

**TESIS DE GRADO DE  
LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Estudio comparativo de un Protheroheriidae  
(Mammalia, Litopterna) de la Formación  
Camacho (Mioceno Tardío, Uruguay)

*Bach. Ana Clara Badin*  
*Orientador: Mag. Andrea Corona*  
*Co-orientador: Dr. Daniel Perea*

*Tribunal:*  
*Dr. Daniel Perea*  
*Dr. Martín Ubilla*  
*Dr. Matías Soto*



## ÍNDICE

<b>Resumen.....</b>	<b>5</b>
<b>1. Introducción.....</b>	<b>6</b>
1.1 Marco geográfico y geológico.....	6
1.1.1 Ubicación geográfica de Arazatí.....	6
1.1.2 Antecedentes geológicos.....	7
1.1.3 Formación Camacho.....	8
1.2 Protheriidae (Mammalia, Litopterna).....	11
1.3 Hipótesis.....	12
1.4 Objetivos.....	12
1.4.1 General.....	12
1.4.3 Específicos.....	12
<b>2. Materiales y métodos.....</b>	<b>13</b>
<b>3. Resultados.....</b>	<b>17</b>
3.1 Descripción comparada.....	19
3.1.1 Craneano.....	19
3.1.2 Dentario.....	22
3.1.3 Comentarios.....	25
3.2 Medidas craneanas y dentarias.....	25
3.3 Análisis de dispersión.....	26
3.4 Análisis Filogenético.....	28
<b>4. Discusión.....</b>	<b>33</b>
<b>5. Conclusiones.....</b>	<b>35</b>
<b>6. Bibliografía.....</b>	<b>36</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa con zona de colecta del material estudiado (FC-DPV 2570) en “Balneario Arazatí” .....	6
<b>Figura 2.</b> Secciones estratigráficas de la Formación Camacho. ....	10
<b>Figura 3.</b> FC DPV 2570, Serie dentaria derecha P1-M3. Nomenclatura dentaria de los Proterotheriidae.....	16
<b>Figura 4.</b> Medidas craneanas y dentarias en norma palatal.....	16
<b>Figura 5.</b> FC DPV 2570, Vista lateral, ventral y serie dentaria derecha P1-M3. Nomenclatura dentaria de los Proterotheriidae.....	21
<b>Figura 6.</b> Análisis de dispersión.....	26
<b>Figura 7.</b> Estados de los caracteres en series dentarias.....	29
<b>Figura 8.</b> Estados de los caracteres en series dentarias.....	30
<b>Figura 9.</b> Árbol de mayorías.....	31

## RESUMEN

Sobre las plataformas costeras del departamento de San José, en los afloramientos de la Formación Camacho (Goso y Bossi, 1966), correspondientes al Neógeno; fue hallado *in situ* un cráneo completo de Proterotérido. El trabajo trata de la descripción comparativa del ejemplar FC-DPV 2570, complementándolo con análisis filogenéticos y estadísticos (análisis de dispersión). A través de los mismos se concluyó que el material hallado pertenece a la especie *Brachytherium cuspidatum*, lo que permite ampliar no solo el espectro de las especies pertenecientes tanto a la Formación Camacho como al registro fósil de Uruguay, sino que también amplía caracteres morfológicos craneales y dentales. Sumado a esto, la especie *Brachytherium cuspidatum* pertenece a la edad mamífero Huayqueriense, por lo que reafirma la edad propuesta para la formación donde fue hallado dicho cráneo.

