considerablemente más joven (edad pliocena) que *Hyperoxotodon*.

El nodo 41 se habría originado uno o dos millones de años más tarde que el anterior y presenta tres áreas más o menos equiprobables para su origen; la primera de ellas corresponde a Santa Cruz y Aysen (21%), seguida por el sur de Colombia y sur de Bolivia (Áreas M y P respectivamente, ambas con una probabilidad de 19%) y por el sur de Mendoza y Chucal (Área B).

A partir de ese nodo del árbol, la historia biogeográfica dentro del linaje de los toxodontinos parece haber sido dominada por eventos dispersivos. La mayoría de los agrupamientos filogenéticos obtenidos no se corresponden con áreas geográficamente cercanas.

Este tipo de estudios biogeográficos se encuentra limitado considerablemente por el registro geológico. La falta de correlaciones estratigráficas claras lleva a la definición de un alto número de áreas que agregan un listado de supuestos adicionales al análisis aquí realizado, a lo que se suma lo incompleto que es el registro fósil. Hay taxa que podrían haberse encontrado ampliamente distribuidos, pero solo se han exhumado en zonas aisladas de su distribución original, y hasta es probable que hayan existido otras especies de toxodóntidos de las que no ha quedado registro. En última instancia, otro de los problemas con los que cuenta este tipo de métodos es que dependen del árbol filogenético (o varios de ellos) utilizado como insumo, que debe estar completamente resuelto. Como ya fue mencionado anteriormente, es menester que se realice una revisión taxonómica profunda sobre varios de los Toxodontinae a fin de precisar una diversidad alfa concreta para todos los toxodóntidos.

En resumen, el linaje de los toxodóntidos habría sufrido dos eventos de diversificación (considerados aquí como los nodos más inclusivos precedentes a aumentos de la diversidad alfa en la familia en cortos periodos de tiempo, ver Fig. VI. 5): uno de ellos representado por la separación de los Nesodontinae y del clado *Proadinootherium muensteri* + Toxodontinae, y el segundo (y más importante) que representa la diversificación de dos grandes grupos dentro de los Toxodontinae derivados, en un corto periodo de tiempo y con la colonización de diversas zonas, ampliando de manera notable el rango geográfico de la familia. Este último

precedió al pico de diversidad de la familia y los dos grupos de taxones reúnen, por un lado, a *Xotodon*, *Andinotoxodon bolivariensis*, *Posnanskytherium*, *Calchaquitherium mixtum*, *Mixotodon larensis* y *Gyrinodon quassus*, y por el otro a *Pericotoxodon platignathus*, *Hoffstetterius imperator*, *Pisanodon nazari*, *Ocnerotherium intermedium*, *Piauhytherium capivarae*, *Toxodon platensis*, *Dinotoxodon paranensis*, *Paratrigodon euguii* y *Trigodon gaudryi*.

Capítulo VII. Consideraciones finales y perspectivas futuras

En este último capítulo, se presenta un corolario de los resultados obtenidos, extrayendo las conclusiones más relevantes surgidas del estudio de los toxodóntidos de la Formación Santa Cruz. En líneas generales, los aportes brindados en esta tesis constituyen un compendio de la información disponible en materia taxonómica, anatómica y filogenética, con el añadido de análisis cuantitativos para evaluar la variación de la forma (principalmente del cráneo) e hipótesis paleobiogeográficas para los nesodontinos de la Formación Santa Cruz. A fines de facilitar la identificación de los resultados más relevantes, este último capítulo se estructura en tres apartados: el primero trata las cuestiones inherentes al análisis taxonómico realizado (Capítulo III); el segundo presenta un compendio de los resultados del análisis morfológico cualitativo (Capítulo IV) y cuantitativo (Capítulo V); y el último se aboca principalmente a los análisis filogenéticos realizados, el calibrado en el tiempo de los árboles y el análisis paleobiogeográfico (Capítulo VI), presentando un somero intento de reconciliación de todos esos datos para poder dilucidar aspectos de la historia evolutiva de los Nesodontinae, haciendo alguna mención sobre los principales eventos de diversificación dentro del clado de los Toxodontidae.

VII. 1. Taxonomía

En términos taxonómicos, se realizó el análisis de los 14 nombres genéricos y 77 específicos (disponibles en la literatura) que fueron asignados a materiales provenientes de los depósitos de la Formación Santa Cruz. De los más de setenta nombres específicos, la mayoría de ellos son sinónimos de *Adinotherium ovinum* o *Nesodon imbricatus*, mientras que los únicos nombres sinónimos de *Hyperoxotodon speciosus* son *Stenostephanos speciosus* y *Nesodontopsis speciosus*.

La proliferación de nombres fue debida a la enorme variabilidad (individual, ontogenética y posiblemente también de caracteres sexuales secundarios) que presentan las especies *N. imbricatus* y *A. ovinum* (documentada gracias a la gran cantidad de material colectado) y al concepto de especie utilizado en la época (enfocado en gran medida en la búsqueda de las formas intermedias en la concepción darwiniana). Principalmente, las características

utilizadas para la definición de nombres se encuentran en la parte anterior del cráneo y la mandíbula, así como también en rasgos de la dentición. La variación ontogenética documentada para estas dos especies también fue reflejada en el establecimiento de nombres específicos de toxodóntidos para la Formación Santa Cruz.

Como resultado más relevante del análisis, se propone que solo se consideren válidos tres géneros de toxodóntidos para los depósitos de la Formación Santa Cruz, cada uno de ellos con una única especie: *Nesodon*, con la especie *Nesodon imbricatus*; *Adinotherium*, con la especie *Adinotherium ovinum*; e *Hyperoxotodon*, con la especie *Hyperoxotodon speciosus*.

Con respecto a *Hyperoxotodon speciosus*, las apreciaciones realizadas sobre él en esta tesis deben ser tomadas con cautela. El material a disposición se limitó a un único ejemplar, cuya morfología indica un toxodóntido derivado respecto a los presentes en el Mioceno temprano; sumado a ello, *H. speciosus* ha sido reconocido por otros autores (e.g. Madden 1990, Cassini et al. 2012b) como un taxón típico de estratos con edades más jóvenes (Friasense, Colloncureense). El hecho de no haber encontrado material en las últimas expediciones realizadas en la provincia de Santa Cruz, a la frecuente ocurrencia de las otras dos especies de toxodóntidos, favorece la idea de que posiblemente este taxón habría sido muy poco abundante en el Mioceno temprano.

A continuación se listan las nuevas sinonimias realizadas y los nombres sobre cuyo estatus taxonómico no ha podido ser evaluado.

***Nesodon imbricatus* Owen 1847**

Protoxodon conspurcatus Ameghino 1887a, p: 16. **Nov. syn.**

Nesodon rutimeyeri Mercerat 1891, p: 401. **Nov. syn.**

Nesodon conspurcatus Ameghino 1891, p: 377. **Nov. syn.**

Nesodon brachycephalus Ameghino 1894, p: 24. **Nov. syn.**

Nesodon cornutus Scott 1912, p: 196. **Nov. syn.**

***Adinotherium* Ameghino 1887a**

Atrypttherium Ameghino 1887a, p: 18. **Nov. syn.**

***Adinotherium ovinum* (Owen 1853) Ameghino 1907**

- Adinotherium splendidum* Ameghino 1887a, p: 17. **Nov. syn.**
Atryphtherium bifurcatum Ameghino 1887a, p: 18. **Nov. syn.**
Nesodon bifurcatus Mercerat 1891, p: 397. **Nov. syn.**
Acrotherium stygium Ameghino 1891, p: 135. **Nov. syn.**
Adinotherium rotundidens Ameghino 1899, p: 6. **Nov. syn.**
Adinotherium corriguenense Ameghino 1907, p: 77. **Nov. syn.**
Noaditherium splendidum Ameghino 1907, p: 84. **Nov. syn.**

Nomina dubia

- Toxodon patagonensis* Moreno (*nomen nudum*) 1882, p: 22.
Adelphotherium ligatum Ameghino 1887a, p: 16.
Gronotherium decrepitum Ameghino 1887a, p: 17.
Phobereotherium sylvaticum Ameghino 1887a, p: 18.
Rhadinotherium limitatum Ameghino 1887a, p: 18.
Protoxodon patagonensis (Moreno) Ameghino, 1887b, p: 66.
Acrotherium intermedium Mercerat 1891, p: 392.
Adinotherium antiquum Mercerat 1891, p: 410.
Adelphotherium rothi Mercerat 1891, p: 440.
Nesotherium patagonense (Moreno) Mercerat 1891, p: 417.
Paleolithops praeivium Ameghino 1891, p: 240.
Nesodon impinguatus Ameghino 1899, p: 6.

VII. 2. Anatomía

La revisión de los materiales de *Adinotherium* y *Nesodon* mediante el uso de nuevas tecnologías (e.g. fotogrametría, tomografías computadas) y el uso de algoritmos computacionales permitió expandir la manera de caracterizar la forma (en este caso en particular, del cráneo) de los nesodontinos, tanto cualitativamente (especialmente la anatomía interna) como cuantitativamente. La descripción brindada servirá como punto de partida para futuros estudios en un marco metodológico más preciso, apuntando a resolver problemáticas particulares de ambos enfoques (e.g. anatomía en detalle de la porción anterior y posterior del

cráneo, inferencias sobre los patrones de innervación y vascularización de las diferentes partes del cráneo; establecimiento de morfotipos del cráneo de los nesodontinos a partir del uso de morfometría geométrica, brindando un marco comparativo robusto para la inclusión y análisis de ejemplares colectados posteriormente; utilización de diferentes técnicas computacionales sobre los modelos tridimensionales para evaluar aspectos paleobiológicos dentro del grupo tales como fuerza de la mordida, resistencia diferencial de ciertas partes del cráneo a la tensión y compresión, entre otras).

Con respecto a los resultados obtenidos concernientes a aspectos cualitativos del cráneo de los nesodontinos, en esta tesis, además de realizarse una revisión detallada de la anatomía externa del cráneo, se ha ahondado sobre ciertos rasgos que han sido poco discutidos en la literatura (cavidad endocraneana) y algunas características completamente novedosas, como el caso de las caracterizaciones del petroso y el oído interno de algunos toxodóntidos. Si bien, posiblemente, muchos de los caracteres obtenidos de la cavidad endocraneana carezcan de influencia filogenética marcada (y en su lugar estén mayormente influenciados por el tamaño corporal), han sido utilizados en esta tesis para la realización de los análisis filogenéticos. En última instancia, estos caracteres tuvieron que ser removidos del análisis filogenético porque no contribuyeron a establecer agrupamientos entre los diferentes taxones y la cantidad de datos faltantes multiplicó en gran medida la cantidad de AMP obtenidos. Cabe destacar que este tipo de caracteres podrían ser informativos para establecer agrupamientos a nivel de familia o niveles superiores, aunque es necesario ampliar la cantidad de taxones codificados para poder evaluar cómo varían estos caracteres y si su variación está ligada al tamaño corporal o presenta una componente filogenética.

A partir de los resultados del análisis cualitativo para la anatomía externa del cráneo se pudo comprobar la ausencia de cuernos para ambas especies de Nesodontinae, contrariamente a lo sugerido por Ameghino y Scott. No existen evidencias, de ninguna índole, que sugieran la presencia de estructuras similares a cuernos (mucho menos a un cuerno dérmico) a nivel de los frontales en todos los ejemplares consultados en esta tesis doctoral; esto se argumenta con el simple hecho de comparar las estructuras presentes en el techo craneano de los nesodontinos con la presencia de los diferentes anexos epidérmicos y dérmicos presentes en el cráneo de los representantes de ungulados actuales.

No se han detectado rasgos anatómicos puntuales que sugieran caracteres sexuales secundarios, pero algunas de las variables analizadas (especialmente para la muestra de *Adinotherium ovinum*) podrían sugerir la existencia de características dimórficas asociadas a caracteres sexuales secundarios en las dos especies de nesodontinos de la Formación Santa

Cruz. Por otro lado, en concordancia con lo expresado anteriormente, es posible que, en caso de considerar que los extremos de tamaño para los adultos en cada una de las especies son producto de dimorfismo sexual, *Adinotherium ovinum* presente un dimorfismo sexual moderado, mientras que *Nesodon imbricatus* presente un dimorfismo leve.

Con respecto a los análisis morfogeométricos realizados, los resultados a destacar incluyen la mayor similitud entre la forma del cráneo entre los estadios juveniles de ambos nesodontinos que entre estadios ontogenéticos diferentes de la misma especie. Asimismo, los análisis realizados sugieren que existe una mayor disimilitud entre los estadios adultos de ambas especies que en los estadios juveniles.

Por su parte, los análisis de parsimonia a partir de las configuraciones de *landmarks* mostraron una mayor relación entre los ejemplares jóvenes de los toxodóntidos basales y los ejemplares adultos de toxodóntidos derivados, en lugar de ser más parecidos a los ejemplares adultos de su misma especie. Esto podría sugerir la existencia de fenómenos heterocrónicos que hayan regulado, en alguna medida, la evolución dentro del linaje de los toxodóntidos.

Otro de los resultados destacables es la poca influencia del tamaño corporal como estructurador de la variación en el cráneo de los nesodontinos, a excepción de los resultados obtenidos para *Nesodon*, que deben ser tomados con cautela debido al escaso número de ejemplares utilizados.

Los análisis realizados para las muestras de *Adinotherium ovinum* y *Nesodon* proveen un marco cuantitativo para la realización de análisis comparativos de disparidad de morfoespacios, para poder evaluar si las variaciones en la forma observadas en las especies del Santacruceño se ajustan o no a las variaciones observadas en las especies de ungulados actuales. Esto proporcionaría un enfoque completamente diferente para la evaluación del estatus taxonómico de otras especies de UNS de la Formación Santa Cruz y serviría para poner a prueba la propuesta taxonómica elevada en esta tesis para los miembros de Nesodontinae.

Todos los resultados obtenidos en el análisis de morfoespacio teórico servirán como punto de partida para la realización de nuevas investigaciones para dilucidar cómo el tamaño corporal ha estructurado la variación de forma dentro de los nesodontinos, cuáles han sido los principales cambios alométricos que modelaron la forma del cráneo en este grupo e, incluso, para detectar posibles fenómenos heterocrónicos que hayan tenido implicancias filogenéticas en el linaje de los toxodóntidos. En primera medida, la obtención de los moldes de las cavidades internas del cráneo permitirán ampliar el muestreo de *landmarks* craneanos para reflejar tanto la forma interna como externa del cráneo. Esto permitiría evaluar cómo evolucionan ciertos

aspectos como, por ejemplo, la evolución de la forma del cráneo caudal respecto de la cavidad endocraneana, o cómo varían ambas partes a lo largo de la ontogenia del animal.

VII. 3. Historia evolutiva

En esta tesis se han realizado diversos análisis filogenéticos para la familia Toxodontidae. Para ello, se confeccionó una matriz principalmente a partir de la incorporación de caracteres de varias matrices publicadas previamente, con la adición de caracteres de la cavidad endocraneana, por un lado, y la incorporación de las configuraciones de *landmarks* para unos pocos representantes del grupo; a todo ello, se le sumó la codificación de nuevos taxones. El objetivo de estos análisis fue testear las relaciones filogenéticas de la familia en el contexto del suborden Toxodontia y también la evaluación de las relaciones internas de los diferentes taxones de la familia. Las conclusiones listadas aquí tienen como fuente principal el análisis bajo pesos iguales de la matriz de datos morfológicos discretos, porque es la que cuenta con menos supuestos *ad-hoc* y porque ha sido la más congruente con el ajuste estratigráfico; además, la matriz mixta, si bien incorpora mayor información y permitió la obtención de AMP más cortos, no parece del todo confiable debido a que la deformación *postmortem* no pudo ser eliminada, sumado al bajo número de taxones para los cuales se pudo obtener la configuración de *landmarks*. Esto de ninguna manera sugiere que la matriz mixta no pueda o deba ser utilizada para testear las relaciones del grupo, sino que, hasta que no se pueda ampliar el muestreo y retrodeformar los *landmarks* de especímenes con demasiada deformación, es preferible que su utilización siempre sea comparada con resultados a partir de otras fuentes de datos.

Para las relaciones filogenéticas dentro de la Familia, en líneas generales se obtuvieron resultados consistentes, aunque las hipótesis para las relaciones internas de los Toxodontinae merecen una revisión mayor. Muchos de los miembros de Toxodontinae presentan una pobre caracterización y resulta necesaria una revisión del grupo de manera similar a la realizada en este trabajo con los Nesodontinae, con la finalidad de clarificar el número de taxones válidos. En esta tesis, se incluyeron los taxones mejor conocidos del grupo, pero en gran medida la codificación se realizó a partir de la literatura y no por observación directa del material original.

Los resultados de los análisis filogenéticos realizados confirman diversas hipótesis sobre las relaciones de la mayor parte de los clados que se encuentran en Notoungulata. Aquí se

corroborar la monofilia de Homalodotheriidae, Leontiniidae y Toxodontidae, mientras que también se validan las hipótesis previas sobre la parafilia de “Isotemniidae” y “Notohippidae”.

En este análisis, el taxón que fue recuperado como grupo hermano de los toxodóntidos fue *Notohippus toxodontoides*. Este taxón de edad santacrucense era poco conocido (solo algunos molares y otros restos con dudosa asignación) hasta el hallazgo reciente de nuevo material, presentado por Hernández Del Pino et al. (en rev.) y en esta tesis. La divergencia entre *N. toxodontoides* y Toxodontidae se habría dado en algún momento durante el Oligoceno temprano (aproximadamente hace 30 Ma), aunque no se tiene registro de formas asignables a la familia hasta los depósitos deseadenses del Oligoceno tardío. El lugar de origen para la familia muy probablemente haya sido la Patagonia argentina y chilena, aunque la inclusión de los registros de *Proadinotherium saltoni* podría modificar el escenario paleobiogeográfico mostrado en esta tesis.

Con respecto a las relaciones filogenéticas e hipótesis paleobiogeográficas dentro de la Familia Toxodontidae, los resultados obtenidos presentan un arreglo con dos grandes clados, Nesodontinae y Toxodontinae, con *Proadinotherium leptognathum* como el grupo hermano de ambas, en acuerdo con posturas previas (Nasif et al. 2000). La divergencia entre ambos clados se habría dado tempranamente en la historia del grupo, hace alrededor de unos 24-25 Ma, probablemente en la zona de Patagonia. Este sería el primero de dos pulsos de radiación que presentan los toxodóntidos.

Para el caso del grupo de estudio, la mayoría de los resultados obtenidos soportan la idea de la monofilia de la subfamilia Nesodontinae (en la noción planteada por Mercerat 1891, 1895b y Nasif et al. 2000) y la monofilia del género *Nesodon*, aunque las características utilizadas para su definición tradicional constituyen, en su mayoría, caracteres plesiomórficos. Este nodo se habría originado hace aproximadamente 18-19 Ma en el sur de la Patagonia. Cabe destacar que la inclusión de la forma del cráneo a partir de la configuración de *landmarks* planteo un escenario contradictorio, y estableció un agrupamiento en donde Nesodontinae incluiría al género *Proadinotherium* (con las dos especies incluidas en el análisis).

Otra de las cuestiones más destacables de los resultados obtenidos es la posición que adquiere *Proadinotherium muensteri*, que aparece como grupo hermano de Toxodontinae a pesar de su similitud notable con el material disponible de la especie deseadense *Proadinotherium leptognathum*. Si bien no parece demasiado razonable a partir de la anatomía del animal y que el arreglo presenta un soporte bajo, gran parte de las características

de los toxodóntidos basales constituyen plesiomorfias y el único agrupamiento de ellos que presenta en grado moderado de soporte es el de los Nesodontinae.

El pulso de radiación restante habría ocurrido hacia finales del Mioceno inferior (15-16 Ma) y habría sido la antesala de la gran diversificación que experimentó la familia en el Mioceno medio-tardío.

Bibliografía

- Adams D.C. 2014. A method for assessing phylogenetic least squares models for shape and other high-dimensional multivariate data. *Evolution* 68(9): 2675-2688.
- Adams D.C., y Collyer M.L. 2009. A general framework for the analysis of phenotypic trajectories in evolutionary studies. *Evolution* 63: 1143–1154.
- Agnolin F.L. y Chimento N.R. 2011. Afrotherian affinities for endemic South American “ungulates”. *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde* 76: 101–108.
- Anthony H.E. 1924. A new fossil perissodactyl from Peru. *American Museum Novitates* 111: 1–4.
- Ameghino F. 1882. Catálogo explicativo de las colecciones de Antropología prehistórica y de Paleontología de Florentino Ameghino. *Catálogo de la sección de la provincia de Buenos Aires. Exposición Continental Sudamericana*, Anexo A: 35-42.
- Ameghino F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del 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 del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 8:1-205.
- Ameghino F. 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 9 (1-2): 1-450.
- Ameghino F. 1887a. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1–26.
- Ameghino F. 1887b. Observaciones generales sobre el orden de mamíferos extinguidos Sudamericanos llamados Toxodontes (Toxodontia) y sinopsis de los géneros y especies hasta ahora conocidos.
- Ameghino F. 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. P.E. Coni, Ed., Buenos Aires, 17 p.

- Ameghino F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina en Córdoba* 6: 1–1027.
- Ameghino F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 129-167.
- Ameghino F. 1891b. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de Patagonia austral. Especies nuevas: adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 289–328.
- Ameghino F. 1891c. Nuevos restos de mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista del Museo de La Plata* 1 (4): 240-259.
- Ameghino F. 1894a. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13 (1), Coni é Hijos, Buenos Aires, p: 1–196.
- Ameghino, F. 1894b. Sur les ongulés fossiles de l'Argentine (Examen critique de l'ouvrage de R. Lydekker: A study of the extinct ungulates of Argentina). *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 2. 111 pp.
- Ameghino F. 1894c. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 15: 603–660.
- Ameghino F. 1895. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 15, 1–60.
- 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: 406–521.
- Ameghino F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. *Censo Nacional de la República Argentina, Tomo 1 (Territorio), Capítulo 1, Parte 3*: 113–255.
- Ameghino F. 1899. Sinopsis Geológico-Palaeontológica... Suplemento (adiciones y correcciones). En: Segundo censo Nacional de la República Argentina, Tomo 1: 111–255.
- Ameghino F. 1900-1902. L' Âge des Formations sédimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 44: 283–342.

- Ameghino F. 1902. Première contribution à la connaissance de la fauna mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 71–141.
- Ameghino F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 56: 193–208.
- Ameghino F., 1906. Las formaciones sedimentarias del Cretáceo superior y del Terciario de Patagonia, con un paralelo entre sus faunas mastológicas y las del Antiguo Continente. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 3 (8), 1568.
- Ameghino F. 1907. Les toxodontes a'cornes. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 16: 49–91.
- Amenta N. y Kazhdan M. 2010. Closed-form Blending of Local Symmetries. *Computer Graphics Forum*, Wiley-Blackwell, 29: 1681-1688.
- Antoine P.-O., Billet G., Salas Gismondi R., Tejada Lara J., Baby P., Brusset S., y Espurt N. 2015. A new *Carodnia* Simpson, 1935 (Mammalia, Xenungulata) from the Early Eocene of Northwestern Peru and a phylogeny of Xenungulates at species level. *Journal of Mammalian Evolution* 22 (2): 1–12.
- Asher R.J., Bennett N., y Lehmann T. 2009. The new framework for understanding placental mammal evolution. *Bioessays* 31: 853–864.
- Barčiová L. 2009. Advances in insectivore and rodent systematics due to geometric morphometrics. *Mammal Review* 39: 80–91.
- Barreda V., y Palazzesi L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the paleogene–early neogene: origin of arid–adapted floras. *Botanical Review* 73: 31–50.
- Berqvist L.P. y Ribeiro A.M. 1998. A paleomastofauna das bacias terciárias brasileiras e sua importancia na datação das bacias de Itaboraí e Taubaté. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación especial* 5: 19–34.
- Bertels A., 1970. Sobre el “Piso Patagoniano” y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25: 496–501.

- Biddle K.T., Uliana M.A., Mitchum Jr. R.M., Fitzgerald M.G., y Wright R.C. 1986. The stratigraphic and structural evolution of the central and Eastern Magallanes Basin, southern South America. En: Allen P.A., Homewood P. (eds.), *Foreland Basins. International Association of Sedimentologists*, vol. 8. Special Publication, Blackwell, pp: 41–61.
- Billet G., Muizon C., y Mamani Quispe B. 2008. Late Oligocene mesotheriids (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 152(1): 153–200. doi:10.1111/j.1096-3642.2007.00388.x
- Billet G., Patterson B., y Muizon C. 2009. Craniodental anatomy of late Oligocene archaeohyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypotheses. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155:458–509.
- Billet G. 2010. New observations on the skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and new phylogenetic hypotheses on South American ungulates. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 21–59.
- Billet G. 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Paleontology* 9: 481–497.
- Billet G., y Martin T. 2011. No evidence for an afrotherian-like delayed dental eruption in South American notoungulates. *Naturwissenschaften* 98(6): 509–517. doi:10.1007/s00114-011-0795-y
- Billet G., y Muizon C. 2013. External and internal anatomy of a petrosal from the late Paleocene of Itaboraí, Brazil, referred to Notoungulata (Placentalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(2): 455-469.
- Billet G., Muizon C., Schellhorn R., Ruf I., Ladevèze S., y Bergqvist L. 2015. Petrosal and inner ear anatomy and allometry amongst specimens referred to Litopterna (Placentalia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 173: 956–987.
- Blisniuk P.M., Stern L.A., Chamberlain C.P., Idleman B., y Zeitler K.P. 2005. Climatic and ecologic changes during Miocene surface uplift in the Southern Patagonian Andes. *Earth and Planetary Science Letters* 230: 125-142.

- Blois J.L., y Hadly E.A. 2009. Mammalian response to Cenozoic climatic change. *Annual Reviews on Earth and Planetary Sciences* 37: 181–208.
- Bock W. J. y von Wahlert Y. G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269–299.
- Boddy A.M., McGowen M.R., Sherwood C.C., Grossman L.I., Goodman M., y Wilman D.E. 2012: Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 981–994.
- Bogdanowicz W., Juste J., Owen R.D., y Sztencel A. 2005. Geometric morphometrics and cladistics: testing evolutionary relationships in mega- and microbats. *Acta Chiropterologica* 7: 39–49.
- Bonaparte J.F, y Morales J. 1997. Un primitivo Notonychopidae (Litopterna) del Paleógeno inferior de Punta Peligro, Chubut Argentina. *Estudios Geológicos* 53: 263–274.
- Bond M. 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, Actas 2: 173–185.
- Bond M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. En: Tonni E.P. y Cione A.L. (eds), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. Rotterdam. 320 pp.
- Bond M., Cerdeño E., López G.M. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur. En: Alberdi M.T., Leone G., Tonni E.P. (eds), *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 Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. p: 259–275.
- Bond M.D., Perea D., Ubilla M., y Tauber A.A. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Protheroitheriidae (Litopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene.
- Bond M.D. y García M. 2002. Nuevos restos de un Toxodonte (Notoungulata) en el Mioceno de la Cordillera Occidental de Arica, Norte de Chile (Estratos del Cerro Chucal). *Revista Geológica de Chile*. 29 (1): 81-91. *Palaeovertebrata* 30: 37–50.
- Bond M.D., Madden R.H., y Carlini A.A. 2006. A new specimen of Toxodontidae (Notoungulata) from the Urumaco Formation (Upper Miocene) in northern Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4 (3): 285-291.

- Bond M., Kramarz A.G., Gelfo J.N., López G.M., Lorente M. y Reguero M., 2011. Critic analysis of the alleged characters used to link afrotherian mammals and South American native ungulates. XXIV Jornadas Argentinas de Mastozoología. Resúmenes: 33.
- Bonini R.A., Schmidt G.I., Reguero M.A., Cerdeño M.E., Candela A.M. y Solís N. 2017. First record of Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) from the late Miocene – early Pliocene of the southern central Andes, NW Argentina. *Journal of Paleontology* 91(3): 566–576.
- Bookstein F. L. 1986. Size and Shape spaces for landmark data in two dimensions: comment. *Statistical Science* 1: 181-222.
- Bookstein F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, New York.
- Bookstein F. L. 1993. A brief history of the morphometric synthesis. En Marcus L. F., Bello E. and García-Valdecasas A. (eds) *Contributions to morphometrics*, Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales 8, pp: 18–40.
- Bookstein F. L. 1996. Combining the Tools of Geometric Morphometrics. *Advances in Morphometrics*: 131–151. doi:10.1007/978-1-4757-9083-2_12
- Bordas A., 1941. Nuevos restos fósiles de la Formación Los Llanos (San Luis). *Physis* XIX: 23–27.
- Bown T.M., y Larriestra C.N. 1990: Sedimentary paleoenvironments and fossil platyrrhinae localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz Province, Argentina. *Journal of Human Evolution* 19: 87–119.
- Bown T.M., y Fleagle J.G. 1993. Systematics, biostratigraphy, and dental evolution of the Palaeothentidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America. *Journal of Paleontology* 67: 1–76.
- Brea M., Zucol A., Iglesias A., 2012. Fossil plant studies from late Early Miocene of the Santa Cruz Formation: paleoecology and paleoclimatology at the passive margin of Patagonia, Argentina. En: Vizcaíno S.F., Kay R.F., Bargo M.S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp: 104–128.

- Brea M., Zucol A., Bargo M.S., Fernicola J.C, y Vizcaíno S.F. 2017. First Miocene record of Akaniaceae in Patagonia (Argentina): a fossil wood from the early Miocene Santa Cruz formation and its palaeobiogeographical implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 183: 334–347.
- Brooks D.R., y McLennan D.A. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28(6): 757–767.
- Brown J.H., y West G.B. 2000. Scaling in biology. Oxford University Press, New York, 352 pp.
- Buckley M. 2015. Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American 'ungulates'. *Proceedings of the Royal Society B* 282(1806). doi: 10.1098/rspb.2014.2671.
- Burmeister G. 1879. Description physique de la Republique Argentine d' après des observations personnelles et étrangères. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 3.
- Burmeister G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles, denominados por A. Bravard y mencionados en su obra. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* (1883-91).
- Burmeister G. 1891. Adiciones al examen crítico de los Mamíferos fósiles Terciarios. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* (1885-1891), p: 375-484.
- Cabrera A., y Kraglievich L. 1931. Diagnósis previas de los ungulados fósiles del Arroyo Chasicó. *Notas Preliminares del Museo de la Plata* 1: 107–113.
- Camacho H.H. 1974. Bioestratigrafía de las formaciones marinas del Eoceno y Oligoceno de la Patagonia. *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Anales* 26: 39–57.
- Cardini A., y Elton S. 2009. Geographical and taxonomic influences on cranial variation in red colobus monkeys (Primates, Colobinae): introducing a new approach to 'morph' monkeys. *Global Ecology and Biogeography* 18(2): 248-263.
- Cardini A., y Polly P.D. 2013 Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature Communications*. 4: 2458. doi:10.1038/ncomms3458
- Cardini A., Jansson A.U., y Elton S. 2007. A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography* 34(10): 1663-1678.

- Cardini A., Diniz Filho J.A.F., Polly P.D., y Elton, S. 2010. Biogeographic analysis using geometric morphometrics: clines in skull size and shape in a widespread African arboreal monkey. En: *Morphometrics for nonmorphometricians*. Springer Berlin Heidelberg., pp: 191-217.
- Carrizo L.V., y Catalano, S.A. 2015. First phylogenetic analysis of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) combining morphological and molecular data. *Cladistics* 31(6): 593-620.
- Cartelle C. 1994. Tempo passado: mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais. Publicado para a Assessoria de Comunicação da Cia. Aços Especiais Itabira- Editora Palco. 131pp.
- Castellanos A. 1942. Los sedimentos prepampeanos del Valle del Nono (Sierra de Córdoba), Argentina. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología (Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional del Litoral)* 13: 49-62.
- Cassini G.H. 2011. Paleobiología de los Ungulados de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia, Argentina. Una aproximación morfométrica y morfofuncional al estudio del aparato masticatorio. Tesis doctoral no publicada. Universidad Nacional de La Plata.
- Cassini G.H. 2013. Skull geometric morphometrics and paleoecology of santacrucian (late early Miocene Patagonia) native ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). *Ameghiniana* 50: 193-216.
- Cassini G.H. y Vizcaíno S.F. 2012. An Approach to the Biomechanics of the Masticatory Apparatus of Early Miocene (Santacrucian Age) South American Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): Moment Arm Estimation Based on 3D Landmarks. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 9-25.
- Cassini G.H., Mendoza M., Vizcaíno S.F., y Bargo M.S. 2011. Inferring habitat and feeding behaviour of early Miocene notoungulates from Patagonia. *Lethaia* 44(2): 153-165. doi:10.1111/j.1502-3931.2010.00231.x
- Cassini G.H., Flores D.A., y Vizcaíno S.F. 2012a. Postnatal ontogenetic scaling of Nesodontine (Notoungulata, Toxodontidae) cranial morphology. *Acta Zoologica* 93: 249-59.
- Cassini G.H., Cerdeño E., Villafañe A.L., y Muñoz N.A. 2012b. Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata: Astrapotheria, Litopterna and Notoungulata. En: S.F. Vizcaíno, R. Kay, y M.S. Bargo (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude*

- Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge. 370 pp.
- Cassini G.H., Vizcaíno S.F., y Bargo M.S. 2012c. Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology* 287: 53–64.
- Cassini G.H., Hernández Del Pino S., Muñoz N.A., Acosta M.W.G., Fernández M., Bargo, M.S., y Vizcaíno S.F. 2017. Teeth complexity, hypsodonty and body mass in Santacrucian (Early Miocene) notoungulates (Mammalia). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106(4): 303-313.
- Caumul R., y Polly P.D. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* 59: 2460–2472.
- Catalano S.A., y Goloboff P.A. 2012. Simultaneously mapping and superimposing landmark configurations with parsimony as optimality criterion. *Systematic biology* 61(3): 392-400.
- Catalano S.A., y Goloboff P.A. 2018. A guide for the analysis of continuous and landmark characters in TNT (Tree Analysis using New Technologies). Reporte Técnico. doi:10.13140/RG.2.2.23797.27360.
- Catalano S. A., y Torres A. 2017. Phylogenetic inference based on landmark data in 41 empirical data sets. *Zoologica Scripta* 46(1): 1-11.
- Catalano S.A., Goloboff P.A., y Giannini N.P. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics*, 26(5): 539-549.
- Cerdeño E., y Vera B. 2015. A new Leontiniidae (Notoungulata) from the late Oligocene beds of Mendoza Province, Argentina. *Journal of Systematic Paleontology* 13: 943–962.
- Cerdeño E., y Vera B. 2017. New Anatomical Data on *Pyrotherium* (Pyrotheriidae) from the Late Oligocene of Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 54(3): 290–306. doi:10.5710/amgh.14.11.2016.3052

- Cerdeño E., Reguero M., y Vera B. 2010. Taxonomic Reinterpretation of a Notoungulata Typotheria from the Early Oligocene of Cañadón Blanco (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 47(3): 401–405. doi:10.5710/amgh.v47i3.2
- Cerqueira R., y Weber M.M. 2017. Geographic morphometric and environmental differentiation of the water opossum, genus *Chironectes* Illiger, 1811 (Didelphimorphia: Didelphidae). *Mammalia* 81(3): 275-287.
- Cifelli R.L. 1983. Eutherian tarsals from the Late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates* 2761: 1–31.
- Cifelli R.L. 1985. South American ungulate evolution and extinction. En: Stehli F.G., y Webb S.D. (eds), *The great American biotic interchange*. New York: Plenum Press, p: 249–266.
- Cifelli R.L. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. En: Szalay F.S., Novacek M.J., y McKenna M.C. (eds.), *Mammals Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag, New York and London. 601 pp.
- Cifelli R.L., y Guerrero J. 1997. Litopterns. En Kay R., Madden R.H., Cifelli R.L, y Flynn J.J. (eds), *Vertebrate paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*: 289–302. Washington and London: Smithsonian Institution Press.
- Cifeli R.L y Soria M.F. 1983. Systematics of the Adiantidae (Litopterna, Mammalia). *American Museum Novitates* 2771: 1–25.
- Cione A.L., Gasparini G.M., Soibelzon E., Soibelzon L.H., y Tonni, E.P. 2015. The Great American Biotic Interchange. *SpringerBriefs in Earth System Sciences*. doi:10.1007/978-94-017-9792-4
- Clark C.T., y Smith K.K. (1993). Cranial osteogenesis in *Monodelphis domestica* (Didelphidae) and *Macropus eugenii* (Macropodidae). *Journal of Morphology* 215(2): 119-149.
- Clouse R.M., de Bivort B.L., y Giribet G. 2010. A phylogenetic analysis for the South-east Asian mite harvestman family Stylocellidae (Opiliones: Cyphophthalmi)—a combined analysis using morphometric and molecular data. *Invertebrate Systematics* 23(6): 515-529.
- Clyde W.C., Wilf P., Iglesias A., Slingerland R.L., Barnum T., Bijl P.K., Bralower T.J., Brinkhuis H., Comer E.E., Huber B.T., Ibañez-Mejia M., Jicha B.R., Krause J.M., Schueth J.D., Singer B.S., Raigemborn M.S., Schmitz M.D., Sluijs A., Zamaloa M. del C. 2014. New age constraints for the

- Salamanca Formation and lower Río Chico Group in the western San Jorge Basin, Patagonia, Argentina: implications for K/Pg extinction recovery and land mammal age correlations. *Geological Society of America Bulletin* 126: 289–306
- Conroy G.C. y, Vannier M.W. 1984. Noninvasive three-dimensional computer imaging of matrix-filled fossil skulls by high-resolution compute tomography. *Science* 226 (4673): 456–458.
- Corbella H. 2002. El campo volcánico-tectónico de Pali Aike. En: Haller M.J. (ed.), Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio XV Congreso Geológico Argentino, vol. I-18, pp: 285–301.
- Croft D.A. 1999. Placentals: endemic South American ungulates. En: Singer R. (ed.), *The Encyclopedia of Paleontology*. Fitzroy-Dearborn, Chicago. 1550 pp.
- Croft D.A. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and distributions* 7(6): 271-287.
- Croft D.A. 2007. The middle Miocene (Laventan) Quebrada Honda fauna, Southern Bolivia and a description of its notoungulates. *Palaeontology* 50: 277–303.
- Croft D.A., Radic J.P., Zurita E., Charrier R., Flynn J.J., y Wyss A.R. 2003. A Miocene toxodontid (Mammalia: Notoungulata) from the sedimentary series of the Cura-Mallín Formation, Lonquimay, Chile. *Revista Geológica de Chile* 30: 285–298.
- Croft D.A., Flynn J.J., y Wyss A.R. 2004. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Fieldiana, Geology* 50: 1–52.
- Croft D.A., Anaya F., Auerbach D., Garziona C., y MacFadden B.J. 2009. New data on Miocene Neotropical provinciality from Cerdas, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution* 16: 175–198.
- Croft D. A. 2017. Horned Armadillos and Rafting Monkeys: The Fascinating Fossil Mammals of South America. Life of the Past. Indiana University Press, Bloomington, Indiana. 304 p.
- Cuitiño J.I., Pimentel M.M., Ventura Santos R., y Scasso R.A. 2012. High resolution isotopic ages for the “Patagoniense” transgression in southwest Patagonia: stratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 38: 110–122.
- Cuitiño J.I., Fernicola J.C., Kohn M.J., Trayler R., Naipauer M., Bargo M.S., Kay R.F., y Vizcaíno, S.F. 2016. U-Pb geochronology of the Santa Cruz Formation (early Miocene) at the Río Bote and

- Río Santa Cruz (southernmost Patagonia, Argentina): Implications for the correlation of fossil vertebrate localities. *Journal of South American Earth Sciences* 70: 198–210. doi:10.1016/j.jsames.2016.05.007
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- Deaner R.O., Isler K., Burkart J., van Schaik C. 2007. Overall Brain Size, and Not Encephalization Quotient, Best Predicts Cognitive Ability across Non-Human Primates. *Brain Behaviour and Evolution* 70: 115-124.
- Deraco M.V. y García-López D. 2016. A new Eocene Toxodontia (Mammalia, Notoungulata) from northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36: (1) e1037884 (11 pp.).
- Dryden I.L., y Mardia K.V. 1998. Statistical shape analysis. En: Felsenstein J. (ed), *Phylogenies and the comparative method*. *American Naturalist*, 125, 1–15.
- Eisenberg J.F. 1981. *The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptations and Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago. 610 pp.
- Ekdale E.G. 2013. Comparative anatomy of the bony labyrinth (inner ear) of placental mammals. *PLoS One* 8: e66624.
- Ekdale E.G. 2016. Form and function of the mammalian inner ear. *Journal of Anatomy* 228: 324–337.
- Elissamburu A. 2004. Morphometric and morphofunctional analysis of the appendicular skeleton of *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana* 41(3): 363-380.
- Ercoli M.D. y Prevosti F.J. 2011. Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Mammalia, Metatheria) de la edad Santacrucense (Mioceno temprano) a partir del tamaño del centroide de los elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas. *Ameghiniana* 48: 462–479.
- Evans H.E., y Lahunta A. de. 1972. *Diseción del Perro de Miller* (1era edición en Español). Mexico: Editorial Interamericana.
- Fernicola J. C., Vizcaíno S. F., y De Iuliis G. 2009. The fossil mammals collected by Charles Darwin in South America during his travels on board the HMS Beagle. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64(1): 147-159.
- Fernicola J.C., Cuitiño J.I., Vizcaíno S.F., Bargo M.S., Kay R.F. 2014. Fossil localities of the Santa Cruz formation (early Miocene, Patagonia, Argentina) prospected by Carlos Ameghino in 1887

- revisited and the location of the Notohippidian. *Journal of South American Earth Sciences* 52: 94–107.
- Fedorov A., Beichel R., Kalpathy-Cramer J., Finet J., Fillion-Robin J., Pujol S., Bauer C., Jennings D., Fennessy F., Sonka S., y otros 2012. 3D Slicer as an image computing platform for the Quantitative Imaging Network. *Magn. Reson. Imaging* 30: 1323–1341. PMID: 22770690.
- Fleagle J.G., Bown T.M., Swisher III C.C., y Buckley G.A. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. En: *Actas del VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, pp: 129–135.
- Fleagle J.G., Perkins M.E., Heizler M.T., Nash B., Bown T.M., Tauber A.A., Dozo M.T. y Tejedor M.F. 2012. En: Vizcaíno S.F., Kay R.F., Bargo M.S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp: 41–58.
- Flower W.H. 1873. On a newly discovered extinct ungulate mammal from Patagonia, *Homalodontotherium cunninghami*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 164: 173–182.
- Forasiepi A.M., Martinelli A.G., de la Fuente M., Dieguez S., y Bond M. 2011. Notes on the paleontology and stratigraphy of the Aisol Formation (Neogene, San Rafael, Mendoza Province): New evidences. En: Salfity J.A. y Marquillas R.A (eds.) *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, Salta: Instituto del Cenozoico, Universidad Nacional de Salta, p: 135–154.
- Forasiepi A.M., Cerdeño E., Bond M., Schmidt G.I., Naipauer M., Straehl F.R., Martinelli A.G., Garrido A.C., Schmitz M.D., y Crowley J.L. 2015. New toxodontid (Notoungulata) from the Early Miocene of Mendoza, Argentina. *Paläontologische Zeitschrift* 89: 635–643.
- Forasiepi A.M., MacPhee R.D.E., Hernández Del Pino S., Schmidt G.I., Amson E., Grohé C. 2016. Exceptional skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macraucheniiidae) from the late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 404, 76 p.

- Frailey C. D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 374: 1-46.
- Frank R. van 1957. A fossil collection from Northern Venezuela. I. Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata). *American Museum Novitates* 1580: 1-38.
- Furque G. 1973. Descripción geológica de la Hoja 58b, Lago Argentino, provincia de Santa Cruz. *Boletín del Servicio Nacional Geológico - Minero* 140: 1-51.
- Furque G., y Camacho H.H. 1972. El Cretácico Superior y terciario de la región austral del Lago Argentino (Provincia de Santa Cruz). En: 4º Jornadas Geológicas Argentinas, pp. 61-75 (Buenos Aires).
- Gabbert S.L. 2004. The basicranial and posterior craneal anatomy of the families of the Toxodontia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 285: 177-190.
- Galton F. 1889. Natural inheritance. doi:10.5962/bhl.title.32181
- Garrido A.C., Kramarz A., Forasiepi A.M., y Bond M. 2012. Estratigrafía, mamíferos fósiles y edad de las secuencias volcano-sedimentarias eoceno-miocenas de la sierra de Huantraico-sierra Negra y cerro Villegas (provincia del Neuquén, Argentina). *Andean Geology* 39: 482-510.
- Gelfo J.N., y Lorente M. 2012. The alleged astragalar remains of *Didolodus* Ameghino, 1897 (Mammalia, Panameriungulata) and a critic of isolated bone association models. *Bulletin of Geosciences* 87 (2): 249-259.
- Gelfo J.N., López G.M., y Bond M. 2008. A new Xenungulata (Mammalia) from the Paleocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 82: 329-335
- Gelfo J.N., Mors T., Lorente M., López G.M., y Reguero M.A. 2015. The oldest mammals from Antarctica, early Eocene of the La Meseta Formation, Seymour Island. *Palaeontology* 58: 101-110.
- Gervais H. y Ameghino F. 1880. Les mammifères fossiles de l'Amérique Méridionale. F. Savy e Igon Hermanos, Paris, Buenos Aires. 224 p.
- Ghosh D., Amenta N., y Kazhdan M. 2010. Closed-form Blending of Local Symmetries, Computer Graphics Forum. *Proceedings of the Symposium on Geometry Processing* 29: 1681-1688.

- Goloboff P. 2014. Extended implied weighting. *Cladistics* 30: 260–272.
- Goloboff P.A., Mattoni, C.I., y Quinteros A.S. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22(6): 589-601.
- Goloboff P., Farris S., y Nixon K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Goloboff P. A., y Catalano, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32(3): 221-238.
- González-José R., Escapa I., Neves W.A., Cúneo R. and Pucciarelli H.M. 2008. Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution. *Nature* 453: 775–778.
- González Ruiz L.R., y Scillato-Yané G.J. 2009. A new Stegotheriini (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) from the “Notohippidian” (early Miocene) of Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Abhandlungen*, 252(1): 81–90. doi:10.1127/0077-7749/2009/0252-0081
- Gunzt P., Mitteroecker P., Neubauer S., Weber G.W., y Bookstein F.L. 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution* 57: 48–62.
- Hatcher J.B. 1897. Cape Fairweather Beds, a new marine Tertiary horizon in southern Patagonia. *American Journal of Science*, s4-4(21): 246–248.
- Hernández Del Pino S., Cassini G.H., Cerdeño E., y Vizcaino S.F. 2014. New data on the neuroanatomy of *Adinotherium ovinum* (Notoungulata, Toxodontidae, Nesodontinae) from virtual cranial endocast. 4th International Paleontological Congress. Mendoza.
- Hernández Del Pino S., Seoane F.D., y Cerdeño E. 2017a. New postcranial remains of large toxodontian notoungulates from the late Oligocene of Mendoza, Argentina and their systematic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 62 (1): 195-210.
- Hernández Del Pino S., Fernández M., Cerdeño E. y Fernicola J.C. “Anatomy and Systematics of *Notohippus toxodontoides* Ameghino 1891 (Mammalia, Notoungulata) from the Miocene of Santa Cruz Province, Argentina”. *Journal of Verbrate Paleontology* (revisión pendiente).

- Hoffstetter R. 1970. *Colombitherium tolimense*, pyrothérien nouveau de la Formation Gualanday (Colombie). *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 56: 147–170.
- Hoffstetter R. 1986. High Andean Mammalian faunas during the Plio-Pleistocene. En: Vuilleumier F. y Monasterio N. (eds.); *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press: 218–245.
- Hood C.S. 2000. Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals. *Hystrix* 11: 77–90.
- 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.
- Hyrtl J. 1845. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Prague: Friedrich Ehrlich.
- ICZN. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. International Commission on Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature. <http://www.iczn.org/iczn/index.jsp>
- Imada T.S.N., Fernandes L.M.P.D.S., Centurion B.S., Oliveira-Santos C., Honório H.M., y Rubira-Bullen, I.R.F. 2014. Accessory mental foramina: prevalence, position and diameter assessed by cone-beam computed tomography and digital panoramic radiographs. *Clinical oral implants research* 25(2).
- Iturralde-Vinent M.A. 2006. Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. *International Geology Review* 48(9):791-827.
- Jerison H.J. 1973. Evolution of the brain and intelligence. New York, Academic Press.
- Jojić V., Porobić J., y Ćirović D. 2017. Cranial variability of the Serbian red fox. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology* 267: 41-48.
- Kazhdan M.M., Amenta N., Gu S., Wiley D.F., y Hamann, B. 2009. Symmetry Restoration by Stretching. In *Canadian Conference on Computational Geometry*, Vol. 9: 37-40.
- Kalender W. 2006. X-ray computed tomography. *Physics in Medicine and Biology* 51 (13): R29–R43.
- Kampen P.N. van. 1905. Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. *Morphologisches Jahrbuch* 34: 321–722, figs. 1–96.

- Kay R.F., Vizcaíno S.F., Bargo M.S., Perry J.M.G., Prevosti F.J., Fernicola J.C. 2008. Two new fossil vertebrate localities in the Santa Cruz Formation (late early Miocene, Argentina), ~51 degrees South latitude. *Journal of South American Earth Sciences* 25: 187–195.
- Kay R.F., Vizcaíno S.F., Bargo M.S., 2012. A review of the paleoenvironment and paleoecology of the Miocene Santa Cruz formation. En: Vizcaíno S.F., Kay R.F., Bargo M.S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, pp. 331-365 (Chapter 17).
- Ketcham R.A., y Carlson W.D. 2001 Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. *Computers & Geosciences* 27 (4): 381–400.
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353-357.
- Koenigswald W. von, Martin T., and Billet G. 2015. Enamel microstructure and mastication in *Pyrotherium romeroi* (Pyrotheria, Mammalia). *Paläontologische Zeitschrift* 89: 611–634.
- Koyabu D., Maier W., y Sánchez-Villagra M. R. 2012. Paleontological and developmental evidence resolve the homology and dual embryonic origin of a mammalian skull bone, the interparietal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(35): 14075-14080.
- Kraglievich L. 1928. Substitución del nombre genérico de dos mamíferos fósiles argentinos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 105 (I-IV): 43-46.
- Kraglievich L. 1930. La Formación Friaseana del Río Frías, etc., y su fauna de mamíferos. *Physis* 10: 127–166.
- 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. Imprenta " El Siglo ilustrado".
- Kramarz A.G., Garrido A., Forasiepi A.M., Bond M., y C. Tambussi. 2005. Estratigrafía y vertebrados (Aves y Mammalia) de la Formación Cerro Bandera, Mioceno Temprano de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 32: 273–291.

- Kramarz A.G., Bond M., y Forasiepi A.M. 2011. New remains of *Astraponotus* (Mammalia, Astrapotheria) and considerations on Astrapothere cranial evolution. *Paläontologische Zeitschrift* 85: 185–200.
- Kramarz A.G., Gelfo J., Bond M., López G.M., Lorente M. y Reguero M. 2011. Delayed dental eruption is not a common synapomorphy to link Afrotherian mammals and South American native ungulates. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 48 (4) suplemento: R 176.
- Kramarz A. y Bond M. 2014. Critical revision of the alleged delayed dental eruption in South American “ungulates”. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 79: 170–175.
- Kramarz A.G., Bond M., y Rougier G.W. 2017. Re-Description of the Auditory Region of the Putative Basal Astrapothere (Mammalia) *Eoastrapostylops riolorensis* Soria and Powell, 1981. Systematic and Phylogenetic Considerations. *Annals of Carnegie Museum* 84(2): 95–164. doi:10.2992/007.084.0204
- Krapovickas V. 2012. Ichnology of distal overbank deposits of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene): paleohydrologic and paleoclimatic significance. En: Vizcaíno S.F., Kay R.F., Bargo M.S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp: 91–103.
- Krapovickas V., Bargo M.S., Vizcaíno S.F., Raigemborn M.S., y Fernícola J.C., 2013.
- Huellas fósiles de mamíferos de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior; provincia de Santa Cruz): aspectos tafonómicos. In: XXVII Jornadas Argentina de Paleontología de Vertebrados, vol. 55.
- Kretzoi M. 1941. Ausländische Säugetierfossilien der Ungarischen Museen (1-4.). *Földtani közlöny* 71(4-6): 170-176.
- Lavergne A., Douzery E., Stichler T., Catzeflis F.M., y Springer M.S. 1996. Interordinal mammalian relationships: Evidence for paenungulate monophyly is provided by complete mitochondrial 12S rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 245–258.
- Liendo Lazarte M. 1943. Nota preliminar sobre un pequeño toxodonte del altiplano *Posnanskytherium desaguaderoi* gen. sp. nov.: La Paz, Museo Nacional de Tihuanacu, Sección Paleontología, 12 p.