## 1. INTRODUCCIÓN

Sobre la costa de Uruguay, en los departamentos de Colonia y San José, se encuentran los afloramientos de la Formación Camacho (Goso y Bossi, 1966) correspondientes al Neógeno. La Formación Camacho está constituida por dos miembros, San Pedro (inferior) y Cerro Bautista (superior). En la época en la que fueron depositados estos sedimentos, el Océano Atlántico había avanzado sobre el sur de nuestro continente, adentrándose sobre la costa de Brasil y Uruguay, gran parte del territorio del noreste Argentino, y el sur de Paraguay. Este antiguo mar fue llamado Mar Entrerriense, dejando como evidencia niveles con gran abundancia de moluscos (llamados coquinas), y niveles con gran diversidad de icnofósiles, así como vertebrados marinos, en el departamento de Colonia. Sin embargo, según Perea *et al.* (2011), la presencia de vertebrados terrestres es “casi tan abundante y diversa como la de los invertebrados”, y éstos se registran en el departamento de San José. Posiblemente, los restos de estos vertebrados fueron arrastrados por ríos y arroyos hacia el antiguo mar, por lo que se pueden considerar elementos parautóctonos o alóctonos, evidenciando un ambiente marino marginal.

Dentro de los vertebrados terrestres, se han registrado los restos uruguayos más antiguos del Neógeno de un grupo de mamíferos ungulados nativos extintos, los Litopternos. Este grupo fue descrito por primera vez por Ameghino (1889). Estos mamíferos herbívoros vivieron exclusivamente en el Cenozoico de Sudamérica, y se caracterizaban por poseer dentición completa con corona dentaria relativamente baja.

Para el Orden Litopterna se distinguen dos Subórdenes principales, Eolitopterna y Lopholipterna, y este último presenta a su vez tres Familias: Adianthidae, Macraucheniidae, y Proterotheriidae (Villafañe, 2006), de las cuales se encontraron en Uruguay registros fósiles para las dos últimas. Los macrauquénidos son de tamaño mediano a grande, presentan tres dedos, cuello largo, y tendencia a la retracción nasal, y los proterotéridos incluyen formas de pequeña a mediana talla, cuello corto y tendencia a la monodactilia, pudiendo ser el dedo medio el único presente en cada extremidad. En este trabajo se realizará el análisis taxonómico de un cráneo de proterotérido, FC-DPV 2570 (Facultad de Ciencias Departamento de

Paleontología de Vertebrados 2570), hallado *in situ* sobre la base de una barranca correspondiente a la Formación Camacho, en el balneario Arazatí, ubicado al sur del Departamento de San José (Figura 1).

## 1.1 MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

### 1.1.1 Ubicación geográfica de Arazatí

El balneario Arazatí se encuentra ubicado al sur de Uruguay, sobre la costa del departamento de San José, entre la desembocadura del Arroyo Sauce y el Arroyo Pavón. La costa está bañada por las aguas del Río de la Plata, y es allí donde se encuentran las barrancas y plataformas de erosión.