- Loomis F.B. 1914. The Deseado Formation of Patagonia. Rumford, Concord. New Hampshire, 232 p.
- Loomis F.B. 1921. Origin of South American faunas. *Bulletin of the Geological Society of America* 32:187–196.
- López G.M., Vucetich M.G., Carlini A.A, Bond M., Pérez M.E., Ciancio M.R., Pérez D.J., Arnal M., y Olivares A.I. 2011. New Miocene mammal assemblages from Neogene Manantiales basin, Cordillera Frontal, San Juan, Argentina. En: Salfity, J.A. y R.A. Marquillas, (Eds.) *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*. SCS Publisher: 211-226. Salta.
- López G.M, Bond M., Gelfo J.N., Olivero E., Reguero M. 2016. Implicancias biocronológicas del registro de *Nesodon* y *Notohippus* (Panperissodactyla, Notoungulata) en el Mioceno de la Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina. 11° Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina, General Roca.
- Lorente M., Gelfo N.J., Bond M., López G.M., Kramarz A., y Reguero. 2011. The cotylar fossa is not a common synapomorphy to link Afrotherian Mammals and South American native Ungulates. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. San Juan.
- Lucas S.G. 1986. Pyrothere systematics and a revision and a Caribbean route for land-mammal dispersal during the Paleocene. *Revista Geológica de America Central* 5:1–35.
- Lucas S.G. 1993. Pantodonts, tillodonts, uintatheres and pyrotheres are not ungulates. En: Szalay F.S., Novacek M.J., McKenna M.C. (eds) *Mammal Phylogeny, Volume 2: Placentals*. Springer Verlag, New York, pp: 182–194.
- Lucas S.G., y Schoch R.M. 1989. Taxonomy and biochronology of Eomoropus and Grangeria, Eocene chalicotheres from the western United States and China. *The evolution of perissodactyls*: 422-437.
- Lundelius E.L., Bryant V.M., Mandel R., Thies K.J., y Thoms, A. 2013. The first occurrence of a toxodont (Mammalia, Notoungulata) in the United States. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 229–232.
- Lydekker R. 1893. A Study of the Extinct Ungulates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata, Paleontologia Argentina* 2: 1–91.
- Lydekker R. 1896. A Geographical History of Mammals. Cambridge University Press, Cambridge.

- MacFadden B. J. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research* 64: 113–124.
- MacIntyre G.T. 1972. The trisulcate petrosal pattern of mammals. En: Dobzhansky T., Hecht M.K., y Steere W.C. (eds), *Evolutionary Biology* 6: 275–303. New York: Appleton-Century-Crofts.
- MacLeod N., y Forey P. (eds.). 2002. Morphology, Shape and Phylogeny. *Systematics Association Special Volumes*. doi:10.1201/9780203165171
- MacPhee R.D.E. 1994. Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorcyteropus*: and a diagnosis of a new order of eutherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 220. 214 pp.
- MacPhee R.D.E. 2014. The serialis bone, interparietals, "X" elements, entotympanics, and the composition of the notoungulate caudal cranium. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 384: 1–69.
- Macrini T. E., Rowe T., y Archer M. 2006. Description of a cranial endocast from a fossil platypus, *Obdurodon dicksoni* (Monotremata, Ornithorhynchidae), and the relevance of endocranial characters to monotreme monophyly. *Journal of Morphology* 267(8): 1000-1015.
- Macrini T.E., Muizon C., Cifelli R.L., y Rowe T. 2007a. Digital cranial endocast of *Pucadelphys yinus*, a Paleocene metatherian. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 99–107.
- Macrini T.E., Rougier G.W., y Rowe T. 2007b. Description of a cranial endocast from the fossil mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiformes) and its relevance to the evolution of endocranial characters in therians. *Anatomical Record* 290: 875–892.
- Macrini T.E., Rowe T., y VyeBerg J.L. 2007c. Cranial endocasts from growth series of *Monodelphis domestica* (Didelphidae, Marsupialia): A study of individual and ontogenic variation. *Journal of Morphology* 268: 844–865.
- Macrini T.E., Flynn J.J., NI X., Croft D.A. y Wyss A.R. 2010. Comparative study of notoungulate (Placentalia, Mammalia) bony labyrinths and new phylogenetically informative inner ear characters. *Journal of Anatomy* 223: 442–461.

- Macrini T.E., Flynn J.J., Ni X., Croft D.A., y Wyss A.R. 2013. Comparative study of notoungulate (Placentalia, Mammalia) bony labyrinths and new phylogenetically informative inner ear characters. *Journal of Anatomy* 223: 442–461.
- Madden R. 1990. Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile. Tesis doctoral no publicada. Duke University, North Carolina, 406 pp.
- Madden, R. H. 1997. A new Toxodontid Notoungulate. En: Vertebrate paleontology in the Neotropics: En: Kay R., Madden R. H., Cifelli R. L., y Flynn J. J. (eds.), *The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres. 335–354.
- Madden R.H. 2015. Hypsodonty in mammals: evolution, geomorphology and the role of Earth surface processes. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mallison H., y Wings O. 2014. Photogrammetry in paleontology—a practical guide. *Journal of Paleontological Techniques*.
- Malumíán N. 1999. La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia Extraandina, 1. La sedimentación en la Patagonia Extraandina. En: Caminos J. (ed.), *Geología Argentina. Anales del Instituto de Geología y Recursos Minerales, vol. 29*, pp.:557–578.
- Malumíán N., y Náñez C. 2011 The Late Cretaceous-Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: Foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 269–288.
- Marcus L. F., Bello E. y García-Valdecasas A. 1993. Contributions to morphometrics Madrid: *Museo Nacional de Ciencias Naturales* 8.
- Marcus L. F., Corti M., Loy A., Naylor G.J.P., y Slice D.E. (eds) 1996. Advances in morphometrics, NATO ASI Series, New York: Plenum Press.
- Marelli C. A. 1953. Grandes especies de mamíferos australes llamados Notoungulados" *Gallardodon Inexcussus*": nuevo género y nueva especie de ungulado fósil de la Argentina. *Anales del Museo Nahuel Huapi Perito Francisco P. Moreno* 3(1).
- Marengo H. 2015. Neogene micropaleontology and stratigraphy of Argentina. The Chaco-Paranaense Basin and the Península de Valdés, Springer Briefs in Earth Systems Series, 218 pp.

- Marshall L.G., y Cifelli R.L. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19: 169–210.
- Marshall L.G., Hoffstetter R., y Pascual R.. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, mémoire extraordinaire*, p:1–93. Montpellier: Laboratoire de paléontologie des vertébrés de l'École pratique des hautes études.
- Marshall L.G., Drake R.E., Curtis G.H., Butler R., Flanagan K., y Naeser C. 1986. Geochronology of type Santacrucian (middle Tertiary) land mammal age, Patagonia, Argentina. *Journal of Geology* 94: 449–457.
- Martin G.M. 2005. Intraspecific variation in *Lestodelphys halli* (Marsupialia: Didelphimorphia). *Journal of Mammalogy* 86(4): 793-802.
- Martínez G., Dozo M.T., Gelfo J.N., y Marani H. 2016. Cranial Morphology of the Late Oligocene Patagonian Notohippid *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897 (Mammalia, Notoungulata) with emphases in basicranial and auditory region. *PLoS One*:11:e0156558. doi:10.1371/journal.pone.0156558.
- Matheos S.D., Raigemborn M.S., Vizcaíno S.F., Bargo M.S., y Vizcaíno J., 2008. Sedimentología de la transición marino-continental del Mioceno temprano en el Parque Nacional Monte León. XVII Congreso Geológico Argentino, Tomo II, Santa Cruz, Argentina, pp: 876–877.
- Matheos S.D., Raigemborn M.S., Gomez Peral L., y Tauber A.A., 2010. Paleoclimatic interpretation from clay minerals in the early-middle Miocene of Southeast Patagonia, Argentina. 18th International Sedimentological Congress, Proceedings, p: 247.
- Matheos S.D., y Raigemborn M.S. 2012. Sedimentology and paleoenvironments of the Santa Cruz formation. En: Vizcaíno S.F., Kay R.F., Bargo M.S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, pp.:59–82 (Chapter 4).
- McKenna M.C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia". En *Phylogeny of the primates*, Luckett, W.P. and Szalay, F.S. (eds.). Plenum Press, New York, pp. 21–46.

- McKenna M.C. y Bell S.K. 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York.
- McPherson F. J., y Chenoweth P. J. 2012. Mammalian sexual dimorphism. *Animal reproduction science* 131(3): 109-122.
- Mead A. J. 2000. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. *Paleobiology* 26(4): 689-706.
- Meloro C., y O'Higgins P. 2012. Ecological adaptations of mandibular form in fissiped Carnivora. *Journal of Mammalian Evolution* 18: 185–200.
- Meng J., y Fox R.C. 1995. Osseous inner ear structures and hearing in early marsupials and placentals. *Zoological Journal of the Linnean Society* 115: 47–71.
- Mercerat A. 1891. Notas sobre la paleontología de la República Argentina. II . Sinopsis de la familia de los Proxotodontidae conservados en el Museo de La Plata (Eoceno de Patagonia). *Revista del Museo de La Plata* 1: 381–444.
- Mercerat A. 1895a. Étude comparée sur des molaires de Toxodon et d'autres représentants de la meme famille. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 4: 207-215.
- Mercerat A. 1895b. Contributions a l'étude systématique des Toxodontia (Haplodontheridae, Toxodontidae et Xotodontidae). *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 4 (1): 257-306.
- Mercerat A. 1917. Los problemas de la evolución de los mamíferos fósiles y actuales de la República Argentina. *Estudios (Academia Literaria del Plata)* 13: 1-11.
- Mihlbachler M. C. 2011. A new Uintan horned brontothere from Wyoming and the evolution of canine size and sexual dimorphism in the Brontotheriidae (Perissodactyla: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(1): 202-214.
- Mihlbachler M.C., Lucas S.G., y Emry R.J. 2004. The holotype specimen of *Menodus giganteus*, and the “insoluble” problem of Chadronian brontothere taxonomy. *Paleogene Mammals. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 26: 129-135
- Milne N., y O'Higgins P. 2002. Inter-specific variation in *Macropus* crania: form, function and phylogeny. *Journal of Zoology* 256(4): 523-535.

- Miño Boilini A.R., Cerdeño E., y Bond M. 2006. Revisión del género *Toxodon* (Notungulata, Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Santa Fé, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 21 (2): 93-103.
- Mirande J.M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* 25: 574–613.
- Mirande J.M., Camargo Jerep F., y Vanegas-Ríos J.A. 2013. Phylogenetic relationships of the enigmatic *Carlasyanax aurocaudatus* (Eigenmann) with remarks on the phylogeny of the Stevardiinae (Teleostei: Characidae). *Neotropical Ichthyology* 11: 747–766.
- Mones A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliografía. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 82 Frankfurt: 1–625.
- Mones A. 1993. Breve nota sobre la familia Toxodontidae Owen, 1845 (Notungulata: Mammalia) y su clasificación. *Comunicaciones paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 24(2):61-64.
- Monteiro L. R., Bonato V., y dos Reis S. F. 2005. Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence of spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evolution & Development* 7: 429–439.
- Montes C., Cardona A., McFadden R., Morón S.E., y Silva C.A, Restrepo-Moreno S., Ramirez D.A., Hoyos N., Wilson J., Farris D., Bayona G. A., Jaramillo C. A., Valencia V., Bryan J., y Flores J. A. 2012. Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: Implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin* 124 (5–6):780–799.
- Moreno F. 1882. Patagonia, resto de un antiguo continente hoy submerjido. Conferencias de la Sociedad Científica Argentina, Julio de 1882, 37 pp.
- Moreno F. 1889. Breve reseña de los progresos del Museo de La Plata, durante el segundo semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata* 1889, p: 36-38.
- Motani R. 1997. New technique for retrodeforming tectonically deformed fossils, with an example for ichthyosaurian specimens. *Lethaia* 30: 221–228.

- Muizon C. y Cifelli R.L. 2000. The “condylarths” (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia): implications on the origin of the South American ungulates. *Geodiversitas* 22: 1–150.
- Muizon C., Billet G., Argot C., Ladevèze S., y Goussard F. 2015. *Alcidedorbignya inopinata*, a basal pantodont (Placentalia, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia: anatomy, phylogeny and palaeobiology. *Geodiversitas* 37(4): 397-634.
- Murray A. 1866. *The Geographic Distribution of Mammals*. Day and Son, Ltd. London. 420 pp.
- 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.
- Negus V. 1958. *The comparative anatomy and physiology of the nose and paranasal sinuses*. Livingstone: London.
- Nixon K.C. 2002. *WinClada ver. 1.00.08*. Published by the author, Ithaca, New York.
- O’Leary M.A., Bloch J.I., Flynn J.J., Gaudin T.J., Giallombardo A., Giannini N.P., Goldberg S.L., Kraatz B.K., Luo Z.X., Meng J., Ni X., Novacek M.J., Perini F.A., Randall Z.S., Rougier G.W., Sargis E.J., Silcox M.T., Simmons N.B., Spaulding M., Velazco P.M., Weksler M., Wible J.R., y Cirranello A.R. 2013. The placental mammal ancestor and the post–K-Pg radiation of placentals. *Science* 339: 662–667.
- Orbigny A.B. y Laurillard C.L. 1837. *Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la République Orientale del 'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou) exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833*. Paléontologie 3(4): 1-188 P. Bertrand-Ve. Lavrault, Paris, Strasbourg.
- Osborn H.F. 1910. *The Age of Mammals in Europe, Asia, and North America*. The Macmillan Co, New York.
- Owen R. 1837. A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea. *Geological Society of London, Proceedings* 2: 541–542.

- Owen, R. 1845. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England. R. and J.E. Taylor. London. 391 pp.
- Owen R. 1847. Notices of some fossil mammalia of South America. Reports of the British Association of Advancements in Science (Southampton) 16: 65–67.
- Owen R. 1853. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with remarks on the primary group (Toxodontia) of hoofed quadrupeds, to which that genus is referable. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 143: 291–310.
- Pascual R. 1954. Los toxodóntidos del “Colloncurese” descritos por Roth y su presencia en el Santacruciano. *Notas del Museo de la Plata* 17: 95–111.
- Pascual R., Ortega Hinojosa E.J., Gondar D., Tonni E., 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio Bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas* 6: 165-193.
- Pascual R., y Borrello A.V. (eds.). (1966). Paleontografía bonaerense. 4. Vertebrata. Comisión de Investigación Científica. 202. pp
- Pasquali R.C., Bond, M., y Tonni, E.P. 2011. La cambiante clasificación de *Toxodon* Owen 1837. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 68(3): 431-435.
- Patterson B. 1932. The auditory region of the Toxodontia. *Field Museum of Natural History Geological Series* 6: 1–27.
- Patterson B. 1934. Cranial characters of *Homalodotherium*. Field Museum of Natural History. *Geological series* 6(7). 11pp.
- Patterson B. 1936. The internal structure of the ear in some notoungulates. *Field Museum of Natural History Geological Series* 6: 199–227.
- Patterson B. 1937. Some notoungulates braincast. *Field Museum of Natural History, Geological Series* 6: 273-301.
- Patterson B. 1942. Two Tertiary mammals from Northern South America. *American Museum Novitates* 1173: 1–7.

- Patterson B. 1977. A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the early Tertiary of Northwestern Venezuela. *Fieldiana Geology* 33:397–421.
- Patterson B. y Pascual R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: Keast A., Erk F.C. y Glass B. (eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. University of New York State Press, Albany. 543 pp.
- Paula Couto C. 1944. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brasil, V. Notoungulata Nesodontinae (II), Toxodontinae and Haplodontiinae, and Litopterna, Pyrotheria and Astrapotheria (II). *Iheringia* 7: 5–43
- Paula Couto C. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil: Condylathra, Litopterna, Xenungulata, and Astrapotheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 99: 355–394.
- Paula Couto C. 1956. Mamíferos fósseis do Cenozóico da Amazonia. *Conselho Nacional de Pesquisas Boletim* 3: 1–121.
- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências. Río de Janeiro 590. pp.
- Paula Couto C. 1981. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil, IV. Notoungulata, Notohippidae and Toxodontidae, Nesodontinae. *Annales del 2do Congreso Latinoamericano de Paleontología (Porto Alegre) I*: 461–477 .
- Paula Couto C. 1982. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil, V. Nesodontinae (II), Toxodontinae and Haplodontiinae, and Litopterna, Pyrotheria and Astrapotheria (II). *Iheringia, Série Geologia* 1: 5–43.
- Pérez-Barbería F.J., Gordon I.J., y Pagel M. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56(6): 1276-1285.
- Perkins M.E., Fleagle J.G., Heizler M.T., Nash B., Bown T.M., Tauber A.A., y Dozo M.T. 2012. En: Vizcaíno S.F., Kay R.F., Bargo M.S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp: 23–40.

- Peroni G., Cagnolatti M., Pedrazzini M. 2002. Cuenca Austral: marco geológico y reserva histórica de la actividad petrolera. En: Schiuma M., Hinterwimmer G., Vergani G. (eds.), Rocas reservorio de las cuencas productivas de la Argentina. V Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos, pp: 11–26.
- Peterson O.A. 1914. A new titanotherium from the Uinta Eocene. *Annals of the Carnegie Museum* 9: 29–52.
- Plotnick R. y Baumiller T. 2000. Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. En Erwin D. H. y Wing S. L. (eds.). *Deep Time: Paleobiology's Perspective*. Supplement to Vol. 26(4) of *Paleobiology*, pp. 305–323
- Podgorny I. 2017. Manifest ambiguity: Intermediate forms, variation, and mammal paleontology in Argentina, 1830-1880. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2017.09.002>
- Pol D., y Norell M. A. 2006. Uncertainty in the age of fossils and the stratigraphic fit to phylogenies. *Systematic Biology* 55(3): 512-521.
- Polly P.D. 2003. Paleophylogeography: the tempo of geographic differentiation in marmots (*Marmota*). *Journal of Mammalogy* 84: 369–384.
- Prevosti F.J., Segura V., Cassini G.H., y Martin G.M. 2013. Revision of the systematic status of patagonian and pampean gray foxes (Canidae: *Lycalopex griseus* and *Lycalopex gymnocercus*) using 3D geometric morphometrics. *Mastozoología Neotropical* 20: 289–300.
- Radinsky L. 1981. Brain evolution in extinct South American ungulates. *Brain Behaviour and Evolution* 18: 169–187.
- Rahman I.A., y Smith, S.Y. 2014. Virtual paleontology: computer-aided analysis of fossil form and function. *Journal of Paleontology*, 88(4): 633-635.
- Raigemborn M.S., Krapovickas V., Matheos S.D., Vizcaíno S.F., Bargo M.S., y Zapata, L. 2012. Condiciones paleoambientales de facies edafizadas de la Formación Santa Cruz, Neógeno temprano de Patagonia Austral, Argentina. XIII. Reunión Argentina de Sedimentología, Actas, pp: 181–182.

- Raigemborn M.S., Matheos S.D., Krapovickas V., Vizcaíno S.F., Bargo M.S., Kay R.F., Fernicola, J.C., Zapata L., 2015. Paleoenvironmental reconstruction of the coastal Monte León and Santa Cruz formations (early Miocene) at Rincón del Buque, southern Patagonia: a revisited locality. *Journal of South American Earth Sciences* 60: 31–55.
- Ramadhan A., Messo E., y Hirsch, J.M. 2010. Anatomical variation of mental foramen. *Stomatologija* 12(3): 93-6.
- Reguero M.A., Marensi S.A., Santillana S.N. 2002. Antarctic Peninsula and South America (Patagonia) Paleogene terrestrial faunas and environments: biogeographic relationships. *Paleogeography, Paleoclimatology and Palaeoecology* 179 (3-4): 189–210.
- Reguero M.A., Gelfo J.N., López G.M., Bond M., Abello A., Santillana S.N., y Marensi S.A. 2014. Final Gondwana breakup: The Paleogene South American native ungulates and the demise of the South America–Antarctica land connection. *Global and Planetary Change* 123: 400–413. doi:10.1016/j.gloplacha.2014.07.016
- Repetto F. 1977. Un mamífero fósil nuevo en el Terciario del Ecuador (Azuay-Cañar). *Tecnológica, Escuela Politécnica del Litoral, Guayaquil* 1: 33–38.
- Reyment R. A. 1991. Multidimensional paleobiology, Oxford: Pergamon Press.
- Ribeiro A.M. y Bond M. 1999. Novos materiais de *Notohippus toxodontoides* Ameghino, 1891 (Notohippidae, Notoungulata) do "Piso Notohipidense", SW da província de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 36 (4) supl.: 19-20.
- Ribeiro A.M. y Bond M. 2000. New data about the Notoungulata (Leontiniidae and Notohippidae) from Tertiary of Acre State, Brazil. *Geociências* 5: 47–53.
- Richtsmeier J.T., Burke Deleon V., y Lele S. R. 2002. The promise of geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 119(S35): 63-91.
- Rincón A.D., Solórzano A., Macsotay O., McDonald H.G., y Núñez-Flores M. 2016. A new Miocene vertebrate assemblage from the Río Yuca Formation (Venezuela) and the northernmost record of typical Miocene mammals of high latitude (Patagonian) affinities in South America. *Geobios* 49(5), 395–405. doi:10.1016/j.geobios.2016.06.005

- Rohlf F.J., 1990. Rotational fit (Procrustes) methods. En: Rohlf F.J. y Bookstein F.L. (eds) *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, The University of Michigan Museum of Zoology Special Publication 2.
- Rohlf F.J. y Bookstein F.L. 1990 *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, Ann Arbor: The University of Michigan Museum of Zoology Special Publication 2.
- Ronquist F., y Sanmartín, I. 2011. Phylogenetic methods in historical biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 42: 441–464.
- Rose K. 2006. Archaic ungulates. En: Burke V. (ed.), *The beginning of the age of mammals*. The Johns Hopkins University press: 12. United States of America. p: 226-238.
- Rossetti D.F., Bezerra F.H.R., Dominguez J.M.L. 2013. Late oligocene-miocene transgressions along the equatorial and eastern margins of Brazil. *Earth-Science Reviews* 123: 87–112.
- Roth S. 1898. Catálogo de los mamíferos fosiles conservados en el Museo de La Plata. Grupo Ungulata. Orden Toxodontia. *Revista del Museo de La Plata* 8: 33-160.
- Roth S. 1899. Apuntes sobre la geología y paleontología de los territorios del río Negro y Neuquén. *Revista del Museo de La Plata* 9: 141–197.
- Roth S. 1901. Notas sobre algunos nuevos mamíferos fosiles. *Revista del Museo de La Plata* 10: 252-256.
- Roth S. 1903. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología* 5: 5–36.
- Roth S. 1908. Beitrag zur Gliederung der Sedimentablagerungen in Patagonien und der Pampasregion. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 26: 92-150.
- Roth S. 1927. La diferenciación del sistema dentario en los Ungulados, Notoungulados y Primates. *Revista del Museo de La Plata* 30: 195-251.
- Rovereto C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1–247.
- Roxo M.G. 1921. Note on a new species of *Toxodon*, Owen, *T. lopesi*. Empresa Brasil editor, Rio de Janeiro, 6 pp.
- Rowe T.B., Macrini T.E., y Luo Z.X. 2011. Fossil evidence on origin of the mammalian brain. *Science* 332 (2011): 955-957.

- Sacomani L., y Panza J.L. 2012. Hoja Geológica 5169-I y 5169-II, Puerto Coig y Puerto Santa Cruz. *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín* 393, 133.
- Saint-Andre P. A. 1993. *Hoffstetterius imperator* ng, n. sp. du Miocène supérieur de l'Altiplano bolivien et le statut des Dinotoxodontinés (Mammalia, Notoungulata). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 316(4): 539-545.
- Salas R., Sánchez J., y Chacaltana C. 2006. A new pre-Deseadan pyrothere (Mammalia) from Northern Peru and the wear facets of molariform teeth of Pyrotheria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 760–769.
- Salton J.A., y Szalay F.S. 2004. The Tarsal Complex of Afro-Malagasy Tenrecoidea: A Search for Phylogenetically Meaningful Characters. *Journal of Mammalian Evolution* 11(2): 73–104. doi:10.1023/b:jomm.0000041190.83655.1d
- Sawyer D. R., Kiely M. L., y Pyle M. A. 1998. The frequency of accessory mental foramina in four ethnic groups. *Archives of oral biology* 43(5): 417-420.
- Schaller O. 2007. *Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature*. 2da ed., Enke Verlag, Stuttgart, Alemania.
- 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.
- Schlager S. 2017. Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R. En: Zheng G., Li S. y Szekeley G. (eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis*, Academic Press, London, UK, pp: 217-256.
- Schmidt G.I. 2013. Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía. Tesis doctoral sin publicar. La Plata: Universidad Nacional de La Plata.
- Schmidt, G. I. 2015. Actualización sistemática y filogenia de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 18(3): 521-546.

- Schmidt G.I., y Ferrero B.S. 2014. Taxonomic reinterpretation of *Theosodon hystatus* Cabrera and Kraglievich, 1931 (Litopterna, Macraucheniidae) and phylogenetic relationships of the family. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 1231–1238.
- Scoch R., y Lucas S.G. 1985. The phylogeny and classification of Dinocerata (Mammalia, Eutheria). *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala* (11):31–58.
- Scott W.B. 1910. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Litopterna. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia*, Princeton University, Princeton, N. J. 156 pp.
- Scott W.B. 1912. Mammalia of the Santa Cruz beds: Parts II, Toxodonta of the Santa Cruz beds and III, Entelonychia of the Santa Cruz beds. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899*, Princeton University, Princeton, N.J. 127pp.
- Scott W.B. 1913. A History of Land Mammals in the Western Hemisphere. The Macmillan Co, New York.
- Scott W.B. 1937. The astrapotheres. *Proceedings of the American Philosophical Society* 77: 309–393.
- Scott W. B. 1945. The mammalia of the Duchesne River Oligocene. *Transactions of the American Philosophical Society* 34: 209–253.
- Segura V. 2015. A three-dimensional skull ontogeny in the bobcat (*Lynx rufus*) (Carnivora: Felidae): a comparison with other carnivores. *Canadian Journal of Zoology* 93: 225–237.
- Segura V., Prevosti F.J., y Cassini G.H. 2013. Cranial ontogeny in the *Puma* lineage, *Puma concolor*, *Herpailurus yagouaroundi*, and *Acinonyx jubatus* (Carnivora: Felidae): a three-dimensional geometric morphometric approach. *Zoological Journal of the Linnean Society* 169: 235–250.
- Segura V., Cassini G.H., y Prevosti F.J. 2017. Three-dimensional cranial ontogeny in pantherines (*Panthera leo*, *P. onca*, *P. pardus*, *P. tigris*; Carnivora:, Felidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 210–227.
- Seoane F.D., Roig Juñent, S., y Cerdeño E. 2017. Phylogeny and paleobiogeography of Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata). *Journal of Vertebrate Paleontology* 37(1): e1278547.
- Shockey B.J. y Anaya F. 2008. Postcranial osteology of mammals from Salla, Bolivia (Late Oligocene): form, function, and phylogenetic implications. *In*: E.J. Sargis y Dagosto M. (eds.),

- Mammalian Evolutionary Morphology: a tribute to Frederick S. Szalay*. Springer, AA Dordrecht, The Netherlands. 439 pp.
- Shockey B.J., Flynn J.J., Croft D.A., Gans P.B., y Wyss, A.R. 2012. New leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: comparative anatomy, character analysis, and phylogenetic hypotheses. *American Museum Novitates* 3737: 1–64.
- Shoshani J., y McKenna M.C. 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 572–584.
- Simpson G.G. 1933. Braincasts of two typotheres and a litoptern. *American Museum Novitates* 629: 1–18.
- Simpson G.G. 1934. A new notoungulate from the early Tertiary of Patagonia. *American Museum Novitates* 735: 1–3.
- Simpson G.G. 1935. Descriptions of the oldest known South American mammals, from the Rio Chico Formation. *American Museum Novitates* 93:1–25.
- Simpson G.G. 1936. Structure of a primitive Notoungulate cranium. *American Museum Novitates* 824: 1–31.
- Simpson G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–350.
- Simpson G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part I. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91. 232 pp.
- Simpson G. G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York. 247 pp.
- Simpson G.G. 1967. The beginning of the age of mammals in South America. Part II. Systematics: Notoungulata, concluded (Typotheria Hegetotheria, Toxodonta, Notoungulata incertae-sedis) Astrapotheria, Trigonostylopoidea Pyrotheria Xenungulata Mammalia incertae sedis. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 137:1–259.
- Simpson G.G. 1980. Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals, by George Gaylord Simpson. Yale University Press. *Oryx* 15(05): 226pp.

- Sinclair W.J. 1909. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Toxodonta Part I: Typotheria. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899*, Princeton University, Princeton, N. J. 111 pp.
- 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. 2001. Los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna): sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 1: 1–167.
- Spillmann F. 1949. Contribución a la paleontología del Perú; una mamifera fósil de la región del Río Ucayali. *Publicación del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Serie de comunicaciones Geológicas y Paleontológicas* 1(1): 1-40.
- Springer M. S., Amrine H. M., Burk A., Stanhope M. J., Waddell P., y Hasegawa, M. 1999. Additional Support for Afrotheria and Paenungulata, the Performance of Mitochondrial versus Nuclear Genes, and the Impact of Data Partitions with Heterogeneous Base Composition. *Systematic Biology* 48(1): 65–75. doi:10.1080/106351599260445
- Stehli F. G., Webb, S. D. (eds.). (1985). *The Great American Biotic Interchange. Topics in Geobiology*. doi:10.1007/978-1-4684-9181-4
- Subsol G., Gilles B., Cotin S., y Thackeray F. 2013. 3D retrodeformation of paleoanthropological fossils based on biomechanical simulation. *American Journal of Physical Anthropology Supplement* 48: 266–267.
- Sutton M.D. 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 1587–1593.
- Sutton M., Rahman, I., y Garwood, R (eds.). 2014. *Techniques for virtual palaeontology*. John Wiley & Sons. doi:10.1002/9781118591192
- Tallman M., Amenta N., Delson E., Frost S. R., Ghosh D., Klukkert Z.S., Morrow A., y Sawyer, G. J. 2014. Evaluation of a New Method of Fossil Retrodeformation by Algorithmic Symmetrization: Crania of Papionins (Primates, Cercopithecidae) as a Test Case. *PLoS ONE* 9(7): e100833. doi:10.1371/journal.pone.0100833

- Tate J.R. y, Cann C.E. 1982. High-resolution computed tomography for the comparative study of fossil and extant bone. *American Journal of Physical Anthropology* 58 (1): 67–73.
- Tauber A.A. 1994. Estratigrafía y vertebrados fósiles de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en la costa atlántica austral entre las rías del Coyle y Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz, República Argentina. Tesis doctoral sin publicar, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. 422pp.
- Tauber A.A. 1996. Los representantes del género *Protypotherium* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) del Mioceno Temprano del sudoeste de la Provincia de Santa Cruz, República Argentina. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Miscelánea: 3-29.
- Tauber A.A. 1997a. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34: 413-426.
- Tauber A.A. 1997b. Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34: 517–529.
- Tauber A.A. 1999. Los vertebrados de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior-medio) en el extremo sureste de la Patagonia y su significado paleoecológico. *Revista Española de Paleontología* 14: 173–182.
- Tejedor M.F., Tauber A.A., Rosenberger A.L., Swisher C.C., Palacios M.E. 2006. New primate genus from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 103: 5437-5441.
- Thompson D.W. 1917. On growth and form. Cambridge: Cambridge University Press.
- Toeplitz C. 1920. Bau und Entwicklung des Knorpelschädels vom *Didelphys-marsupialis*. *Zoologica*, Stuttgart, 70.
- Toledo N., Bargo M. S., Vizcaíno S. F., De Iuliis G., y Pujos F. 2017. Evolution of body size in anteaters and sloths (Xenarthra, Pilosa): phylogeny, metabolism, diet and substrate preferences. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106(04): 289–301. doi:10.1017/s1755691016000177
- Tonni E.P. 1990. Mamíferos del Holoceno en la Provincia de Buenos Aires. *Paulacoutiana* 4: 3–21.

- Tonni E.P. 2009. Los mamíferos del Cuaternario de la región pampeana de Buenos Aires, Argentina. En: Ribeiro A.M., Girardi Bauermann S.y Saldanha Scherer C. (Org.), Cuaternario do Rio Grande do Sul. Integrando Conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontología, pp. 207–216.
- Trouessart E.L. 1890. Nouvelles explorations des grites fossiliferes de la Patagonie australe. *Revue Scientifique* 46(16): 506-507.
- Trouessart E.L. 1899. Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium, Nova editio (Prima completa), Berolini, Friedländer & Sohn, v. 2, p: 665–1469.
- Uliana M.A., Biddle K.T., Phelps, D.W., y Gust D.A. 1985. Significado del vulcanismo y extensión mesojurasica en el extreme meridional de Sudamérica. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 40 (3-4): 231–253.
- Vera B. 2015. Phylogenetic revision of the South American notopithecines (Mammalia: Notoungulata). *Journal of Systematic Palaeontology* 14(6): 461–480. doi:10.1080/14772019.2015.1066454
- Vera B. 2017. Patagonian Eocene Archaeopithecidae Ameghino, 1897 (Notoungulata): systematic revision, phylogeny and biostratigraphy. *Journal of Paleontology* 91(06): 1272–1295. doi:10.1017/jpa.2017.53
- Villarroel C. 1977. Revalidación y redescrición de *Posnanskytherium desaguaderoi* Liendo, 1943, Toxodontidae (Notoungulata) del Plioceno sup. Botiviano. Boletín del Servicio Geológico de Bolivia Ser. 4(1): 21-32.
- Villarroel C. 1987. Características y afinidades de *Etayoa* n. gen., tipo de una nueva familia de xenungulata (Mammalia) del Paleoceno medio de Colombia. Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 19: 241–253.
- Vizcaíno S.F., Bargo M.S., Kay R.F., y Milne N. 2006. The armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) of the Santa Cruz Formation (early-middle Miocene): An approach to their paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 237: 255–269.
- Vizcaíno S.F., Bargo M.S., Kay R.F., Fariña R.A., Giacomo M.D., Perry J.M., Prevosti, F.J., Toledo N., Cassini G.H., y Fernicola J.C. 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz

- Formation (late-Early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 292: 507–519.
- Vizcaíno, S.F., Kay, R.F., Bargo, M.S., 2012a. Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press, Cambridge, p. 370.
- Vizcaíno S.F., Kay R.F., y Bargo M.S. 2012b. Background for a paleoecological study of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene) on the Atlantic Coast of Patagonia. En: Vizcaíno S.F., Kay R.F., y Bargo M.S. (eds.), Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-22.
- Vizcaíno S.F., Bargo M.S., Fernicola J.C. 2013. Expediciones paleontológicas durante los Siglos XIX y XX A la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior, Patagonia) y destino de los fósiles. En: 3er Congreso Argentino de Historia de la Geología, Actas, pp. 231-246.
- Vizcaíno S.F., Bargo M.S., Cassini G.H., y Toledo N. 2016. Forma y función en paleobiología de vertebrados. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. 268 pp.
- Vizcaíno S.F., De Iullis G., Brinkman P.D., Kay R., y Brinkman D.L. 2017. On an album of photographs recording fossils in the “Old Collections” of the Museo de La Plata and Ameghino’s private collection at the beginning of the XXth century. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 17(1): 14-23.
- Vucetich M.G. 1986: Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. En Simposio ‘Evolución de los Vertebrados Cenozoicos’, IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas 2: 157–165, Mendoza, 23–27 de Noviembre.
- Weckerly F. W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy* 79(1): 33-52.
- Welker F., Collins M.J., Thomas J.A., Wadsley M., Brace S., Cappellini E., Turvey S.T., Reguero M., Gelfo J.N., Kramarz A., Burger J., Thomas-Oates J., Ashford D.A., Ashton P.D., Rowsell K., Porter D.M., Kessler B., Fischer R., Baessmann C., Kaspar S., Olsen J.V., Kiley P., Elliott J.A.,

- Kelstrup C.D., Mullin V., Hofreiter M., Willerslev E., Hublin J.-J., Orlando L., Barnes I., y MacPhee R.D.E. 2015. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature*. doi:10.1038/nature14249.
- Westbury M., Baleka S., Barlow A., Hartmann S., Paijmans J.L.A., Kramarz A., Forasiepi A.M., Bond M., Gelfo J.N., Reguero M.A., López-Mendoza P., Taglioretti M., Scaglia F., Rinderknecht A., Jones W., Mena F., Billet G., de Muizon C., Aguilar J.L., MacPhee R.D.E, Hofreiter M. 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. *Nature communications* 8 (15951). doi: 10.1038/ncomms15951.
- Wible J.R. 1987. The eutherian stapedial artery: character analysis and implications for superordinal relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* 91(2): 107-135.
- Wible J.R. 1990. Late Cretaceous marsupial petrosal bones from North America and a cladistics analysis of the petrosal in therian mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10:183–205.
- Wible J.R. 2003. On the cranial osteology of the shorttailed opossum *Monodelphis brevicaudata* (Didelphidae, Marsupialia). *Annals of the Carnegie Museum* 72: 137–202.
- Wible J.R. 2008. On the cranial osteology of the Hispaniolan Solenodon, *Solenodon paradoxus* Bryt, 1893 (Mammalia, Lipotyphla, Solenodontidae). *Annals of the Carnegie Museum* 73: 117–196.
- Wible J.R. 2010. Petrosal anatomy of the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Annals of the Carnegie Museum* 79: 1–28.
- Wible J.R, y Gaudin T.J. 2004. On the cranial osteology of the yellow armadillo *Euphractus sexcinctus* (Dasypodidae, Xenarthra, Placentalia). *Annals of the Carnegie Museum* 73: 117–196.
- Willard B. 1966. The Harvey Bassler collection of Peruvian fossils. Lehigh University, Bethlehem, Pennsylvania. 255 pp.
- Woodburne M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17(4): 245–264. doi:10.1007/s10914-010-9144-8
- Woodburne M.O., Goin F.J., Bond M., Carlini A.A., Gelfo J.N., López G.M., Iglesias A., Zimicz A.N. 2014a. Paleogene land mammal faunas of South America; a response to global climatic changes and indigenous floral diversity. *Journal of Mammalian Evolution* 21: 1–73.

- Woodburne M.O., Goin F.J., Raigemborn M.S., Heizler M., Gelfo J.N., Oliveira E.V. 2014b. Revised timing of the South American early Paleogene land mammal ages. *Journal of South American Earth Sciences* 54: 109–119.
- Yu Y., Harris A.J., Blair C., y He X. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): A tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 87: 46-49.
- Zack S.P., Penkrot T.A., Bloch J.I., y Rose K.D. 2005. Affinities of 'hyposodontids' to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria. *Nature* 434: 497–501.
- Zapata L., Krapovickas V., Raigemborn M.S., y Matheos S., 2013. Presencia de icnofacies de *Glossifungites* en la base de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior-medio), sudeste de la provincia de Santa Cruz, Patagonia Austral. Simposio Latinoamericano de Icnología 73.
- Zapata L., Krapovickas V., Raigemborn M. S., y Matheos S. D. 2016. Bee cell trace fossils associations on paleosols from the Santa Cruz Formation: Palaeoenvironmental and palaeobiological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 459: 153–169.
- Zelditch M.L., Lundrigan B.L., y Garland T. 2004. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution & Development* 6(3): 194-206.
- Zetti J. 1972. Los mamíferos fósiles de edad Huayqueriense (Plioceno medio) de la región pampeana. Tesis doctoral, Universidad de la Plata, Argentina. 86. pp.
- Zittel K.A. 1893. Handbuch der Palaeontologie. IV. Band: Vertebrata (Mammalia). Druck und Verlag von R. Oldenbourg, Munchen und Leipzig. 590 pp.
- Zollikofer C.P., y Ponce de León M.S. 2005. Virtual reconstruction: a primer in computer-assisted paleontology and biomedicine. Hoboken: Wiley-Interscience.
- Zurita A.E., y Lutz, A.I. 2002. La fauna pleistocena de la Formación Toropí en la provincia de Corrientes (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 9(1): 47-56.

Apéndice I: Lista de materiales consultados

En el siguiente apartado se listan todos los materiales consultados para la realización de esta Tesis doctoral. Por razones de espacio solo se listara el número de colección del material y a que porción del esqueleto corresponde.

American Museum of Natural History

—*Adinotherium ovinun*

AMNH 9141: mandíbula y elementos postcraneales; AMNH 9155: fragmento de mandíbula sin preparar; AMNH 9160: cráneo y elementos postcraneales; AMNH 9171: cráneo; AMNH 9174: fragmentos de mandíbula; AMNH 9184: elementos postcraneales; AMNH 9229: cráneo y elementos postcraneales; AMNH 9275: elementos postcraneales; AMNH 9276: cráneo; AMNH 9295: cráneo sin preparar; AMNH 9489: cráneo; AMNH 9490: fragmento anterior de cráneo; AMNH 9497: cráneo; AMNH 9517: mandíbula; AMNH 9522: fémur; AMNH 9532: cráneo casi completo y fragmento de mandíbula; AMNH 9571: cráneo; AMNH 14508: molde porción anterior del cráneo; AMNH 55969: molde endocraneano; AMNH 116944: un premolar.

—*Homalodotherium cunninghami*

AMNH 55967: molde endocraneano.

—*Mesenodon juruaensis*

AMNH 55798: un molar.

—*Mixotoxodon* sp.

AMNH 116948: M2; AMNH 116949: I3; AMNH 116950: un molar.

—*Mixotoxodon acrensis*

AMNH 55790: un molar.

—*Mixotoxodon larensis*

AMNH 48851: fragmento de mandíbula izquierda; AMNH 48852: fragmento de mandíbula derecha; AMNH 48856: I3 izquierdo; AMNH 48857: fragmentos de dientes; AMNH 48859: incisivo izquierdo; AMNH 48861: premolar izquierdo; AMNH 48862: diente; AMNH 48863: dos dientes; AMNH 55733: fragmento de diente; AMNH 55777: molar inferior; AMNH 55778: molar inferior izquierdo; AMNH 55782: un premolar.

—*Neotoxodon pascuali*

AMNH 55796: fragmento de maxilar con un molar.

—*Nesodon* sp.

AMNH 55735: fragmentos de incisivos; AMNH 55804: molar superior; AMNH 55805: fragmento posterior de cráneo.

—*Nesodon imbricatus*

AMNH 9128: cráneo y mandíbula bastante completos; AMNH 9147: fragmentos de cráneo y mandíbula; AMNH 9168: fragmento anterior de cráneo y mandíbula; AMNH 9190: tibia y fibula y otros fragmentos de hueso; AMNH 9191: radio y ulna; AMNH 9192: fragmento de cráneo y mandíbula completa, varios elementos postcraneales; AMNH 9193: húmero; AMNH 9232: elementos postcraneales; AMNH 9235: cráneo muy fragmentario; AMNH 9243: varios fragmentos de cráneo; AMNH 9288: dos fragmentos de cráneo; AMNH 9292: cráneo bastante completo; AMNH 9294: elementos postcraneales; AMNH 9493: fragmento anterior de cráneo y algunos fragmentos de mandíbula; AMNH 9510: mandíbula; AMNH 9513: tibia; AMNH 9552: mandíbula; AMNH 9553: elementos postcraneales; AMNH 9554: mandíbula; AMNH 116947: sínfisis mandibular; AMNH 14949: moldes tibia y fibula; AMNH 14950: molde de cráneo y elementos postcraneales; AMNH 19494: molde maxilar derecho; AMNH 55734: fragmento de sínfisis; AMNH 55735: fragmentos de incisivos; AMNH 55804: molar superior; AMNH 55805: región occipital; AMNH 55971: molde endocraneano.

—*Proadinotherium* sp.

AMNH 29621: dos molares superiores y uno inferior; AMNH 29722: fragmento anterior de cráneo; AMNH 29766: molar superior; AMNH 116433: maxilar con tres dientes, un molar superior suelto y dos molares inferiores; AMNH 116436: fragmento de mandíbula y un molar superior; AMNH 116439: dientes varios y un fragmento de mandíbula.

—*Proadinotherium muensteri*

AMNH 15916: molares inferiores y superiores; AMNH 29722: extremo anterior del cráneo; AMNH 29751: dos premolares; AMNH 116945: M2 superior izquierdo; AMNH 116946: M3 superior izquierdo; AMNH 55970: molde endocraneano.

—*Toxodon* sp.

AMNH 11172: dientes y elementos postcraneales; AMNH 11173: húmero distal; AMNH 11176: radio; AMNH 11177: radio; AMNH 11178: escápula y costillas; AMNH 11179: dientes; AMNH 11180: húmero; AMNH 11181: radio; AMNH 11182: radio; AMNH 11183: ulna; AMNH 11184: fémur; AMNH 11186: mandíbula; AMNH 11187: elementos postcraneales; AMNH 11188: escapula; AMNH 11189: calcáneo.

—*Toxodon platensis*

AMNH 11169: cráneo y mandíbula; AMNH 11170: mandíbula, AMNH 11171: mandíbula; AMNH 32769: fragmento de mandíbula; AMNH 45877: molde de fragmento posterior del cráneo; AMNH 55736: fragmento de I1 derecho; AMNH 55783: M2 derecho; AMNH 55784: M2 izquierdo; AMNH 55785: P3 izquierdo; AMNH 55786: fragmento de M3 derecho; AMNH 55787: fragmento de I2 derecho; AMNH 55799: M1 derecho; AMNH 55800: I1 izquierdo; AMNH 107864: fragmento de mandíbula izquierda; AMNH 107865: maxilar izquierdo.

Field Museum of Natural History

—*Adinotherium* sp.

FMNH 12066: fragmento de mandíbula; FMNH 13098: cráneo; FMNH 13104: fragmento de mandíbula; FMNH 13231: cráneo; FMNH 13245: fragmento de mandíbula.

—*Adinotherium ovinun*

FMNH 13104: cráneo; FMNH 13107: cráneo; FMNH 13108: cráneo; FMNH 13110: cráneo; FMNH 13113: cráneo; FMNH 13231: cráneo.

—*Nesodon* sp.

FMNH 13114: cráneo; FMNH 13230: fragmento de mandíbula; FMNH 13241: cráneo; FMNH 13901: cráneo.

—*Nesodon imbricatus*

FMNH 13074: cráneo; FMNH 13079: cráneo; FMNH 13081: cráneo; FMNH 13084: fragmento de mandibular; FMNH 13090: cráneo; FMNH 13105: cráneo; FMNH 13114: cráneo; FMNH 13228: cráneo; FMNH 13241: cráneo; FMNH 13901: cráneo; FMNH PM 39739: cráneo.

—*Proadinotherium muensteri*

FMNH 13590: cráneo.

Museo Argentino de Ciencias Naturales

—*Adinotherium ovinun*

MACN A 407: porción anterior del cráneo; MACN A 865: maxilar; MACN A 889 a 891: fragmentos de mandíbula y maxilar; MACN A 923: cráneo; MACN A 925: fragmento de cráneo; MACN A 926: cráneo; MACN A 929: fragmento de cráneo; MACN A 937: fragmento de maxilar izquierdo; MACN A 938: fragmento de maxilar izquierdo; MACN A 946: mandíbula y elementos postcraneales; MACN A 1016 a 1020: cinco calcáneos; MACN A 1021 a 1027: siete astrágalos; MACN A 1116: fragmento de maxilar; MACN A 1117: fragmento de mandíbula; MACN A 1632: mandíbula; MACN A 1666: fragmentos de mandíbula; MACN A 1692: fragmento de mandíbula; MACN A 1693: fragmento de mandíbula; MACN A 1709: mandíbula; MACN A 5126: fragmento de mandíbula y maxilar; MACN A 5191: fragmento de mandíbula; MACN A 5346: cráneo; MACN A 5352: cráneo; MACN A 5353: mandíbula; MACN A 5354: cráneo; MACN A 5355: fragmento de cráneo; MACN A 5358: fragmento de paladar y un incisivo; MACN A 5359: fragmento anterior de cráneo; MACN A 5360: cráneo; MACN A 5363: dos fragmentos de mandíbula; MACN A 5366: fragmento de mandíbula; MACN A 5390 a 5398: dentición decidua; MACN 5956: dos fragmentos de mandíbula; MACN A 8515 a 8518: cuatro calcáneos; MACN A 8519 a 8523: cinco astrágalos; MACN A 8524: mandíbula; MACN A 8546: axis; MACN A 8547: calcáneo; MACN A 8548 a 8551: cuatro metacarpales; MACN A 8552: un metatarsal; MACN A 8554 a 8556: 3 metacarpales; MACN A 8557 a 8560: 4 metatarsales; MACN A 8561 a 8564: cuatro metacarpales; MACN A 8565 a 8570: seis metatarsales; MACN A 10377: dos fragmentos de molar inferior; MACN A 10528: cráneo; MACN A 10993: tres fragmentos de mandíbula; MACN A 11063: fragmento

de mandíbula; **MACN A 11163**: fragmento de mandíbula; **MACN A 11527**: cráneo; **MACN A 11609**: un molar; **MACN A 11612**: varios restos de molares; **MACN A 11689**: cráneo; **MACN A 11692**: paladar; **MACN PV 7076**: cráneo y mandíbula;

—*Homalodotherium segoviae*

MACN A 3129: fragmento de maxilar; **MACN A 3130**: fragmento de maxilar; **MACN A 3131**: fragmento de maxilar; **MACN A 3203**: fragmento de maxilar; **MACN A 8608**: cráneo y mandíbula.

—*Leontinia gaudryi*

MACN A 52-573: cráneo.

—*Neoadinotherium triangulatum*

MACN A 12592: sínfisis.

—*Nesodon imbricatus*

MACN A 772: cráneo; **MACN A 773**: fragmento de mandíbula; **MACN A 774**: cráneo; **MACN A 775**: mandíbula; **MACN A 776**: cráneo; **MACN A 798 y 799**: calcáneo y astrágalo de un mismo individuo; **MACN A 800**: axis; **MACN A 859**: porción anterior de un cráneo; **MACN A 860 a 862**: fragmentos de mandíbula correspondientes al mismo individuo; **MACN A 863 y 864**: fragmentos de mandíbula; **MACN A 887**: fragmento de mandíbula; **MACN A 888**: fragmento de mandíbula; **MACN A 922**: fragmento anterior de mandíbula; **MACN A 954 a 957**: cuatro metatarsianos; **MACN A 958**: elementos postcraneales; **MACN A 961 a 965**: astrágalos (más de cinco); **MACN A 970 a 973**: cuatro calcáneos; **MACN A 996 a 1000**: elementos postcraneales; **MACN A 1001 a 1004**: cuatro calcáneos; **MACN A 1013 a 1015**: tres metapodiales; **MACN A 1381**: molde fragmento de maxilar; **MACN A 1695?**: fragmento de paladar; **MACN A 5145**: mandíbula; **MACN A 5150**: fragmento de maxilar; **MACN A 5151**: fragmento de mandíbula; **MACN A 5285 y 5286**: dentición decidua; **MACN A 5305**: fragmento posterior de cráneo; **MACN A 5306**, porción anterior del cráneo y mandíbula; **MACN A 5310**: mandíbula; **MACN A 5311**: varios fragmentos de un paladar; **MACN A 5312**: mandíbula; **MACN A 5315**: fragmento de mandíbula; **MACN A 5316**: fragmento de mandíbula izquierda; **MACN A 5336**: fragmento de cráneo; **MACN A 5345**: mandíbula; **MACN A 8513 a 8514**: elementos postcraneales; **MACN A 10992**: fragmento de mandíbula; **MACN A 11022**: cráneo; **MACN A 11023**: sínfisis; **MACN A 11303**: dientes aislados; **MACN A 11644**: sínfisis; **MACN A 11692**: varios fragmentos de cráneo; **MACN A 11694**: fragmento de mandíbula; **MACN A 11698**: fragmento anterior de cráneo; **MACN A 11715**: fragmento de cráneo; **MACN A 11733**: fragmento de mandíbula; **MACN A 11749**: mandíbula; **MACN-SC 3841**: cráneo; **MACN PV 15163**: mandíbula.

—*Proadinotherium* sp.

MACN PV 17497: tres molares.

—*Proadinotherium leptognathum*

MACN A 52-2: incisivo inferior izquierdo; **MACN A 52-308**: fragmento de I2 derecho; **MACN A 52-309**: fragmento de mandíbula derecha; **MACN A 52-311**: fragmento de mandíbula derecha; **MACN A 52-314**: dos fragmentos de mandíbula; **MACN A 52-315**: m2 derecho; **MACN A 52-316**: fragmento de m2; **MACN A 52-317**: I1 derecho; **MACN A 52-**

318: astrágalo derecho; **MACN A 52-320:** molar superior; **MACN A 52-321:** dientes superiores aislados; **MACN A 52-322:** un molar superior; **MACN A 635 a 637:** dientes aislados; **MACN A 52-638:** fragmento de mandíbula; **MACN A 52-639:** fragmento de i3 izquierdo; **MACN A 52-640:** un incisivo; **MACN A 52-641:** elementos postcraneales.

—*Proadinotherium muensteri*

MACN A 52-24: astrágalo derecho; **MACN A 52-301:** fragmento de mandíbula; **MACN A 52-302:** fragmento de cráneo; **MACN A 52-303:** dientes aislados; **MACN A 52-306:** fragmento de mandíbula; **MACN A 52-307:** dientes aislados; **MACN A 52-312:** fragmento de maxilar; **MACN A 52-313:** un molar superior y un molar inferior; **MACN A 52-632:** fragmento de cráneo; **MACN A 52-642:** dientes aislados; **MACN A 52-643:** fragmento de I2; **MACN A 52-645:** P3 derecho; **MACN A 52-646:** I2; **MACN A 52-647:** dientes; **MACN A 52-648:** fragmento de mandíbula; **MACN A 52-649:** fragmento de mandíbula; **MACN A 52-650:** I1 derecho; **MACN PV-17576:** calcáneo.

—*Toxodon sp.*

MACN A 5712: dientes y elementos postcraneales; **MACN PV 11077:** mandíbula; **MACN PV 12020:** paladar con molares; **MACN PV 12107:** fragmento de mandíbula; **MACN PV 12151:** fragmento de mandíbula; **MACN PV 12351:** fragmento mandíbula; **MACN PV 12656:** elementos postcraneales; **MACN PV 14236:** mandíbula; **MACN PV 14954:** sínfisis; **MACN PV 15000:** fragmento de mandíbula; **MACN PV 15021:** fémur distal; **MACN PV 16615:** cráneo; **MACN PV 16616:** mandíbula.

—*Toxodon platensis*

MACN A 8598: cráneo; **MACN A 16615:** cráneo.

—*Trigodon gaudryi*

MACN PV 3968: molar; **MACN PV 4625:** molar inferior; **MACN PV 7977:** fragmento de maxilar; **MACN PV 15344:** cráneo y mandíbula.

—*Xotodon sp.*

MACN PV 7440: fragmento de molar; **MACN PV 7571:** elementos postcraneales.

—*Xotodon cristatus*

MACN PV 7052: cráneo; **MACN PV 8093:** cráneo; **MACN PV 8207:** molar; **MACN PV 8208:** fragmento de mandíbula; **MACN PV 8304:** fragmentos de dientes; **MACN PV 8419:** fragmento de mandíbula; **MACN PV 8448:** fragmento de maxilar.

—*Xotodon major*

MACN A 7708: cráneo; **MACN PV 8578:** cráneo y mandíbula.

Museo de Historia Natural de San Rafael

—*Nesodon taweretus*

MHNSR-PV 1004: cráneo.

Museo de La Plata

—*Adinotherium ovinun*

MLP 12-2: cráneo; MLP 12-5: cráneo; MLP 12-31: cráneo; MLP 12-32, cráneo; MLP 12-35: paladar; MLP 12-36: paladar; MLP 12-46: fragmento de maxilar; MLP 12-55: fragmento de paladar; MLP 12-60: fragmento de maxilar; MLP 12-62: fragmento de paladar; MLP 12-71: fragmento de paladar; MLP 12-147: fragmento de paladar; MLP 12-259: mandíbula; MLP 12-280: fragmento de mandíbula; MLP 12-983: mandíbula; MLP 12-985: mandíbula, MLP 12-2829: fragmento de cráneo; MLP 55-XII-12-5: fragmento de paladar; MLP 55-XII-13-5: fragmento de maxilar; MLP 55-XII-13-6: paladar; MLP 55-XII-13-29: fragmento de mandíbula; MLP 55-XII-13-41: paladar; MLP 61-IV-13-1: fragmento de mandíbula; MLP 67-XI-31-1 a 9: nueve astrágalos; MLP 67-XII-1-1 a 23: veintitrés calcáneos; MLP 67-XII-8-1 y 2: dos astrágalos; MLP 67-XII-21-1: fragmento de mandíbula; MLP 68-VI-25-1 a 9: fragmentos craneales; MLP 68-VI-25-76 a 80: seis metatarsianos; MLP 68-VI-25-81 a 87: siete metacarpales; MLP 68-VI-25-472: fragmento anterior de cráneo; MLP 68-VI-25-509: paladar; MLP 84-III-9-10: cráneo.

—*Hemixotodon chasicoensis*

MLP 12-2179: fragmento de paladar.

—*Hyperoxotodon speciosus*

MLP 12-59: fragmento de maxilar.

—*Nesodon imbricatus*

MLP 12-1: cráneo; MLP 12-3: cráneo y mandíbula; MLP 12-4: cráneo; MLP 12-7: fragmento de maxilar; MLP 12-8: fragmento anterior de cráneo; MLP 12-10: fragmento anterior de cráneo; MLP 12-15: cráneo y mandíbula; MLP 12-19: fragmento de cráneo y mandíbula; MLP 12-22: fragmento de cráneo; MLP 12-23: fragmento anterior de cráneo; MLP 12-25, fragmento anterior de cráneo; MLP 12-26: fragmento anterior de cráneo; MLP 12-28: porción anterior del cráneo; MLP 12-29: fragmento anterior de cráneo; MLP 12-30: paladar; MLP 12-39: paladar; MLP 12-40: fragmento de paladar; MLP 12-41: fragmento de paladar; MLP 12-42: fragmento de maxilar; MLP 12-43: fragmento de maxilar; MLP 12-44: fragmento de maxilar; MLP 12-50: fragmento de maxilar; MLP 12-58: fragmento de maxilar; MLP 12-65: fragmento de maxilar; MLP 12-68: fragmento de maxilar; MLP 12-76: fragmento de mandíbula; MLP 12-86: fragmento de mandíbula; MLP 12-90: elementos postcraneales; MLP 12-92: elementos postcraneales; MLP 12-157: fragmento de mandíbula; MLP 12-160: fragmento de mandíbula; MLP 12-221: fragmento de mandíbula; MLP 12-222: fragmento de mandíbula; MLP 12-227: fragmento de mandíbula; MLP 12-230: fragmento de mandíbula; MLP 12-235: fragmento de mandíbula; MLP 12-247: mandíbula; MLP 12-250: mandíbula; MLP 12-262: fragmento de mandíbula; MLP 12-263: mandíbula; MLP 12-264: fragmento de mandíbula; MLP 12-265: fragmento de mandíbula; MLP 12-271: fragmento de mandíbula; MLP 12-275: fragmento de mandíbula ; MLP 12-276: fragmento de mandíbula; MLP 12-277: fragmento de mandíbula; MLP 12-847: fragmento de mandíbula; MLP 12-913: fragmento de mandíbula; MLP 12-914: fragmento de mandíbula; MLP 12-918: fragmento de mandíbula; MLP 12-919: fragmento de mandíbula; MLP 12-925: P4; MLP 12-940: fragmento de mandíbula; MLP 12-957: fragmento

de mandíbula; **MLP 12-961**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-962**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-969**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-978**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-981**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-982**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-1028**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-1030**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-1039**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-1050**: fragmento de mandíbula; **MLP 12-1054**: fragmento de mandíbula; **MLP 55-XII-13-16**: ocho cuboides; **MLP 55-XII-13-17**: seis naviculares; **MLP 55-XII-13-18**: siete cuneiformes; **MLP 55-XII-13-19**: cinco escafoides; **MLP 55-XII-13-20**: once unciformes; **MLP 55-XII-13-21**: catorce lunares; **MLP 55-XII-13-22**: doce magnos; **MLP 55-XII-13-23**: seis pisciformes; **MLP 55-XII-13-190**: cráneo; **MLP 67-X-16-1**: un escafoides; **MLP 68-VI-25-499**: fémur derecho; **MLP 68-VI-25-500**: radio; **MLP 68-VI-25-502**: tibia y fibula.

—*Ocnerotherium intermedium*

MLP 52-IX-17-1: fragmento de maxilar derecho.

—*Palyeidodon obtusum*

MLP 12-3171: cráneo; **MLP 46-VIII-21-10**: fragmento de maxilar.

—*Paratrigodon euguii*

MLP 12-1664: fragmento de cráneo.

—*Pisanodon nazari*

MLP 12-1667: fragmento de cráneo y mandíbula; **MLP 57-X-10-123**: fragmento de mandíbula; **MLP 76-VI-12-133**: cráneo.

—*Thomashuxleya externa*

MLP 69-III-24-248: cráneo.

—*Toxodon* sp.

MLP 11-1144: fragmento de mandíbula; **MLP 12-1160**: cráneo; **MLP 12-1162**: mandíbula; **MLP 12-1174**: cráneo; **MLP 12-1175**: mandíbula.

—*Toxodon burmeisteri*

MLP 12-1147: mandíbula.

—*Trigodon gaudryi*

MLP 12-1670: mandíbula.

—*Xotodon* sp.

MLP 29-X-10-55: fragmento de mandíbula; **MLP 38-X-13-2**: fragmento de paladar.

—*Xotodon cristatus*

MLP 12-1672: cráneo, mandíbula y elementos postcraneales.

—*Xotodon doellojuradoi*

MLP 52-X-6-21: fragmento de mandíbula.

—*Xotodon foricurvatus*

MLP 56-II-27-1: mandíbula; **MLP M-200:** molde de molar inferior.

Museo Provincial Padre Jesús Molina

—*Adinotherium ovinum*

MPM-PV 3396: cráneo y mandíbula; **MPM-PV 3475:** fragmento de cráneo; **MPM-PV 3476:** cráneo; **MPM-PV 3532:** cráneo; **MPM-PV 3535:** cráneo, **MPM-PV 3541:** cráneo; **MPM-PV 3542:** fragmento de cráneo, mandíbula y elementos postcraneales; **MPM-PV 3543:** cráneo; **MPM-PV 3660:** fragmentos de mandíbula; **MPM-PV 3666:** cráneo y mandíbula; **MPM-PV 3667:** cráneo y mandíbula completos; **MPM-PV 3668:** cráneo y mandíbula; **MPM-PV 3670:** cráneo; **MPM-PV 3671:** cráneo y mandíbula; **MPM-PV 3673:** fragmento anterior de cráneo; **MPM-PV 3675:** cráneo; **MPM-PV 3677:** cráneo; **MPM-PV 3688:** fragmento de cráneo y mandíbula; **MPM-PV 3695:** mandíbula; **MPM-PV 3697:** cráneo; **MPM-PV 4245:** mandíbula; **MPM-PV 4257:** fragmento anterior de cráneo; **MPM-PV 4303:** paladar.

Ejemplares de *A. ovinum* con numeración pendiente

MPM-PV CV-SHP-15-14: cráneo; **MPM-PV EAG-AR-14-2:** fragmento de cráneo; **MPM-PV ELC-NAM-12-6:** cráneo; **MPM-PV ESL-NAM-13-23:** mandíbula y elementos postcraneales; **MPM-PV ESL-SHP-14-2:** paladar; **MPM-PV ESL-SHP-14-3:** dientes yugales rotos; **MPM-PV ESL-SHP-14-4:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV ESL-SHP-14-8:** mandíbula; **MPM-PV ESL-SHP-14-12:** maxilar; **MPM-PV MT-LEC-11-6:** cráneo; **MPM-PV MT-SHP-13-03:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV PLC-LA-11-8:** cráneo; **MPM-PV PLC-SC-11-21:** fragmentos de mandíbula; **MPM-PV RB2-AR-14-05:** fragmentos de mandíbula; **MPM-PV RB2-AR-14-06:** fragmentos de maxilar; **MPM-PV RB2-LCH-14-10:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV RB2-NT-14-10:** fragmento de mandíbula con premolares; **MPM-PV RB2-NT-14-11:** paladar; **MPM-PV RB2-NT-14-13:** fragmento de dientes y escápula; **MPM-PV RB2-NT-14-15:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV RB2-SFV-14-9:** cráneo; **MPM-PV RB2-SHP-14-1:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV RB2-SHP-14-3:** lote con un premolar inferior.

—*Homalodotherium*

MPM-PV 3706: cráneo.

Ejemplares de *Homalodotherium* con numeración pendiente

MPM-PV CV-SHP-15-13: fragmento de cráneo; **MPM-PV ESL-SHP-14-6:** fragmento de paladar.

—*Nesodon imbricatus*

MPM-PV 3446: mandíbula; **MPM-PV 3537:** fragmento de paladar y sínfisis; **MPM-PV 3544:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV 3555:** dientes aislados; **MPM-PV 3659:** cráneo y mandíbula; **MPM-PV 3665:** mandíbula; **MPM-PV 3669:** cráneo; **MPM-PV 3679:** mandíbula; **MPM-PV 3680:** mandíbula; **MPM-PV 3696:** cráneo y mandíbula; **MPM-PV 3711:** fragmento de maxilar; **MPM-PV 3713:** mandíbula y elementos postcraneales; **MPM-PV 4246:** mandíbula; **MPM-PV 4282:** incisivos; **MPM-PV 4377:** cráneo; **MPM-PV 15050:** cráneo.

Ejemplares de *N. imbricatus* con numeración pendiente

MPM-PV CB-SFV-12-1: mandíbula; **MPM-PV CV-NT-15-10:** mandíbula; **MPM-PV CV-NT-15-23:** mandíbula; **MPM-PV CV-SHP-15-15:** fragmentos de cráneo y mandíbula; **MPM-PV ECA-NAM-13-92:** humero distal; **MPM-PV MT-MSB-12-5:** mandíbula; **MPM-PV RB2-AR-14-03:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV RB2-LA-12-1:** cráneo y mandíbula; **MPM-PV RB2-LCH-14-09:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV RB2-LCH-14-29:** fragmentos de esmalte; **MPM-PV RB2-LCH-14-31:** molar superior; **MPM-PV RB2-LCH-14-34:** fragmentos de dientes; **MPM-PV RB2-NAM-12-1:** cráneo; **MPM-PV RB2-NAM-14-9:** fragmento de diente; **MPM-PV RB2-NT-14-14:** mandíbula; **MPM-PV RB2-SFV-14-2:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV RB2-SFV-14-4:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV RB2-SFV-14-7:** sínfisis; **MPM-PV RB2-SFV-14-8:** molares y premolares; **MPM-PV RB2-SFV-14-9 y 10:** fragmentos de cráneo; **MPM-PV RB2-SHP-14-9:** fragmento de mandíbula; **MPM-PV RB2-SHP-15-6:** cráneo y elementos postcraneales; **MPM-PV RBPN-NAM-12-4:** mandíbula.

Yale Peabody Museum

—*Adinotherium ovinun*

YPM-PU 56890: cráneo; **YPM-PU 15016:** navicular; **YPM-PU 15098:** elementos postcraneales; **YPM-PU 15114:** cráneo; **YPM-PU 15118:** cráneo; **YPM-PU 15127:** fragmento de escapula; **YPM-PU 15131:** dientes y elementos postcraneales; **YPM-PU 15136:** cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15138:** fragmento de paladar; **YPM-PU 15157:** cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15158:** cráneo, mandíbula y elementos postcraneales; **YPM-PU 15159:** cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15174:** fragmentos de maxilar, fragmento de mandíbula y elementos postcraneales; **YPM-PU 15204:** maxilar derecho; **YPM-PU 15235:** fragmentos de cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15263:** fragmento de paladar; **YPM-PU 15269:** elementos postcraneales; **YPM-PU 15288:** cráneo; **YPM-PU 15294:** fragmentos de maxilar; **YPM-PU 15382:** cráneo; **YPM-PU 15466:** fragmento de cráneo y dientes; **YPM-PU 15472:** fragmento de mandíbula; **YPM-PU 15480:** elementos postcraneales; **YPM-PU 15481:** fragmento anterior de cráneo; **YPM-PU 15490:** fragmento de mandíbula; **YPM-PU 15493:** fragmento anterior de cráneo; **YPM-PU 15539:** fragmento de mandíbula; **YPM-PU 15638:** molar inferior; **YPM-PU 15640:** axis; **YPM-PU 15818:** elementos postcraneales; **YPM-PU 15830:** fragmento de mandíbula; **YPM-PU 15842:** fragmento anterior de cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15846:** fragmento de maxilar; **YPM-PU 15887:** carpales; **YPM-PU 15916:** metapodial; **YPM-PU 15932:** m3; **YPM-PU 15933:** calcáneo; **YPM-PU 15945:** paladar; **YPM-PU 15947:** paladar; **YPM-PU 15963:** elementos postcraneales; **YPM-PU 15966:** elementos postcraneales; **YPM-PU 15971:** cráneo; **YPM-PU 15978:** elementos postcraneales y dientes; **YPM-PU 15983:** cráneo; **YPM-PU 15986:** cráneo; **YPM-PU 15989:** fragmento de cráneo; **YPM-PU 15991:** premolar; **YPM-PU 16031:** cráneo; **YPM-PU 16032:** cráneo; **YPM-PU 16033:** paladar.

—*Homalodotherium cunninghami*

YPM-PU 15946: fragmento de maxilar izquierdo; **YPM-PU 15747:** ulna; **YPM-PU 16028:** sínfisis.

—*Homalodotherium segoviae*

YPM-PU 16014: cráneo.

—*Nesodon imbricatus*

YPM-PU 11248: fragmento de molar superior; **YPM-PU 13188:** cráneo; **YPM-PU 15000:** cráneo, mandíbula y elementos postcraneales; **YPM-PU 15001:** cráneo, mandíbula y elementos

postcraneales; **YPM-PU 15002**: cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15035**: un diente y elementos postcraneales; **YPM-PU 15098**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15108**: mandíbula; **YPM-PU 15115**: mandíbula; **YPM-PU 15122**: calcáneo e incisivos; **YPM-PU 15132**: ulna; **YPM-PU 15135**: cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15137**: fragmento de mandíbula; **YPM-PU 15139**: fragmento de cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15140**: fragmento anterior de cráneo; **YPM-PU 15141**: fragmento de cráneo; **YPM-PU 15144**: mandíbula; **YPM-PU 15167**: mandíbula; **YPM-PU 15181**: fragmento de cráneo y elementos postcraneales; **YPM-PU 15185**: incisivo superior; **YPM-PU 15206**: tres metapodiales; **YPM-PU 15207**: molares superiores; **YPM-PU 15208**: paladar; **YPM-PU 15215**: cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15231**: calcáneo y dientes; **YPM-PU 15233**: diente; **YPM-PU 15239**: sínfisis; **YPM-PU 15252**: fragmento de cráneo; **YPM-PU 15256**: cráneo, mandíbula y elementos postcraneales; **YPM-PU 15257**: paladar; **YPM-PU 15258**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15260**: mandíbula; **YPM-PU 15262**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15289**: tibia; **YPM-PU 15305**: paladar; **YPM-PU 15334**: fragmento de mandíbula; **YPM-PU 15335**: elementos postcraneales y dientes; **YPM-PU 15336**: cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15338**: cráneo; **YPM-PU 15354**: cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15375**: cráneo y elementos postcraneales; **YPM-PU 15400**: mandíbula; **YPM-PU 15403**: fragmento de mandíbula; **YPM-PU 15460**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15462**: metapodial; **YPM-PU 15478**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15487**: cráneo y mandíbula; **YPM-PU 15489**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15492**: cráneo, mandíbula y elementos postcraneales; **YPM-PU 15494**: fragmento de radio; **YPM-PU 15495**: fémur; **YPM-PU 15497**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15512**: fragmentos de diente; **YPM-PU 15578**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15607**: calcáneo; **YPM-PU 15660**: radio distal; **YPM-PU 15745**: fragmento de mandíbula y elementos postcraneales; **YPM-PU 15746**: fragmento de cráneo y mandíbula, dientes; **YPM-PU 15807**: dientes y un astrágalo; **YPM-PU 15821**: I2; **YPM-PU 15829**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15834**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15841**: fragmento de escapula; **YPM-PU 15843**: dientes; **YPM-PU 15859**: fragmento de cráneo; **YPM-PU 15930**: incisivo; **YPM-PU 15953**: fragmento de mandíbula; **YPM-PU 15967**: fragmento de cráneo y elementos postcraneales; **YPM-PU 15968**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15969**: cráneo, mandíbula y elementos postcraneales; **YPM-PU 15973**: vértebra; **YPM-PU 15974**: elementos postcraneales y dientes; **YPM-PU 15975**: fragmento de cráneo, mandíbula y dientes; **YPM-PU 15980**: fragmento de pelvis; **YPM-PU 15982**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15985**: elementos postcraneales; **YPM-PU 15987**: fragmento de maxilar; **YPM-PU 15995**: elementos postcraneales; **YPM-PU 16006**: esqueleto reconstruido a partir de varios ejemplares; **YPM-PU 16011**: cráneo; **YPM-PU 16012**: cráneo, mandíbula y elementos postcraneales; **YPM-PU 16029**: cráneo y fragmento de mandíbula; **YPM-PU 16030**: escapula; **YPM-PU 16043**: fragmento de cráneo.

—*Proadinotherium* sp.

YPM-PV 12400: fragmento de maxilar; **YPM-PV 12952**: fragmento de mandíbula; **YPM-PV 17676**: fragmento de mandíbula; **YPM-PV 18440**: fragmento de mandíbula; **YPM-PV 25075**: calcáneo; **YPM-PV 25076**: fragmento de calcáneo; **YPM-PV 25077**: astrágalo; **YPM-PV 25078**: fragmento de astrágalo; **YPM-PV 25079**: fragmento de astrágalo; **YPM-PV 25080**: astrágalo; **YPM-PV 25081**: astrágalo.

—*Stenosthephanos* sp.

YPM-PV 15736: dientes.

—*Toxodon* sp

YPM-PV 15684: I2; YPM-PV 15687: P3.

—*Toxodon burmeisteri*

YPM-PV 15680: fragmento de mandíbula; YPM-PV 15683: fragmento de i3; YPM-PV 15685: m1.

—*Toxodon platensis*

YPM-PV 15686: M2; YPM-PV 15688: fragmento de i3.

—*Xotodon* sp.

YPM-PV 21961: fragmento de mandíbula; YPM-PV 21962: fragmento de cráneo; YPM-PV 21963: sínfisis; YPM-PV 21964: dientes; YPM-PV 21965: fragmento de mandibular.

Apéndice II: Matriz y Lista de Caracteres

Referencias polimorfismos

a= [0 1]

b= [0 2]

c= [1 2]

d= [1 3]

e= [0 1 2]

f= [1 2 3]

	1									2									3									4									5																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Leptictis</i>	0	0	?	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	-	?	1	0	1	-	0	-	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Phenacodus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	-	?	1	0	1	-	0	-	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Meniscotherium</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	-	?	1	0	1	-	0	-	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Trigonostylops wortmani</i>	-	-	-	-	-	0	-	-	-	0	1	-	-	0	1	0	0	?	1	?	?	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	-	-	-	-	?	0	1	1	0	0	-	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Astrapotherium</i>	-	-	-	-	-	0	-	-	-	0	1	-	-	0	1	0	0	?	0	?	?	1	1	a	1	1	1	1	0	0	0	-	-	-	-	?	-	1	0	0	0	-	?	?	?	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pyrotherium romeroi</i>	-	-	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	2	-	-	0	?	0	?	?	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	?	-	0	-	0	0	-	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Henricobornia lophodonta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	-	0	?	?	?	0	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Simpsonotus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	-	0	?	?	0	1	0	0	0	1	?	?	?	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pleurostylodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	0	1	a	1	1	1	1	1	1	0	-	0	0	?	-	1	0	0	0	1	?	?	?	?	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Thomashuxleya externa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	0	1	1	1	1	1	1	1	0	-	?	?	?	-	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pamphippus arenalesii</i>	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0	?	?	?	?	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	-	0	0	0	0	1	0	1	a	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Periphragis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	0	1	1	1	1	1	1	1	0	-	0	0	?	-	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Ryphodon lankesteri</i>	0	?	?	?	?	0	?	?	?	0	1	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?										
<i>Puelia</i>	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?											
<i>Leontinia gaudry</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	-	1	0	0	-	1	0	1	1	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Colpodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	-	0	0	?	?	?	?	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	-	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Ancylocoelus frequens</i>	0	0	0	0	0	1	0	?	0	?	0	0	2	-	-	0	0	?	?	?	?	1	1	0	1	1	1	1	?	1	0	1	0	?	-	1	1	1	-	?	?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Scarritia canquelensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	-	1	0	0	-	1	0	1	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Gualta cuyana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	-	1	0	0	?	1	0	1	1	?	0	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Homalodotherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	-	1	0	0	-	1	0	0	-	0	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Asmodeus osborni</i>	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	-	1	?	0	-	1	0	?	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Rhynchippus equinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Rhynchippus pumilus</i>	?	?	0	0	0	0	0	?	1	0	1	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Eurygenium latirostris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	?	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Mendozahippus fierensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	1	1	?	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	?	1	0	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Pascualhippus boliviensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	a	0	1	1	1	1	1	?	?	1	0	0	0	?	-	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Eomorphippus obscurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	a	0	1	1	1	1	1	?	?	?	1	0	?	-	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Morphippus imbricatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	1	1	1	?	?	?	1	0	?	-	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Argyrohippus boulei</i>	a	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	1	1	1	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Notohippus toxodontoides</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Proadinotherium leptognathum</i>	1	?	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	a	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Proadinotherium muensteri</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	?	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Nesodon imbricatus</i>	a	0	0	0	0	0	1	0	0	?	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		

	6										7										8										9										10													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0				
<i>Leptictis</i>	0	0	?	?	?	0	0	0	-	-	-	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	?	?	-	?	0	1	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0	?	0	0	1	0	?	?	?	0	0	0	0	0	2			
<i>Phenacodus</i>	0	0	?	?	?	0	0	0	-	-	-	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	?	?	-	0	0	1	0	?	0	0	0	2	0	1	0	0	?	1	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0			
<i>Meniscotherium</i>	0	0	?	?	?	0	1	0	-	-	-	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	?	?	-	0	0	1	0	?	0	0	0	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0			
<i>Trigonostylops wortmani</i>	0	0	?	?	?	0	1	0	0	0	-	?	?	?	?	?	?	?	-	0	0	0	0	-	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0		
<i>Astrapotherium</i>	0	0	?	?	?	1	1	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	-	0	0	0	?	-	0	0	1	0	?	0	0	0	2	0	?	1	-	?	-	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1				
<i>Pyrotherium romeroi</i>	?	?	?	?	?	-	0	-	-	-	-	0	?	?	?	?	?	?	-	-	-	?	?	-	?	0	2	0	?	0	0	0	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Henricobornia lophodonta</i>	?	?	?	?	?	0	1	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Simpsonotus</i>	0	0	?	?	?	0	1	1	2	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	0	0	?	0	?	0	?	0	
<i>Pleurostylodon</i>	0	0	?	?	?	0	1	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	1	0	?	1	0	?	1	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	?	0	
<i>Thomashuxleya externa</i>	0	0	?	?	?	0	1	1	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Pampahippus arenalesi</i>	?	?	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	-	1	0	0	?	?	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Periphragis</i>	0	0	?	?	?	0	1	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	?	?	c	0	?	0	1	0	2	0	0	0	0	?	0	0	0	1	?	?	?	0	0	0	1	0	0			
<i>Ryphodon lankesteri</i>	?	?	?	?	?	0	1	1	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0		
<i>Puelia</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0		
<i>Leontinia gaudry</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0	3	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	?	?	?	0		
<i>Colpodon</i>	0	0	?	?	?	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	1	?	?	1	0	?	0	1	0	?	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Ancylocoelus frequens</i>	1	0	?	?	?	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	1	a	0	0	1	?	?	1	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0		
<i>Scarritia canquelensis</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Gualta cuyana</i>	1	0	?	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0		
<i>Homalodotherium</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Asmodeus osborni</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Rhynchippus equinus</i>	0	0	0	0	a	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	?	1	0	0	1	0	0	0	1	0	3	1	0	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0		
<i>Rhynchippus pumilus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Eurygenium latirostris</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	0	?	?	?	1	1	?	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Mendozahippus fierensis</i>	?	?	?	0	0	1	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Pascualhippus boliviensis</i>	0	0	?	?	?	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Eomorphippus obscurus</i>	0	0	?	?	?	1	1	1	0	a	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Morphippus imbricatus</i>	0	0	?	?	?	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Argyrohippus boulei</i>	0	0	?	?	?	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Notohippus toxodontoides</i>	0	0	?	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Proadinothorium leptognathum</i>	?	1	3	0	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Proadinothorium muensteri</i>	0	1	3	?	?	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	
<i>Nesodon imbricatus</i>	0	1	3	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	2	0	a	0	1	a	1	0	3	1	0	2	0	1	0	0	0	1	1	e	0	1	1	1	0	0			

<i>Nesodon taweretus</i>	? ? ? ? ? ? 1 1 0 ? ? 0 1 0 0 0 0 ? ? ? ? ? ? 1 2 0 0 0 0 0 1 0 3 1 0 2 0 1 0 0 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1
<i>Adinotherium ovinum</i>	0 1 d 0 0 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 a 1 1 1 1 0 0 1 2 a 1 0 1 a 1 0 3 1 0 2 0 1 0 0 0 1 1 e 0 1 1 1 0 0
<i>Hyperoxotodon speciosus</i>	? ? 0 0 0 ? ? ? ? ? ? 1 1 1 1 1 0 0 ?
<i>Nonotherium hennigi</i>	? ?
<i>Trigodon gaudryi</i>	0 1 3 1 1 - ? ? 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 0 1 3 2 1 0 1 0 1 0 3 1 0 1 0 1 0 1 0 1 0 2 0 1 1 1 0 2
<i>Paratrigodon euguii</i>	0 1 1 1 c - ? ? 0 0 0 1 1 1 ? 1 ?
<i>Palyeidodon obtusum</i>	0 0 1 0 1 - ? ? 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 1 3 1 1 0 1 1 ? 0 3 1 0 2 0 1 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 ? 1
<i>Ocnerotherium intermedium</i>	? ? ? ? 2 ? ? ? ? 0 0 2 1 ? 1 ? 0 ?
<i>Andinotoxodon bolivariensis</i>	0 ? ? 2 1 ? ? ? 0 0 0 a 1 1 1 1 0 0 0 ?
<i>Pisanodon nazari</i>	? ? ? 2 ? ? ? ? 0 0 0 1 1 1 1 1 0 ?
<i>Gyrinodon quassus</i>	? ? ? ? 2 ? ? ? 0 0 0 1 2 1 1 1 0 ?
<i>Pericotoxodon platignathus</i>	0 1 1 2 1 - ? ? 0 0 0 a 1 1 1 1 0 0 0 1 1 0 0 1 4 1 0 0 1 0 1 0 3 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 2 0 1 1 1 ? 1
<i>Dinotoxodon paranensis</i>	? ? ? ? 2 ? ? ? 0 0 0 1 1 1 1 1 0 ?
<i>Mixotoxodon larensis</i>	0 ? 3 1 2 - ? ? 0 0 0 1 2 2 1 1 0 ? 0 1 ?
<i>Calchaquitherium mixtum</i>	0 1 1 1 2 - ? ? 0 0 0 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 1 ?
<i>Xotodon cristatus</i>	0 1 c 0 1 - ? ? 0 0 0 1 1 1 1 1 a 0 0 1 1 0 0 1 3 0 0 0 1 0 1 0 3 1 0 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0
<i>Xotodon major</i>	0 1 1 0 1 - ? ? 0 ? 0 1 1 1 1 1 1 0 0 1 1 0 0 1 3 0 0 0 1 0 1 0 3 1 0 1 0 1 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0
<i>Hoffstetterius imperator</i>	0 1 1 2 2 - ? ? 0 0 0 1 1 2 1 1 0 1 0 1 1 0 0 1 4 2 1 0 2 a 1 0 3 1 0 2 0 1 0 0 0 1 0 2 0 1 1 1 ? 0
<i>Ponanskytherium</i>	0 0 3 2 1 - ? ? 0 0 0 1 0 1 1 1 0 0 0 1 1 0 0 1 3 1 0 0 1 0 1 0 3 1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 ? 0
<i>Toxodon platensis</i>	0 1 f 2 b - ? ? 0 0 0 1 1 a a a 0 0 0 1 1 0 0 1 3 1 0 0 2 0 1 0 3 1 0 2 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 0 c
<i>Piauhytherium capivarae</i>	0 1 ? 2 2 - ? ? 0 0 0 1 1 1 1 1 0 0 0 1 1 0 0 1 4 2 0 0 2 0 1 0 ? 1 0 1 0 1 0 ? 0 1 0 2 0 1 1 1 ? 2
<i>Zalambdalestes</i>	0 0 ? ? ? 0 0 0 - - ? ? ? ? ? ? ? ? - - - - - 0 0 1 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 1 ? 0 1 0 0 0 1 0
<i>Pampahippus secundus</i>	0 0 ? ? ? 0 1 1 ? 0 0 ? ? ? ? ? ? ? ? 0 a 1 1 - 1 ?
<i>Plexotemnus</i>	? ? ? ? ? 0 1 1 2 0 0 0 ? 0 ? ? ? ? ? ? ? ? 0 1 1 0 1 1 ?
<i>Coquenia bondi</i>	1 0 ? ? ? 1 1 1 2 0 0 0 ? 0 ? ? ? ? ? ? 0 1 1 0 1 1 0 0 2 0 0 0 1 0 3 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0
<i>Griphotherion</i>	0 0 ? ? ? 1 1 2 1 1 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 ? 0 1 ? 0 0 1 0 0 ? 0 0 0 0 ? ? 0 0 0 0 ? 0
<i>Boreastylops</i>	0 0 ? ? ? 0 1 1 1 0 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 ? 0 ? ? 1 ? ? 0 0 ? 0 0 0 1 ? ? 1 0 0 0 ? 0
<i>Pampatemnus deuterus</i>	0 0 ? ? ? 0 1 1 1 0 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 0 0 0 0 ? 0 0 2 ? ? 0 1 ? ? ? ? ? ? 0 1 ? 0 0 0 1 ? ? 1 ? ? 1 ? 0
<i>Pampatemnus infernalis</i>	0 0 ? ? ? 0 1 1 1 0 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 0 0 0 0 1 0 0 2 ? ? 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?
<i>Martinmiguelia fernandezi</i>	? ? ? ? ? 1 ?
<i>Cochilius</i>	0 0 ? ? ? ? ? ? ? 0 0 ?
<i>Trachytherus</i>	0 0 ? ? ? 1 1 2 ? 2 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 ? ? ? 0 0 ? 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0

	11										12										13										14										15											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
<i>Leptictis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	1	0	1	?	?	?	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Phenacodus</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	?	0	0	-	0	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	0	1	?	?	1	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	?	?	?	0	?	?	
<i>Meniscotherium</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	?	0	0	-	0	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	1	1	1	?	1	1	0	0	0	0	?	0	0	2	0	?	?	?	?	?	?	
<i>Trigonostylops wortmani</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	?	1	0	0	0	-	0	-	0	-	0	0	?	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Astrapotherium</i>	0	0	0	?	0	1	1	0	?	1	0	-	0	-	0	-	0	-	-	0	0	?	?	1	1	0	0	?	0	0	0	?	?	1	0	0	0	1	0	1	?	2	?	0	1	?	0	1	?	0	1	
<i>Pyrotherium romeroi</i>	0	1	0	1	?	0	1	1	?	?	0	0	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Henricobornia lophodonta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Simpsonotus</i>	0	0	?	?	0	0	1	1	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	1	?	?	?	?	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pleurostylodon</i>	0	0	1	?	0	0	1	1	?	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	?	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Thomashuxleya externa</i>	1	0	1	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	1	1	?	?	?	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pampahippus arenalesi</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Periphragis</i>	1	0	1	?	0	0	1	1	?	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	?	?	?	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Ryphodon lankesteri</i>	0	1	1	?	-	-	1	1	?	1	0	?	1	1	1	0	0	1	1	1	?	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Puelia</i>	0	1	1	0	0	0	1	1	?	0	0	?	1	1	1	0	0	1	1	?	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Leontinia gaudry</i>	1	0	1	?	0	0	1	1	?	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Colpodon</i>	1	?	?	0	?	?	1	1	?	0	0	0	1	1	1	1	?	1	1	?	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Ancylocoelus frequens</i>	?	0	1	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	1	1	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Scarritia canquelensis</i>	1	?	1	?	?	?	1	1	?	?	?	0	1	1	1	?	?	1	1	?	?	?	?	?	1	0	0	1	?	?	?	0	1	1	1	0	1	0	?	?	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Gualta cuyana</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	?	2	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Homalodotherium</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	?	1	2	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Asmodeus osborni</i>	?	0	1	?	0	0	1	1	?	?	?	1	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Rhynchippus equinus</i>	0	1	1	?	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	?	1	2	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Rhynchippus pumilus</i>	0	?	?	0	?	?	?	1	?	0	?	0	1	1	1	1	0	1	1	?	1	2	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Eurygenium latirostris</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Eurygenium pacegnum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Mendozahippus fierensis</i>	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	?	?	2	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Pascualhippus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Eomorphippus obscurus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Morphippus imbricatus</i>	1	1	1	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Argyrohippus boulei</i>	?	?	1	?	0	0	?	1	?	?	?	0	?	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Notohippus toxodontoides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Proadinotherium leptognathum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Proadinotherium muensteri</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?			
<i>Nesodon imbricatus</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	?	1	2	0	a	a	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			

	16										17										18									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
<i>Leptictis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Phenacodus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	1	0	?	2	0	0	0	1	2	1	?	0	0	?	1	
<i>Meniscotherium</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Trigonostylops wortmani</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	1	0	?	?	?
<i>Astrapotherium</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pyrotherium romeroi</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Henricobornia lophodonta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Simpsonotus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pleurostylodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Thomashuxleya externa</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pampahippus arenalesi</i>	?	0	0	?	1	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Periphragmis</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ryphodon lankesteri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	?	1	?	?	2	0	0	1	0	0	1	?	0	0	1	1	
<i>Puelia</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leontinia gaudry</i>	?	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	1	?	1	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0
<i>Colpodon</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ancylocoelus frequens</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Scarritia canquelensis</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Gualta cuyana</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	0	0	0	?	1	1	0	0	1	0	?	0	1	0	1	0
<i>Homalodotherium</i>	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	1	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Asmodeus osborni</i>	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhynchippus equinus</i>	0	0	?	?	?	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Rhynchippus pumilus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium latirostris</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	1	1	1	?	0	1	1	1	0	1	0	?	?	0
<i>Eurygenium pacegnum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mendozahippus fierensis</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pascualhippus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eomorphippus obscurus</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Morphippus imbricatus</i>	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Argyrohippus boulei</i>	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Notohippus toxodontoides</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Proadinotherium leptognathum</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Proadinotherium muensteri</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nesodon imbricatus</i>	a	0	0	?	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0

<i>Nesodon taweretus</i>	0	0	?	?	0	0	0	1	0	1	0	2	0	?	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Adinothierium ovinum</i>	a	0	0	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	a	1	1	1	0	a	1	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Hyperoxotodon speciosus</i>	?	0	?	?	1	0	0	?	1	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Nonotherium hennigi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Trigodon gaudryi</i>	0	0	0	?	1	0	0	0	1	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Paratrigodon euguii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Palyeidodon obtusum</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Ocnerotherium intermedium</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Andinotoxodon bolivariensis</i>	?	0	0	?	0	0	1	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pisanodon nazari</i>	?	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Gyrinodon quassus</i>	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pericotoxodon platignathus</i>	?	1	1	?	1	0	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Dinotoxodon paranensis</i>	?	a	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Mixotoxodon larensis</i>	?	0	0	?	?	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Calchaquitherium mixtum</i>	?	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Xotodon cristatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Xotodon major</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Hoffstetterius imperator</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Ponanskytherium</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	?	0	?	?	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	?	0	0	
<i>Toxodon platensis</i>	1	0	0	?	0	1	1	0	0	1	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Piauhitherium capivarae</i>	0	0	?	?	0	1	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Zalambdalestes</i>	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pampahippus secundus</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Plexotemnus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Coquenia bondi</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Griphotherion</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Boreastylops</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pampatemnus deuterus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pampatemnus infernalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Martinmiguelia fernandezi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Cochilius</i>	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Trachytherus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	

Lista de Caracteres

Dentición

- [1] Diastema entre los dientes anteriores (I2-P1): ausente (0); presente y corto (1); presente y amplio (2).
- [2] I1: más pequeño o de tamaño similar al resto de los incisivos (0); más grande que el resto de los incisivos (1).
- [3] Corona del I1 curvada fuertemente: ausente (0); presente (1).
- [4] I1 hipsodonte a hipselodonte y con forma de cincel: ausente (0); presente (1).
- [5] I1-I2 procumbentes, ocluyendo en un ángulo de 90° (o menos) con los i1-i2? procumbentes (el desgaste forma un bisel en los incisivos superiores): ausente (0); presente (1).
- [6] I1 en forma de defensa y dirigido hacia adelante: ausente (0); presente (1).
- [7] (I1-) I2 caniniforme, con sección transversal circular: ausente (0); presente (1).
- [8] I2 hipertrofiado, de sección triangular y divergente en dirección lateral: ausente (0); presente (1).
- [9] Posición del I2 position en relación al I1: I2 lateral o posterolateral al I1 (0); I2 inmediatamente posterior al I1 (I1 e I2 alineados anteroposteriormente) (1).
- [10] Incisivos subiguales e hipsodontes, dispuestos en una serie cerrada en forma de “U” similar a lo que sucede en los caballos: ausente (0); presente (1).
- [11] I3 (i3): presente (0); ausente (1).
- [12] El cingulo lingual en los incisivos superiores forma una fosa: ausente (0); presente (1).
- [13] Arcada dental del I1-2 transversa: ausente (0); presente (1).
- [14]*Caninos superior e inferior: presente (0); vestigial, frecuentemente ausente (1); siempre ausente (2).
- [15] Caninos superiores e inferiores en forma de defensa: ausente (0); presente (1).
- [16] Caninos superiores e inferiores: caniniformes (0); incisiviformes y subiguales a otros incisivos (1).
- [17]*Dentición yugal: braquiodontes (0); hipsodontes (1); hipselodontes (2).
- [18] Orientación de la dentición yugal: (0) la dentición yugal converge anteriormente de forma marcada; (1) sin convergencia anterior notoria para la dentición yugal; (2) arcada dentaria anterior transversa y en forma de “[“.
- [19] P1: ausente (0); presente y con esmalte (1), presente sin esmalte (2).
- [20] Esmalte en la cara lingual del P2: ausente (0); presente (1).
- [21] Esmalte en la cara lingual del P3-4: ausente (0); presente (1).
- [22] Cingulo distal aislando una foseta profunda (foseta del postcingulo) en los yugales superiores: ausente (0); presente (1).
- [23] Cingulo mesial en los molares superiores: ausente (0); presente (1).
- [24] Cingulo continuo sobre el margen lingual de los yugales superiores y cingulo labial y lingual en los yugales inferiores: ausente (0); presente (1).
- [25] Protolofo (lofo que une al paracono y protocono) en los premolares y molares superiores: ausente (0); presente (1).
- [26] Ectolofa (lofo que une al paracono y metacono) en los premolares y molares superiores: ausente (0); presente, cóncavo-convexo o rectilíneo (1); presente, muy cóncavo (2).
- [27] Metalofa (lofo que une al metacono e hipocono) en los premolares y M1-M2: ausente (0); presente (1).
- [28] Gancho largo en los yugales superiores conectado al ectolofa, aislando una foseta posterolabial: ausente (0); presente (1).
- [29] Foseta central en los yugales superiores: ausente (0); presente (1).
- [30] Múltiples crestas individualizadas, ubicadas mesialmente al gancho de los dientes yugales: ausente (0); presente (1).
- [31] Cresta intermedia corriendo lingualmente desde el ectolofa entre el protolofo y el gancho de los yugales superiores: ausente (0); presente (1).

- [32] *Cresta intermedia: poco individualizada, solo sugerida a partir de un bulto (0); bien individualizada aunque conectada lingualmente al gancho (1); completamente individualizada conformando un valle medio en forma de “Y” (2); ausente con un surco simple (3).
- [33] Foseta posterolabial de los molars superiores: presente junto a la foseta central (0); desaparece antes del cierre de la foseta central (1).
- [34] Gancho originándose lingualmente, sobre el borde mesial del hipocono: ausente (0); presente (1).
- [35] Columna del protocono: sin alejarse del protolofo (0); bien alejada del protolofo, con la presencia de surcos que la delimitan (1).
- [36] Paracónulo y metacónulo: ausente (0); presente (1).
- [37] Surco parastilo-paracono en los dientes yugales superiores: ausente (0); presente (1).
- [38] Pliegue del metacono en los molares superiores: ausente (0); presente (1).
- [39] Valle mesial profundo en los P2-P3 por el desarrollo incompleto del protolofo: ausente (0); presente (1).
- [40] Engrosamiento marcado del cíngulo anteromesial en la base mesiolingual del protocono de la serie P2-P4: ausente (0); presente (1).
- [41] Surco lingual persistente luego del aislamiento de la foseta central de los molares superiores: ausente (0); presente (1).
- [42] Esmalte lingual del M3: completo (0); sobrepasando el surco posterior (1); apenas alcanzando el surco posterior (2).
- [43] M1–2: con surco posterior o foseta bien marcada (0); con surco suave o ausente (1).
- [44] M3: con surco posterior F3–F4 o foseta bien marcada (0); surco suave o ausente (1).
- [45] Puente vertical lingual en los incisivos y canino inferiores: ausente (0); presente (1).
- [46] Incisivos inferiores: implantados subverticalmente, en un ángulo mayor a 40° respecto del eje mayor de la mandíbula (0); procumbentes, eje mayor de los incisivos más alineado con el eje mayor de la mandíbula (ángulo con la rama mandibular <40°) (1).
- [47] *i2: bien desarrollado (0); reducido respecto a otros incisivos (1); ausente (2).
- [48] Sección del i1: espatulada (0); triangular (1); labiolingualmente ovalada (2).
- [49] Sección del i2: espatulada (0); triangular (1).
- [50] Esmalte lingual del i1-i2: ancho (0); reducido a una banda angosta (1); ausente (2).
- [51] i3 grande y en forma de canino: ausente (0); presente (1).
- [52] i3 en forma de defensa: ausente (0); presente (1).
- [53] Esmalte lingual del i3: continuo (0); más ancho que el esmalte labial (1); tan ancho como el esmalte labial (2); más angosto que el esmalte labial (3).
- [54] p1: con esmalte (0); sin esmalte (1); ausente (2).
- [55] Esmalte lingual del p2–p4: completo (0); reducido (1); ausente (2).
- [56] Lófido mesial (paralófido?) en la posición del paracónido en los yugales inferiores: ausente, o representado por una crístida tenue (0); presente (1).
- [57] Dientes yugales inferiores con un protolófido mesiodistal corto, un metalófido transverso y un hipolófido mesiodistal ligeramente convexo labialmente: ausente (0); presente (1).
- [58] Dientes yugales inferiores con entocónido expandido transversalmente en el entolófido: ausente (0); expandido transversalmente (1); menos transverso y adosado al trigónido (2).
- [59] Cúspide aislada por delante del metalófido en los molares inferiores: ausente (0); cresta mesiodistal pequeña que se extiende mesialmente desde el extremo del metalófido (1); cúspide completamente aislada (2).
- [60] Conexión lingual de los lófidios del trigónido y talónido (enlófido conecta con el metalófido en los dientes desgastados) en los yugales inferiores: ausente (0); aislando una fosétida entre trigónido y talónido en conjunción con la conexión labial del hipolófido y el trigónido (1); la conexión lingual entre trigónido y talónido precede la conexión labial y el aislamiento de la fosétida (2); una única conexión lingual, generando un surco labial profundo entre el trigónido y el talónido (3).
- [61] Fosétida del entolófido: ausente (0); presente (1).
- [62] Fosétida accesoria del m2–m3: presente (0); ausente (1).
- [63] Surco labial en los molares: suave y ancho (0); profundo y ancho (1); profundo y angosto (2).

- [64] Esmalte lingual del m1: completo (0); entre el pliegue anterior y el hipoconúlido sin cubrirlo totalmente (1); entre el metaconúlido y el pliegue del metaentocónido y el hipoconúlido (2).
- [65] Esmalte lingual del m2: completo (0); entre el pliegue anterior y el hipoconúlido sin cubrirlo totalmente (1).
- [66] Esmalte lingual del m3: completo (0); alcanzando el nivel del hipoconúlido (1); sin sobrepasar el pliegue ento-hipocónido (2).
- [67] Ectolófido de los molares: convexo-recto (0); concavo-convexo (1).
- [68] Largo del p2-p4: Igual o mayor que el 50% del largo molar (0); menos del 50% (1).
- [69] Fosétida alargada transversalmente, aislada entre el entolófido (mesialmente) y el hipolófido (labial y distalmente) a medida que avanza el desgaste dentario: ausente (0); presente (1).
- [70] Cresta distolabial en el trigónido de los premolares inferiores: ausente (0); presente (1).
- [71]** Forma y localización del entocónido en los p3-p4: pequeño, dirigido distalmente, cerca del hipoconúlido (0); grande, redondeado, dirigido mesialmente y localizado a la mitad del largo del talónido (1).
- [72]** Entocónido en los p3-p4 bunoide y aislado en el talónido, sin desarrollar un entolófido: ausente (0); presente (1).
- [73]** Entolofido: conectado al hipoconúlido (0); conectado al hipocónido (1).
- [74] Talonido extendiéndose bien distalmente en el entolófido de los molares inferiores: ausente (0); presente (1).

Cráneo

- [75] Forma general del cráneo: Largo y angosto (0); más o menos cuadrangular (1); más o menos triangular (alcanzando el ancho máximo a nivel de la fosa glenoidea) (2); triangular (ancho máximo alcanzado a nivel de la región auditiva) (3); forma de pera (4).
- [76] Relación largo vs. alto del cráneo: largo mucho mayor que el alto (al menos duplicando su longitud) (0); largo no duplica la altura (1); largo y alto similares (2).
- [77] Largo del rostro / largo de la cavidad encefálica: <1.5, rostro duplica el largo de la cavidad encefálica (0); aproximadamente 1, cavidad encefálica y rostro con una longitud muy similar (1); < 0.5 cavidad encefálica presenta más del doble de la longitud del rostro (2).
- [78] Premaxilares definiendo un puente conspicuo y largo que conecta los procesos nasales a la porción alveolar anterior (las narinas abren mucho más altas que el borde alveolar de los premaxilares): ausente (0); presente (1).
- [79] Constricción palatal a nivel del contacto entre premaxilar y maxilasr: ausente (0), presente pero no muy desarrollada (1); presente, y bien desarrollada (2).
- [80] Desarrollo de los forámenes incisivos: pequeños (0); grandes anteroposteriormente alargados (1).
- [81] Crestas ectopterigoideas bien desarrolladas y divergentes, formadas exclusivamente por los palatinos/aliesfenoides: ausente (0); presente (1).
- [82] Coanas divididas por un proceso vomeriano/ palatino: ausente (0); presente (1).
- [83]* Curso de la sutura premaxilar-maxilar en el paladar: anteriormente dirigida en su porción medial (0); más o menos transversa (1); dirigida posteriormente en su porción medial (2); dirigida porsteriormente en todo su curso (3).
- [84] Procesos nasals de los premaxilares: ausente (0); presente (1).
- [85]* Extremidad posterodorsal del maxilar contactando con el nasal: no alcanza el extreme posterior del nasal (0); alcanza aproximadamente el extreme posterior del nasal (1).
- [86] Foramen infraorbitario en el adulto: sobre los premolares (0); sobre los molares cerca de la apófisis cigomática del maxilar (1); sobre los molares alejado de la apófisis cigomática (2).
- [87] Extremo anterior de los nasales: sobrepasa el proceso ascendente del premaxilar (0); no sobrepasa el proceso ascendente del premaxilar (1).
- [88] Hueso nasal: chato o ligeramente curvado dorsoventralmente (0), muy recurvado (1)

- [89] Borde anterior del proceso ascendente del premaxilar dirigido posteriormente: ausente (0); presente (1).
- [90] Largo de los nasales reducido en relación al ancho: ausente (0); presente (1).
- [91] Constricción postorbitaria: fuerte (0); débil (1).
- [92] Arcos cigomáticos en vista dorsal: paralelos al eje anteroposterior del cráneo (0); semicirculares y bien expandidos lateralmente (1).
- [93] Arcos cigomáticos en vista lateral: más o menos rectilíneos (0), sigmoideos (1).
- [94] Huesos frontales: chatos o deprimidos (0); ligeramente abultados (1); muy abultados (2).
- [95] Porción anterior del arco cigomático dirigido hacia adelante, situado más o menos a la altura del M1: ausente (0); presente (1).
- [96] Forma de la órbita: redonda (0), ovalada (más alta que larga).
- [97] Sutura jugales-escamoso recurvada anteriormente: ausente (0); presente (1).
- [98] Eje dorsal de la porción posterior del arco cigomático: con poco relieve (0); con mucho relieve, continuo con la cresta lambdoidea y con la parte medial del arco cigomático que se encuentra excavado profundamente (1).
- [99] Foramen esfeno palatino: bien individualizado en el límite entre la pared media (0); poco individualizado, dentro de un surco entre la pared medial y el piso de la órbita (1).
- [100]* Líneas temporales (formando la cresta sagital): líneas temporales fusionadas, cresta sagital bien desarrollada (0); fusión de las líneas temporales solo en la porción más posterior del cráneo (1); no existe fusión de las crestas temporales (2).
- [101] Región auditiva (basicráneo) agrandada y acortada: ausente (0); presente (1).
- [102] Muesca bien marcada en la porción posterior de la parte escamosa del arco cigomático: ausente (0); presente (1).
- [103] Fosa angosta y poco profunda posterior a la porción escamosa del arco cigomático: ausente (0); presente (1).
- [104] Abertura externa del tubo auditivo (Tubo de Eustaquio): lateral al foramen oval o la fisura esfeno timpánica (0); al mismo nivel (y ventral a) o medial al foramen ovale o la fisura esfeno timpánica (1).
- [105] Foramen postglenoideo: posterior (o posteromedial) al proceso postglenoideo (0); anterior al proceso postglenoideo (1).
- [106] Foramen postglenoideo atravesando profundamente al proceso postglenoideo en dirección posterodorsal y definiendo un amplio seno en su base: ausente (0); presente (1).
- [107] Foramen oval: en el aliesfenoides (0); fusionado con la fenestra piriforme frente al petroso (1).
- [108] Bula timpánica bien adosada al basicráneo: ausente (0); presente (1).
- [109] Particiones internas en la bula timpánica: ausente (0); presente (1).
- [110] Posición del foramen hipogloso en relación a la posición del foramen yugular (=foramen lacerado posterior): bien separado de él (0); ambos forámenes en una depresión común (1).
- [111] Diferencia marcada en el relieve entre la cresta medial y los cóndilos del basioccipital: ausente (0); presente (1).
- [112] Pared medial de la bula timpánica: adosada al basioccipital medialmente (0), no adosada al basioccipital medialmente, definiendo un foramen yugular largo (1).
- [113] Crista meatal formada por el ectotimpánico: ausente (0); presente (1).
- [114] Crista meatal: pequeña, poco desarrollada (0); bien desarrollada (1).
- [115] Meato auditivo externo tubular fuertemente adosado al basicráneo: ausente (0); presente (1).
- [116] Meato auditivo externo: corto, no alcanza el extremo lateral del cráneo (no alcanza el límite del proceso postglenoideo) (0); largo, alcanza el extremo lateral del cráneo (1).
- [117] Proceso postglenoideo apoyado o casi fusionado en todo su recorrido a la crista metal o el meato auditivo externo, definiendo un canal para el foramen postglenoideo: ausente (0); presente (1).
- [118] Crista meatal y proceso posttimpánico del escamoso: ampliamente separados (0); muy cercanos a apoyados uno sobre el otro (1).
- [119] Receso timpanohial definido como una fosa, aislada anterior y lateralmente por la cresta timpánica en el extremo posterolateral de la bula: ausente (0); presente (1).
- [120] Seno epitimpánico en la porción posterodorsal del escamoso: ausente (0); presente (1).

- [121] Margen medial de la cara timpánica del petroso expandido y en forma de abanico, promontorio bien demarcado y con forma de frijol: ausente (0); presente (1).
- [122] Porción mastoidea del petroso: bien extendida (0); reducida a una pequeña franja de hueso entre el escamoso y el exoccipital (1).
- [123]* Foramen mastoideo: abriendo medialmente al petroso (0); abriendo dentro del petroso (1); abriendo lateralmente al petroso (2).
- [124] Crestas sagital y lambdoidea muy altas, esta última cresta inclinada hacia atrás: ausente (0); presente (1).
- [125] Forma de la región occipital: más o menos cuadrangular con un borde dorsal filoso (0); redondeado y con forma de "D" (1).
- [126] Relación alto y ancho de la región occipital: ancho mucho mayor que la altura (0); ancho y altura similares (1); la altura sobreesa al ancho (2).
- [127] Inclinación de la región occipital: vertical o ligeramente inclinada hacia atrás (0); inclinada hacia adelante (1).
- [128] Ubicación de la fosa para el tensor del tímpano: medial al *cavum supracochleare* (0); ventral o lateral al *cavum supracochleare* (1).
- [129]* Surco facial (distancia entre la fenestra vestibular y la cresta parótica): amplia (0); moderada (1); angosta (2).
- [130] Contorno cuadrangular de la fosa para el tensor del tímpano en el promontorio: ausente (0); presente (1).
- [131] Surcos vasculares (para la carótida interna y la arteria estapedial) en el promontorio: ausente (0); presente (1).
- [132] Receso epitimpánico vs. *fossa incudis*: subiguales (0); receso epitimpánico más grande que la fosa; (1); depresión reducida o imperceptible para el receso epitimpánico (2).
- [133] Seno epitimpánico ubicado en un área triangular y delimitado por una cresta media continua con la porción posterior del arco cigomático y la cresta lambdoidea: ausente (0); presente (1).
- [134] Canal posttemporal (o un surco indicativo de su recorrido) y foramen posttemporal: ausente (0); presente (1).
- [135] Radio estapedial: menor a 1,8 (0); mayor a 1,8 (1).
- [136] Fosa estapedial y seno timpánico postpromontorial fusionados: separadas por una pendiente distintiva (0); fusionadas e indistinguibles una de la otra (1).
- [137] Ubicación del *hiatus Fallopii*: abriendo en el borde anterior del petroso (0); abriendo en la superficie timpánica del petroso (1).
- [138] Forma del promontorio: chato (0); globoso (1).
- [139] Promontorio recurvado: ausente (0); presente (1).
- [140] Profundidad de la cresta que separa el *foramen acusticus superius* y el *foramen acusticus inferius* en el meato auditivo interno: poco profunda (0); profunda (1).
- [141] *Tegmen tympani*: (0) inflado ventrolateralmente; (1) delgado y sin inflarse ventrolateralmente.
- [142] *Tegmen tympani* perforado: (0) ausente; (1) presente.
- [143] *Morfología de la fosa subarcuata: profunda, el diámetro de la abertura es más pequeño que el diámetro máximo de la fosa (0); profunda, cilindra o ligeramente cónica, con el diámetro más o menos constante (1); depresión cónica o muy poco profunda, la apertura presenta el diámetro más ancho (2).
- [144] Acueducto coclear dentro de la una muesca grande ubicada en el margen posteromedial del promontorio: ausente (0); presente (1).
- [145] Número de vueltas en la cóclea: dos o menos (0); más de dos (1).
- [146] Tamaño relativo de los canales semicirculares: el canal semicircular anterior es claramente el más grande (>1,10 que los restantes) (0); subiguales (al menos los canales anterior y posterior) (1); el canal semicircular posterior es el más grande (>1,10 que los restantes) (2).
- [147] Presencia de una *crus comune* secundaria: presente (0); solo un contacto leve (1); ausente (2).
- [148] Circunferencia dorsoventral de las ámpulas anterior y posterior en relación a la sección transversal de los canales semicirculares: la circunferencia de las ámpulas se extiende mucho más allá

de los límites de los canales semicirculares (0); las ámpulas no se expanden notablemente más allá de los límites de los canales semicirculares (1).

[149] Extension dorsal del ASC y el PSC por encima de la *crus commune*: (0) solo el ASC se extiende bien dorsal a la *crus*; (1) ASC y PSC se extienden bien dorsal a la *crus*; (2) ninguno de los canales se extiende bien dorsal a la *crus*.

[150] Mesostilo en los molares superiores: ausente (0); presente (1).

Mandíbula

[151] Foramen mandibular: por debajo del borde alveolar (0); a nivel del borde alveolar (1).

[152] Rama horizontal: sin extensión ventral (0); con extensión ventral (1).

[153] Apófisis coronoidea: baja, cerca del nivel del cóndilo (0); alta, claramente por encima del nivel del cóndilo (1).

[154] Apófisis coronoideas y cóndilos: paralelos (0); convergentes (1).

[155] Borde posteroventral de la rama ascendente: redondeado (0); anguloso (1).

[156] Ancho de la sínfisis: angosta, con bordes poco divergentes (0); ancha, con bordes notablemente divergentes (1).

[157] Borde alveolar de la sínfisis: con forma de “U” lingualmente (0); recto (1).

[158] Quilla media en la sínfisis: ausente (0); presente (1).

[159] Ángulo del mentón en la sínfisis: sin un ángulo bien diferenciado (0); con un ángulo suave (1); con un ángulo marcado fuertemente, aproximadamente en forma de “S” (2).

[160] Borde posterior de la sínfisis: a nivel del p2-p4 (0); a nivel del p4 y la porción anterior del m1. (1); a nivel de la porción posterior del m1 y el m2 (2).

[161] Sínfisis e incisivos: procumbentes, a nivel de la serie yugal (0); procumbentes y bien por delante de la serie de yugales (1); elevados (2).

Cavidad endocraneana

[162] Forma de la cavidad del endocráneo: larga y angosta (0); larga y ancha (1), corta y más o menos globular (2).

[163] Flexura de la cavidad del endocráneo: $<45^\circ$ (0); $>45^\circ$ (1).

[164] Bulbos olfatorios: largos, bien separados de la cavidad encefálica (0); cortos y altos, inmediatamente a continuación de la cavidad (1).

[165] Fisura circular: poco conspicua (0); conspicua (1).

[166] Longitud de los tractos olfatorios: cortos (0); largos (1).

[167] Quiasma óptico: bien desarrollado (0); escasamente desarrollado (1).

[168] Ángulo de divergencia entre los nervios ópticos: $<60^\circ$ (0); $>60^\circ$ (1).

[169] Superficie de los hemisferios cerebrales: lisos (o muy poco giréncéfalo) (0); girencéfalo con convoluciones (1); girencéfalo con surcos longitudinales (2).

[170] Lóbulos piriformes superan la extensión lateral de los hemisferios cerebrales: ausente (0); presente (1).

[171] Desarrollo de la fosa hipofisaria: muy voluminosa y más o menos esférica (0); sugerida por un bulto en el piso del encéfalo anterior (1).

[172] Separación de las salidas de la fisura eseno orbitaria en el molde endocraneano: amplia (0); angosta (1).

[173] Depresión posterior a la hipófisis: ausente (0); presente.

[174] Depresión separando las porciones anterior y posterior del encéfalo: ausente (0); presente, pero no extendida ventralmente (1); presente y extendida ventralmente (2).

[175] Fisura rinal: poco conspicua (0); conspicua (1).

[176] Canal orbitotemporal: de gran calibre (0); de pequeño calibre (1).

[177] Paraflóculo: poco desarrollado (0); ampliamente desarrollado (1).

[178] Crestas recorriendo el piso del encéfalo posterior: ausentes (0); presentes (1).

[179] Orientación de la salida del canal de la fenestra piriforme + foramen ovale: oblicua, dirigida anteriormente (0); más o menos vertical (1).

[180] *Vermis cerebelli*: bien conspicua (0); sugerida por un bulto en el encéfalo posterior (1).

Fuentes para la confección de la matriz

La mayor parte de los caracteres utilizados en este trabajo tiene su fuente en el trabajo de Deraco y García-López (2016). En las siguientes líneas se listan aquellos caracteres que han sido añadidos a la matriz, ya sean provenientes de otros trabajos publicados o caracteres nuevos definidos especialmente para esta tesis.

Bonnini et al. 2017

Caracteres: 20, 21, 35, 42-44, 48-50, 53-55, 62-68, 75, 93, 94, 152-161.

Billet et al. 2015.

Caracteres: 129-132, 134, 135, 138, 141, 144-149.

Hernández Del Pino et al. 2017a

Caracter 18

Nuevos caracteres incorporados en esta tesis

Caracteres: 76, 88, 109, 125-127, 162-180.

Bibliografía

Billet G., Muizon C., Schellhorn R., Ruf I., Ladevèze S., y Bergqvist L. 2015. Petrosal and inner ear anatomy and allometry amongst specimens referred to *Litopterna* (Placentalia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 173: 956–987.

Bonini R.A., Schmidt G.I., Reguero M.A., Cerdeño M.E., Candela A.M. y Solís N. 2017. First record of Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) from the late Miocene – early Pliocene of the southern central Andes, NW Argentina. *Journal of Paleontology* 91(3): 566–576.

Deraco M.V. and García-López D. 2016. A new Eocene Toxodontia (Mammalia, Notoungulata) from northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36: (1) e1037884 (11 pp.).

Hernández Del Pino S., Seoane F.D., y Cerdeño E. 2017a. New postcranial remains of large toxodontian notoungulates from the late Oligocene of Mendoza, Argentina and their systematic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 62 (1): 195-210.

Apéndice III: Matriz utilizada para realizar el ajuste estratigráfico en TNT

mxram 50; nstates 32;

xread

'Age character matrix for the calculation of the modified MSM or the GER'

1 64

<i>Adinotherium ovinum</i>	b
<i>Ancylocoelus frequens</i>	8
<i>Andinotoxodon bolivariensis</i>	f
<i>Argyrohippus boulei</i>	a
<i>Asmodeus osborni</i>	7
<i>Astrapotherium</i>	a
<i>Boreastylops</i>	3
<i>Calchaquitherium mixtum</i>	f
<i>Colpodon</i>	a
<i>Coquenia bondi</i>	3
<i>Dinotoxodon paranensis</i>	f
<i>Eomorphippus obscurus</i>	6
<i>Eurygenium latirostris</i>	7
<i>Eurygenium pacegnum</i>	7
<i>Griphotherion</i>	3
<i>Gualta cuyana</i>	7
<i>Gyrinodon quassus</i>	h
<i>Henricobornia lophodonta</i>	3
<i>Hoffstetterius imperator</i>	e
<i>Homalodotherium</i>	c
<i>Hyperoxotodon speciosus</i>	b
<i>Leontinia gaudry</i>	8
<i>Leptictis</i>	5
<i>Martinmiguelia fernandesi</i>	3
<i>Mendozahippus fierensis</i>	7
<i>Meniscotherium</i>	2
<i>Mixotoxodon larensis</i>	j
<i>Morphippus imbricatus</i>	7
<i>Nesodon imbricatus</i>	b
<i>Nesodon taweretus</i>	b
<i>Nonotherium hennigi</i>	h
<i>Notohippus toxodontoides</i>	b

<i>Ocnerotherium intermedium</i>	e
<i>Palyeidodon obtusum</i>	9
<i>Pampahippus arenalesi</i>	3
<i>Pampatemnus deuterus</i>	3
<i>Pampatemnus infernalis</i>	3
<i>Pampahippus secundus</i>	3
<i>Paratrigodon euguii</i>	e
<i>Pascualhippus boliviensis</i>	7
<i>Pericotoxodon platignathus</i>	d
<i>Periphragis</i>	4
<i>Phenacodus</i>	1
<i>Piauhytherium capivarae</i>	j
<i>Pisanodon nazari</i>	f
<i>Pleurostylodon</i>	3
<i>Plexotemnus</i>	5
<i>Posnanskytherium</i>	h
<i>Proadinootherium leptognathum</i>	7
<i>Proadinootherium muensteri</i>	9
<i>Puelia</i>	5
<i>Pyrotherium romeroi</i>	8
<i>Rhynchippus equinus</i>	7
<i>Rhynchippus pumilus</i>	8
<i>Ryphodon lankesteri</i>	5
<i>Scarritia canquelensis</i>	7
<i>Simpsonotus</i>	1
<i>Thomasxuleya externa</i>	3
<i>Toxodon platensis</i>	i
<i>Trigodon gaudryi</i>	g
<i>Trignostylops wortmani</i>	3
<i>Xotodon cristatus</i>	g
<i>Xotodon major</i>	g
<i>Zalambdalestes</i>	0

;

p/;

label AGES;
set age[0] 85;
set age[1] 62;
set age[2] 56;
set age[3] 49;

```
set age[4] 48;  
set age[5] 37;  
set age[6] 34;  
set age[7] 29;  
set age[8] 28;  
set age[9] 23;  
set age[10] 21;  
set age[11] 17;  
set age[12] 16;  
set age[13] 14;  
set age[14] 12;  
set age[15] 9;  
set age[16] 7;  
set age[17] 5;  
set age[18] 1;  
set age[19] 0;
```

```
proc/;
```

Apéndice IV: Material suplementario relacionado al Análisis paleobiogeográfico

Apéndice IV:

Matriz utilizada para el análisis paleobiogeográfico

Nro.	Taxón	Distribución
1	<i>Notohippus toxodontoides</i>	d
2	<i>Proadinotherium leptognathum</i>	ab
3	<i>Adinotherium ovinum</i>	d
4	<i>Nesodon imbricatus</i>	bcdi
5	<i>Nesodon taweretus</i>	b
6	<i>Proadinotherium muensteri</i>	ac
7	<i>Palyeidodon obtusum</i>	bd
8	<i>Xotodon major</i>	e
9	<i>Xotodon cristatus</i>	f
10	<i>Hyperoxotodon speciosus</i>	cd
11	<i>Andinotoxodon boliviariensis</i>	m
12	<i>Posnanskytherium</i>	k
13	<i>Nonotherium hennigi</i>	h
14	<i>Gyrinodon quassus</i>	ji
15	<i>Pericotoxodon platignathus</i>	m
16	<i>Calchaquitherium mixtum</i>	f
17	<i>Mixotoxodon larensis</i>	il
18	<i>Paratrigodon euguii</i>	fi
19	<i>Trigodon gaudryi</i>	gk
20	<i>Piauhytherium capivarae</i>	n
21	<i>Toxodon platensis</i>	nop
22	<i>Dinotoxodon paranensis</i>	g
23	<i>Pisanodon nazari</i>	i
24	<i>Hoffstetterius imperator</i>	k
25	<i>Ocnerotherium intermedium</i>	j

Resultados del análisis paleobiogeográfico.

En el siguiente apartado se listarán las probabilidades de las áreas de cada uno de los nodos de los cladogramas presentados en la sección “VI. 2. Análisis paleobiogeográfico” para los valores mayores a 0,1.

—Árbol 8

Nodo 26: C 44,84; CD 32,30; D 16,29; BC 1,71; BCD 1,23; B 0,86 BD; 0,62; CH 0,38; CDH 0,28; H 0,19; AC 0,16; DH 0,14; ACD 0,12.

Nodo 27: K 30,55; G 27,57; F 16,03; I 7,14; GK 4,94; FK 2,87; FG 2,59; IK 1,28; GI 1,15; FI 0,67; FGK 0,46; J 0,44; P 0,42; M 0,42; E 0,24; H 0,24; GIK 0,21; N 0,17; D 0,15; B 0,14; C 0,13; L 0,13; O 0,13; A 0,13; FIK 0,12; FGI 0,11.

Nodo 28: I 55,75; J 26,84; K 7,05; IJ 3,46; IK 0,91; G 0,58; H 0,53; JK 0,44; N 0,36; F 0,35; M 0,33; P 0,33; D 0,29; B 0,29; C 0,29; E 0,29; L 0,29; A 0,29; O 0,28.

Nodo 29: K 67,41; J 10,24; I 8,64; G 3,06; JK 1,44; IK 1,22; N 0,86; F 0,84; P 0,66; M 0,66; GK 0,43; H 0,43; O 0,42; D 0,36; B 0,36; E 0,35; L 0,35; C 0,35; A 0,35; IJ 0,19; KN 0,12; FK 0,12.

Nodo 30: N 91,82; NO 3,83; O 1,87; GN 0,61; G 0,30; MN 0,22; NP 0,22; M 0,11; P 0,11.

Nodo 31: G 52,75; N 25,03; K 4,93; GN 2,83; O 2,34; F 1,81; P 1,30; M 1,30; I 1,10; J 0,92; GK 0,56; H 0,38; D 0,37; B 0,37; C 0,37; E 0,37; L 0,37; A 0,36; KN 0,26; GO 0,26; FG 0,21; GP 0,15; GM 0,15; NO 0,13; GI 0,12; GJ 0,10; FN 0,10.

Nodo 32: K 35,82; G 25,74; I 6,38; F 4,95; N 4,75; M 3,48; P 3,48; J 3,48; GK 1,50; O 1,34; H 0,75; D 0,74; B 0,72; L 0,67; C 0,67; E 0,67; A 0,65; IK 0,37; FK 0,29; KN 0,28; GI 0,27; FG 0,21; KM 0,20; KP 0,20; JK 0,20; GN 0,20; GM 0,15; GP 0,15; GJ 0,15.

Nodo 33: K 34,54; G 27,58; M 6,25; P 6,25; I 5,32; F 5,22; GK 2,75; J 0,97; N 0,87; D 0,67; KM 0,62; KP 0,62; B 0,61; IK 0,53; FK 0,52; GP 0,50; GM 0,50; O 0,44; GI 0,42; C 0,42; FG 0,42; H 0,41; E 0,40; L 0,39; A 0,36; MP 0,11; JK 0,10; IM 0,10; IP 0,10.

Nodo 34: P 36,46; M 36,46; K 5,03; MP 4,62; G 2,72; D 2,00; B 1,55; F 1,47; I 1,02; C 0,72; KM 0,64; KP 0,64; L 0,54; J 0,46; A 0,41; N 0,38; GP 0,34; GM 0,34; E 0,34; H 0,31; O 0,29; DP 0,25; DM 0,25; BM 0,20; BP 0,20; FM 0,19; FP 0,19; IP 0,13; IM 0,13.

Nodo 35: E 56,93; F 22,29; M 5,50; P 5,50; EF 3,10; EP 0,77; EM 0,77; D 0,72; K 0,40; FP 0,30; FM 0,30; L 0,27; B 0,26; I 0,25; C 0,24; J 0,24; G 0,23; A 0,23; H 0,23; N 0,23; O 0,22; DE 0,10.

Nodo 36: M 37,62; P 37,62; F 6,64; MP 4,65; E 3,81; K 1,60; FM 0,82; FP 0,82; D 0,69; EM 0,47; EP 0,47; L 0,45; B 0,40; I 0,32; C 0,30; J 0,27; A 0,24; G 0,24; H 0,23; N 0,22; O 0,21; KM 0,20; KP 0,20; FMP 0,10.

Nodo 37: I 80,29; IJ 6,59; IL 5,33; J 2,96; L 2,39; IJL 0,44; FI 0,36; IK 0,24; JL 0,20; F 0,16; K 0,11.

Nodo 38: F 32,71; I 32,41; K 10,00; J 6,62; L 4,22; FI 2,02; E 1,18; P 1,12; M 1,12; H 0,78; FK 0,62; IK 0,62; D 0,56; B 0,53; C 0,49; A 0,47; G 0,47; N 0,47; O 0,45; FJ 0,41; IJ 0,41; FL 0,26; IL 0,26; JK 0,13.

Nodo 39: K 57,31; F 9,21; P 5,41; M 5,41; I 5,32; J 3,59; E 1,64; L 1,50; D 1,20; B 0,99; FK 0,87; H 0,74; C 0,70; A 0,59; G 0,58; N 0,55; O 0,52; KP 0,51; KM 0,51; IK 0,50; JK 0,34; EK 0,15; KL 0,14; DK 0,11.

Nodo 40: P 26,37; M 26,37; K 13,96; F 8,87; D 4,07; B 2,75; E 2,33; I 1,65; C 1,46; MP 1,32; L 1,05; J 1,01; A 0,81; G 0,72; KP 0,70; KM 0,70; H 0,59; N 0,57; O 0,55; FM 0,44; FP 0,44; FK 0,23; DP 0,20; DM 0,20; BM 0,14; BP 0,14; EP 0,12; EM 0,12; DK 0,11.

Nodo 41: D 21,18; M 18,94; P 18,94; B 13,44; K 5,35; C 4,59; F 1,85; A 1,37; DP 1,14; DM 1,14; MP 1,02; G 0,94; BD 0,81; I 0,77; BP 0,72; BM 0,72; E 0,56; L 0,53; J 0,45; H 0,37;

N 0,35; **DK** 0,32; **O** 0,32; **KM** 0,29; **KP** 0,29; **CD** 0,28; **CP** 0,25; **CM** 0,25; **BK** 0,20; **BC** 0,18; **DF** 0,11; **FM** 0,10; **FP** 0,10.

Nodo 42: **D** 48,42; **B** 19,40; **BD** 11,28; **C** 7,44; **CD** 4,32; **BC** 1,73; **A** 1,32; **BCD** 1,01; **AD** 0,77; **P** 0,43; **M** 0,43; **AB** 0,31; **DP** 0,25; **DM** 0,25; **ABD** 0,18; **K** 0,14; **AC** 0,12; **BM** 0,10; **BP** 0,10; **H** 0,10.

Nodo 43: **C** 30,44; **CD** 22,69; **D** 22,60; **BC** 5,52; **B** 5,50; **BCD** 4,12; **BD** 4,10; **AC** 0,85; **A** 0,84; **ACD** 0,63; **AD** 0,63; **ABC** 0,15; **AB** 0,15; **ABCD** 0,11; **ABD** 0,11.

Nodo 44: **C** 44,46; **CD** 15,71; **D** 8,75; **AC** 7,09; **BC** 6,15; **A** 3,95; **B** 3,42; **ACD** 2,50; **BCD** 2,17; **AD** 1,39; **BD** 1,21; **ABC** 0,98; **AB** 0,55; **ABCD** 0,35; **ABD** 0,19.

Nodo 45: **C** 26,29; **CD** 22,91; **D** 21,50; **BC** 4,16; **B** 3,90; **BCD** 3,62; **BD** 3,40; **CI** 2,96; **I** 2,78; **CDI** 2,58; **DI** 2,42; **BCI** 0,47; **BI** 0,44; **BCDI** 0,41; **BDI** 0,38; **AC** 0,22; **A** 0,20; **ACD** 0,19; **AD** 0,18.

Nodo 46: **D** 49,38; **CD** 23,42; **C** 13,87; **BD** 3,51; **B** 2,08; **BCD** 1,66; **DI** 1,01; **BC** 0,99; **AD** 0,72; **I** 0,60; **CDI** 0,48; **A** 0,43; **ACD** 0,34; **CI** 0,28; **AC** 0,20.

Nodo 47: **C** 27,60; **D** 23,89; **CD** 19,56; **A** 4,32; **B** 3,90; **AC** 3,53; **BC** 3,19; **AD** 3,06; **BD** 2,76; **ACD** 2,50; **BCD** 2,26; **AB** 0,50; **ABC** 0,41; **ABD** 0,35; **ABCD** 0,29; **I** 0,21; **CI** 0,17; **DI** 0,15; **CDI** 0,12.

Nodo 48: **A** 26,94; **D** 20,87; **B** 14,06; **C** 9,84; **AD** 6,97; **AB** 4,70; **BD** 3,64; **AC** 3,29; **CD** 2,55; **BC** 1,72; **ABD** 1,21; **ACD** 0,85; **ABC** 0,57; **BCD** 0,44; **I** 0,22; **ABCD** 0,15.

Nodo 49: **D** 76,19; **A** 6,02; **C** 3,91; **AD** 3,21; **B** 3,00; **CD** 2,08; **BD** 1,60; **I** 0,27; **H** 0,16; **AC** 0,16; **M** 0,16; **P** 0,16; **O** 0,16; **K** 0,16; **F** 0,16; **G** 0,16; **E** 0,16; **J** 0,16; **L** 0,16; **N** 0,16; **DI** 0,14; **AB** 0,13.

—Árboles 15, 17, 20 y 23

Nodo 26: **C** 50,09; **CD** 24,90; **D** 15,84; **BC** 2,14; **B** 1,36; **BCD** 1,06; **CH** 1,02; **BD** 0,68; **H** 0,65; **CDH** 0,51; **DH** 0,32; **AC** 0,21; **A** 0,13; **ACD** 0,10.

Nodo 27: **F** 35,89; **I** 21,54; **G** 12,54; **K** 11,90; **FI** 2,91; **FG** 1,69; **FK** 1,61; **M** 1,32; **P** 1,32; **GI** 1,02; **IK** 0,96; **N** 0,69; **J** 0,63; **GK** 0,56; **H** 0,56; **E** 0,51; **O** 0,31; **D** 0,27; **B** 0,26; **C** 0,25; **L** 0,25; **A** 0,24; **FM** 0,18; **FP** 0,18; **FGI** 0,14; **FIK** 0,13; **IP** 0,11; **IM** 0,11.

Nodo 28: **J** 56,11; **K** 16,75; **I** 16,19; **JK** 1,99; **IJ** 1,92; **N** 0,72; **IK** 0,57; **P** 0,48; **M** 0,48; **G** 0,41; **H** 0,40; **F** 0,40; **O** 0,37; **D** 0,34; **B** 0,34; **C** 0,34; **E** 0,34; **L** 0,34; **A** 0,34.

Nodo 29: **I** 69,33; **J** 6,16; **K** 5,48; **N** 4,35; **P** 1,70; **M** 1,70; **G** 1,13; **F** 1,10; **O** 1,09; **H** 0,94; **IJ** 0,76; **IK** 0,67; **IN** 0,53; **D** 0,52; **B** 0,52; **C** 0,52; **E** 0,52; **L** 0,51; **A** 0,51; **IP** 0,21; **IM** 0,21; **GI** 0,14; **FI** 0,14; **IO** 0,13; **HI** 0,12.

Nodo 30: **N** 83,93; **G** 7,63; **GN** 3,25; **O** 0,84; **P** 0,49; **M** 0,49; **NO** 0,36; **I** 0,25; **F** 0,24; **MN** 0,21; **NP** 0,21; **K** 0,14; **J** 0,14; **H** 0,13; **D** 0,13; **B** 0,13; **C** 0,13; **E** 0,13; **L** 0,13; **A** 0,13; **IN** 0,11; **FN** 0,10.

Nodo 31: **N** 79,76; **O** 6,60; **NO** 5,00; **G** 1,11; **I** 0,97; **GN** 0,84; **IN** 0,73; **P** 0,68; **M** 0,68; **NP** 0,51; **MN** 0,51; **F** 0,25; **FN** 0,19; **K** 0,16; **KN** 0,12; **J** 0,12.

Nodo 32: **N** 30,39; **I** 25,13; **M** 7,26; **P** 7,26; **O** 4,76; **G** 4,31; **F** 3,63; **K** 3,60; **J** 1,82; **IN** 1,41; **H** 1,07; **D** 0,72; **B** 0,69; **C** 0,68; **E** 0,67; **L** 0,65; **A** 0,65; **MN** 0,41; **NP** 0,41; **IM** 0,34; **IP** 0,34; **NO** 0,27; **GN** 0,24; **IO** 0,22; **FN** 0,20; **KN** 0,20; **GI** 0,20; **FI** 0,17; **IK** 0,17; **JN** 0,10; **MP** 0,10.

Nodo 33: **I** 26,03; **P** 15,15; **M** 15,15; **F** 8,57; **G** 7,89; **K** 6,85; **N** 4,90; **O** 1,56; **J** 1,05; **D** 0,96; **B** 0,84; **H** 0,81; **IM** 0,80; **IP** 0,80; **C** 0,71; **E** 0,68; **L** 0,65; **A** 0,59; **MP** 0,47; **FI** 0,45; **GI** 0,42; **IK** 0,36; **FM** 0,26; **FP** 0,26; **IN** 0,26; **GM** 0,24; **GP** 0,24; **KM** 0,21; **KP** 0,21; **NP** 0,15; **MN** 0,15; **FG** 0,14; **FK** 0,12; **GK** 0,11.

Nodo 34: **M** 39,05; **P** 39,05; **MP** 6,66; **I** 1,97; **F** 1,52; **D** 1,34; **K** 1,03; **B** 0,99; **G** 0,80; **C** 0,62; **N** 0,60; **L** 0,46; **O** 0,34; **IP** 0,34; **IM** 0,34; **A** 0,33; **J** 0,31; **H** 0,30; **E** 0,28; **FP** 0,26; **FM** 0,26; **DP** 0,23; **DM** 0,23; **KM** 0,18; **KP** 0,18; **BM** 0,17; **BP** 0,17; **GP** 0,14; **GM** 0,14; **CM** 0,11; **CP** 0,11; **NP** 0,10; **MN** 0,10.

Nodo 35: E 43,57; F 29,83; M 7,68; P 7,68; EF 2,86; D 0,96; EM 0,74; EP 0,74; FP 0,50; FM 0,50; K 0,44; L 0,39; I 0,35; B 0,34; C 0,33; J 0,32; A 0,31; H 0,31; G 0,31 N 0,31; O 0,29; MP 0,13.

Nodo 36: M 38,38; P 38,38; F 6,76; MP 5,21; E 2,77; FM 0,92; FP 0,92; K 0,74; D 0,65; L 0,49; EP 0,38; EM 0,38; I 0,36; B 0,35; C 0,30; J 0,25; A 0,23; H 0,21; G 0,21; N 0,21; O 0,20; FMP 0,12; KM 0,10; KP 0,10.

Nodo 37: I 82,97; IJ 5,43; IL 4,63; J 2,51; L 2,14; FI 0,42; IJL 0,30; F 0,20; IK 0,17; JL 0,14; HI 0,10.

Nodo 38: F 38,22; I 33,29; J 5,91; K 5,59; L 3,69; FI 2,61; P 1,17; M 1,17; E 0,95; H 0,64; D 0,48; FJ 0,46; B 0,44; FK 0,44; C 0,43; A 0,41; IJ 0,40; G 0,40; N 0,40; IK 0,38; O 0,38; FL 0,29; IL 0,25.

Nodo 39: K 45,46; F 12,54; P 7,81; M 7,81; I 6,84; J 4,49; E 2,03; L 1,51; D 1,29; B 1,02; H 0,95; C 0,87; FK 0,81; A 0,69; G 0,64; N 0,63; O 0,59; KP 0,50; KM 0,50; IK 0,44; JK 0,29; FP 0,14; FM 0,14; EK 0,13; FI 0,12; KL 0,10.

Nodo 40: M 30,14; P 30,14; F 9,99; K 6,82; D 3,36; B 2,18; I 1,94; MP 1,84; E 1,83; C 1,45; L 1,02; J 0,98; A 0,78; G 0,61; FP 0,61; FM 0,61; H 0,60; N 0,60; O 0,55; KP 0,42; KM 0,42; DM 0,20; DP 0,20; FK 0,14; BM 0,13; BP 0,13; IM 0,12; IP 0,12; EP 0,11; EM 0,11.

Nodo 41: P 24,05; M 24,05; D 16,26; B 10,23; C 4,70; F 2,68; K 1,87; MP 1,75; A 1,37; DM 1,18; DP 1,18; I 1,16; BP 0,75; BM 0,75; L 0,59; G 0,55; E 0,51; BD 0,50; N 0,44; J 0,41; H 0,40; O 0,36; CM 0,34; CP 0,34; CD 0,23; FP 0,20; FM 0,20; BC 0,15; KM 0,14; KP 0,14; DF 0,13; AP 0,10; AM 0,10.

Nodo 42: D 45,52; B 20,38; BD 9,77; C 9,60; CD 4,60; BC 2,06; A 1,65; BCD 0,99; AD 0,79; M 0,48; P 0,48; AB 0,35; DM 0,23; DP 0,23; ABD 0,17; AC 0,17; H 0,15; F 0,13; K 0,11; BM 0,10; BP 0,10; L 0,10.

Nodo 43: C 34,40; D 22,20; CD 19,11; B 6,09; BC 5,25; BD 3,38; BCD 2,91; A 1,41; AC 1,21; AD 0,78; ACD 0,67; AB 0,21; H 0,19; ABC 0,18; CH 0,16; ABD 0,12; DH 0,10; ABCD 0,10.

Nodo 44: C 47,17; CD 12,55; AC 9,13; D 7,97; A 5,79; BC 4,93; B 3,13; ACD 2,43; AD 1,54; BCD 1,31; ABC 0,95; BD 0,83; AB 0,61; ABCD 0,25; ABD 0,16.

Nodo 45: C 29,40; D 25,55; CD 19,49; B 4,83; BC 3,68; BD 3,20; I 2,73; BCD 2,44; CI 2,09; DI 1,81; CDI 1,38; A 0,37; BI 0,34; AC 0,28; BCI 0,26; AD 0,25; BDI 0,23; ACD 0,19; BCDI 0,17.

Nodo 46: D 56,78; CD 19,03; C 12,83; BD 2,95; B 1,99; BCD 0,99; AD 0,87; DI 0,81; BC 0,67; A 0,59; I 0,54; ACD 0,29; CDI 0,27; AC 0,20; CI 0,18.

Nodo 47: C 28,49; D 23,52; CD 15,91; A 6,67; AC 4,51; B 4,24; AD 3,72; BC 2,87; ACD 2,52; BD 2,37; BCD 1,60; AB 0,67; ABC 0,45; ABD 0,38; ABCD 0,25; I 0,17; CI 0,12; DI 0,10.

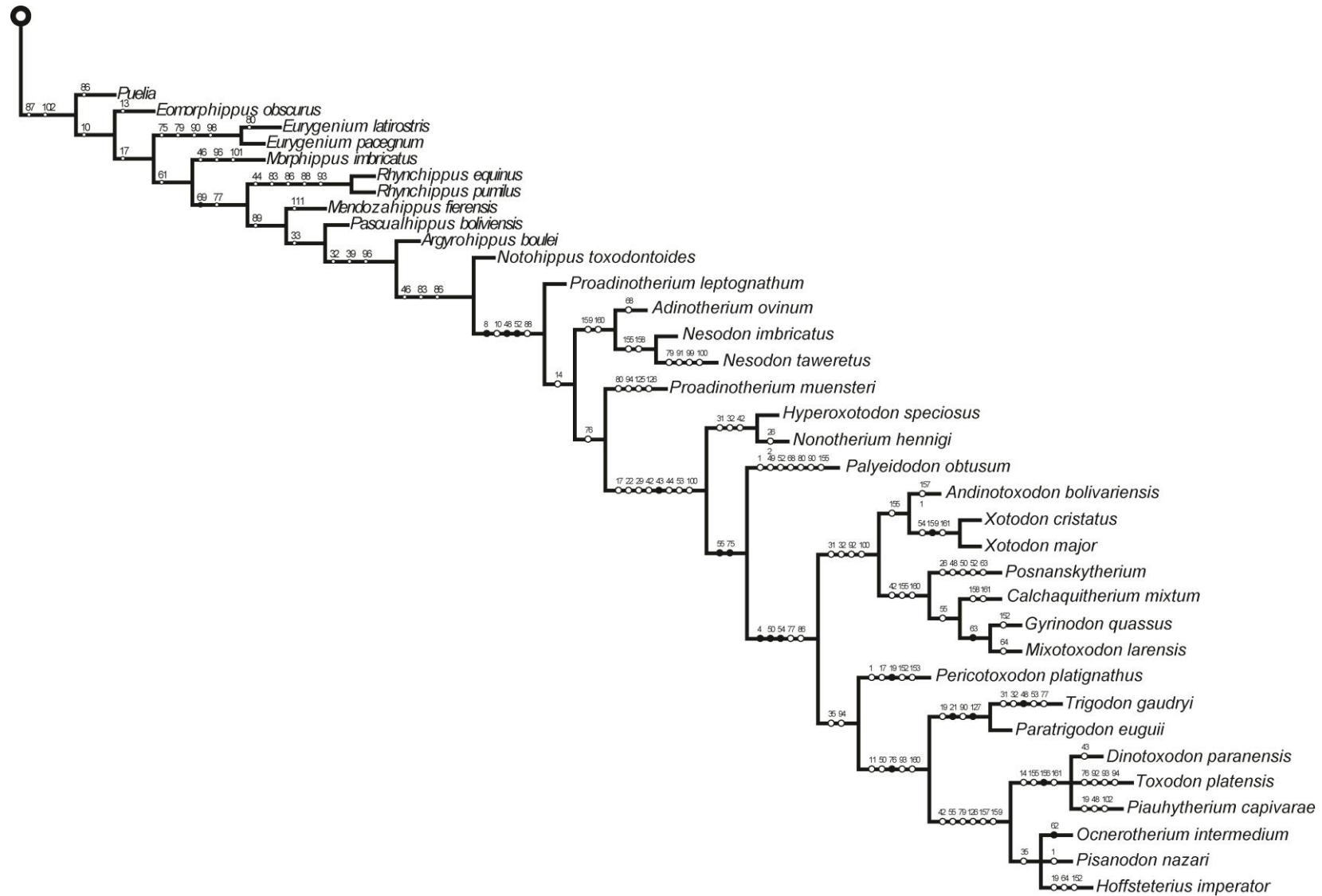
Nodo 48: A 34,39; D 15,91; B 15,19; AD 7,07; AB 6,75; C 6,72; BD 3,12; AC 2,99; ABD 1,39; CD 1,38; BC 1,32; ACD 0,61; ABC 0,59; BCD 0,27; I 0,15; ABCD 0,12.

Nodo 49: D 69,38; A 9,18; B 4,48; AD 4,07; C 3,63; BD 1,99; CD 1,61; I 0,31; AB 0,26; H 0,25; P 0,24; M 0,24; O 0,24; F 0,24; K 0,24; G 0,24; E 0,24; J 0,24; L 0,24; N 0,24; AC 0,21; DI 0,14; ABD 0,12; DH 0,11; DP 0,11; DM 0,11; DO 0,11; DF 0,11; DK 0,11; DE 0,11; DG 0,11; DN 0,11; DJ 0,11; DL 0,11; BC 0,10.

Láminas



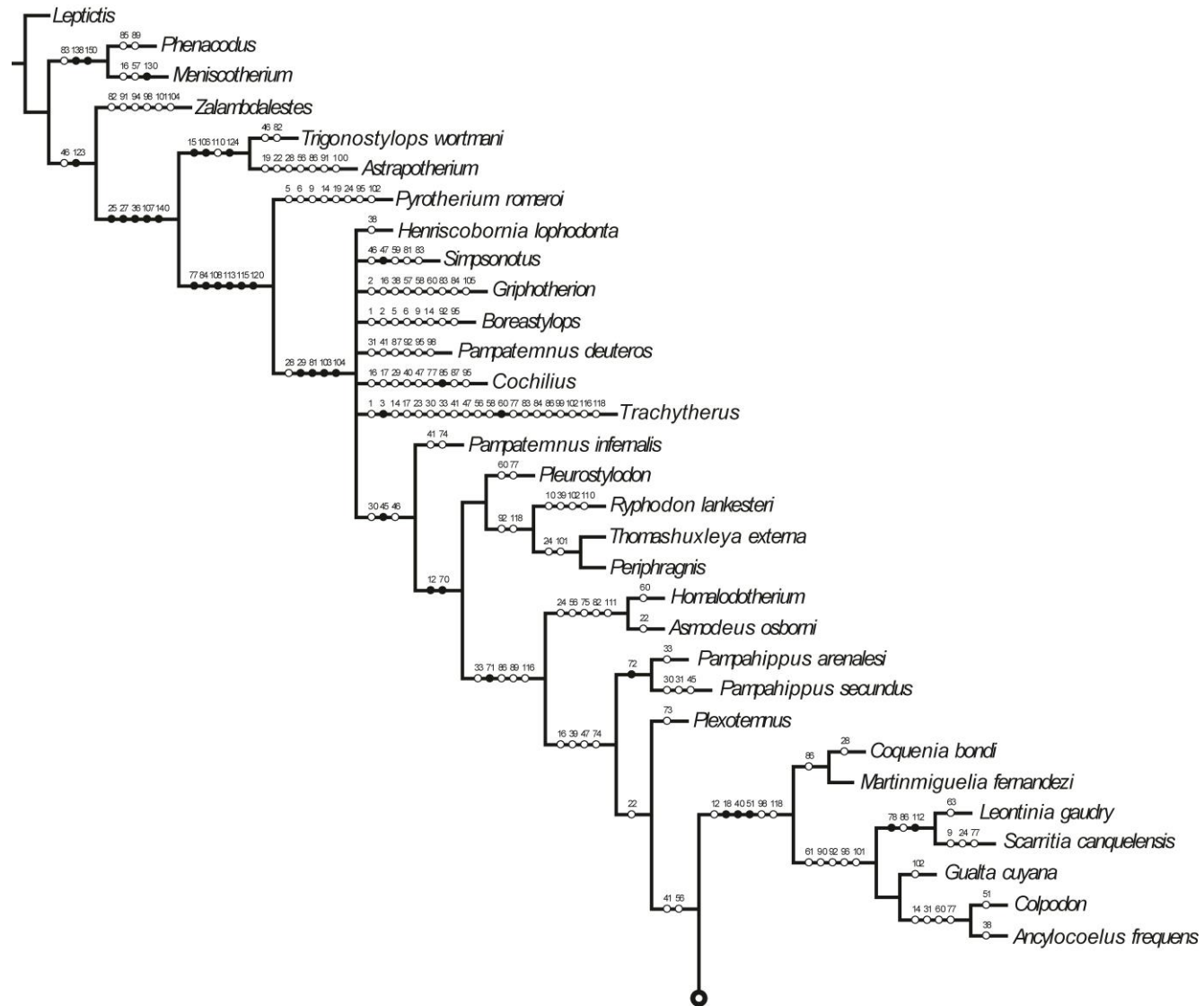
Lam VI. 1 (1ª parte). Consenso estricto de 26 AMP obtenidos bajo pesos iguales a partir de la matriz morfológica.



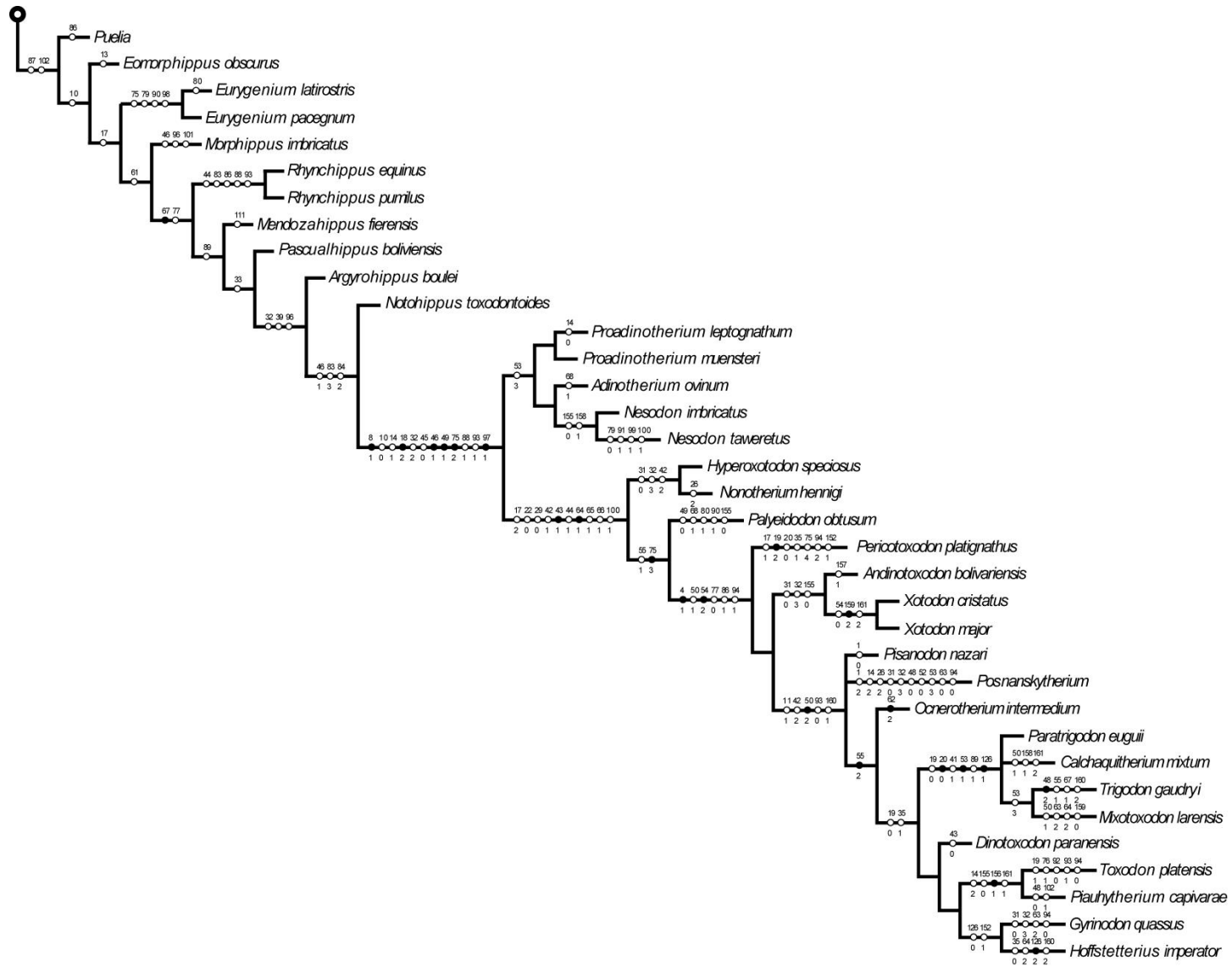
Lam VI. 1 (2ª parte). Consenso estricto de 26 AMP obtenidos bajo pesos iguales a partir de la matriz morfológica.



Lam VI. 2. Consenso estricto de seis AMP obtenidos bajo pesos implicados extendidos a partir de la matriz morfológica.



Lam VI. 3. (1ª parte). Consenso estricto de 10 AMP obtenidos bajo pesos iguales a partir de la matriz mixta.



Lam VI. 3 (2ª parte). Consenso estricto de 10 AMP obtenidos bajo pesos iguales a partir de la matriz mixta.