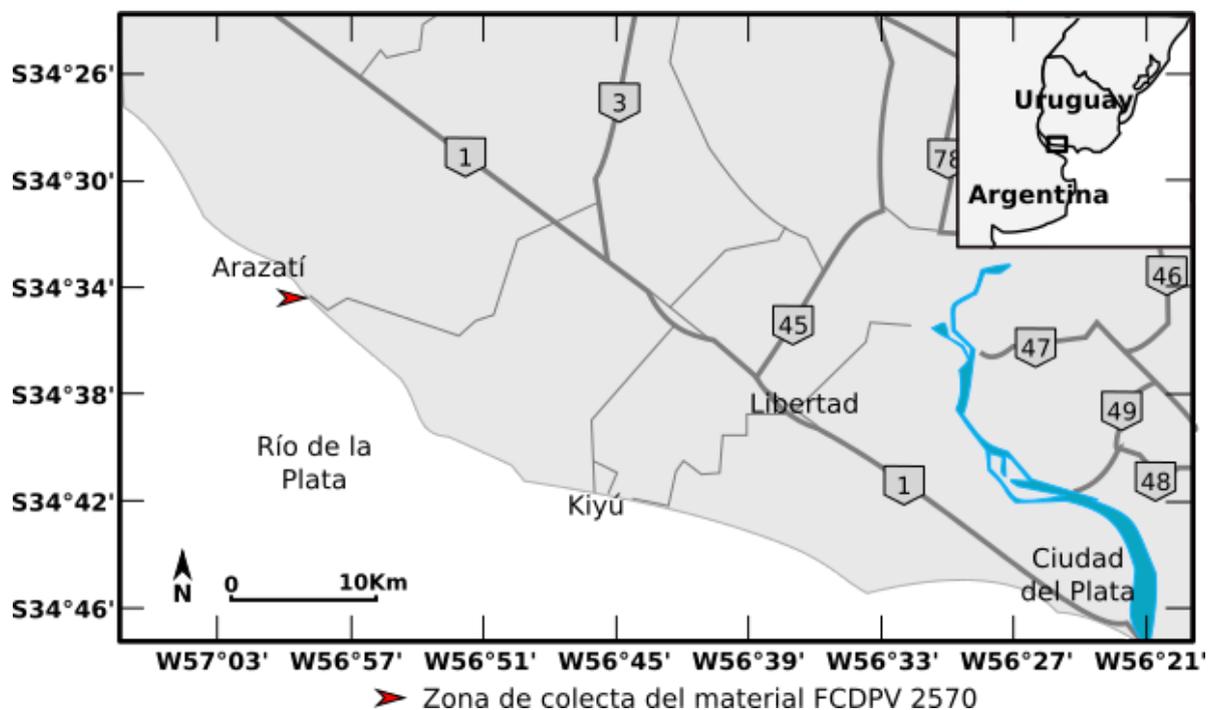


Figura 1. Mapa con zona de colecta del material estudiado (FC-DPV 2570) en “Balneario Arazatí”.

### 1.1.2 Antecedentes geológicos

Los depósitos que actualmente se denominan Formación Camacho fueron mencionados por primera vez por Darwin (1839). Algunos de los primeros investigadores que trabajaron en esta Formación fueron Teisseire (1928) y Roselli (1938), que realizaron básicamente trabajos paleontológicos, y argentinos como Frenguelli (1930) y Kraglievich (1928, 1932), quienes de acuerdo a la litología presente diferenciaron niveles y los asignaron a la Transgresión Entrerriana respectivamente. Posteriormente, Serra (1943) realizó un relevamiento de los afloramientos, y distinguió dos tipos de depósitos: bancos de moluscos y arena fina blanca; y depósitos areno-arcillosos gris-verdosos. Pero no fue hasta quince años después que se asignó una localidad y sección tipo “en las canteras abandonadas de Camacho, situada entre las ciudades de Carmelo y Nueva Palmira” (departamento de Colonia) por Caorsi y Goñi (1958), siendo nombrada “Las Areniscas de Camacho” debido al apellido de uno de los dueños de la misma. Goso y Bossi (1966) le confieren formalmente la categoría de formación a dichos depósitos.

Confirmando a Serra (1943), Martínez (1994) crea dos miembros: Miembro Cerro Bautista y Miembro San Pedro, diferenciando de esta manera la litología de los dos depósitos de la Formación a través del levantamiento de perfiles estratigráficos, y revisando su geología y fauna de invertebrados fósiles.

Trabajos más recientes (del Río y Martínez, 1998; Martínez y del Río, 2002; Perea, 2005) describen la fauna de invertebrados y vertebrados de la Formación. Perea *et al* (1994; 2013) asignan los depósitos a la edad-Mamífero Huayqueriense, y los correlacionan con unidades litoestratigráficas Argentinas.

### 1.1.3 Formación Camacho

La Formación Camacho, propuesta así por Goso y Bossi (1966), presenta la localidad tipo en una cantera abandonada, aledaña al Arroyo de las Víboras, entre las ciudades de Nueva Palmira y Carmelo en el departamento de Colonia. Ésta aflora además en varios puntos sobre la costa de los departamentos de San José y Colonia, alcanzando una potencia de hasta 15 metros. Sin embargo, según Stoakes *et al* (1991) y de Santa Ana y Ucha (1994) en los pozos el Lobo (de profundidad total 2.713 m) y Gaviotín (de profundidad total 3.631 m) realizados en la cuenca Punta del Este, ubicada en la plataforma continental, se habrían atravesado más de 600 m asignados a depósitos correlacionados con Camacho.

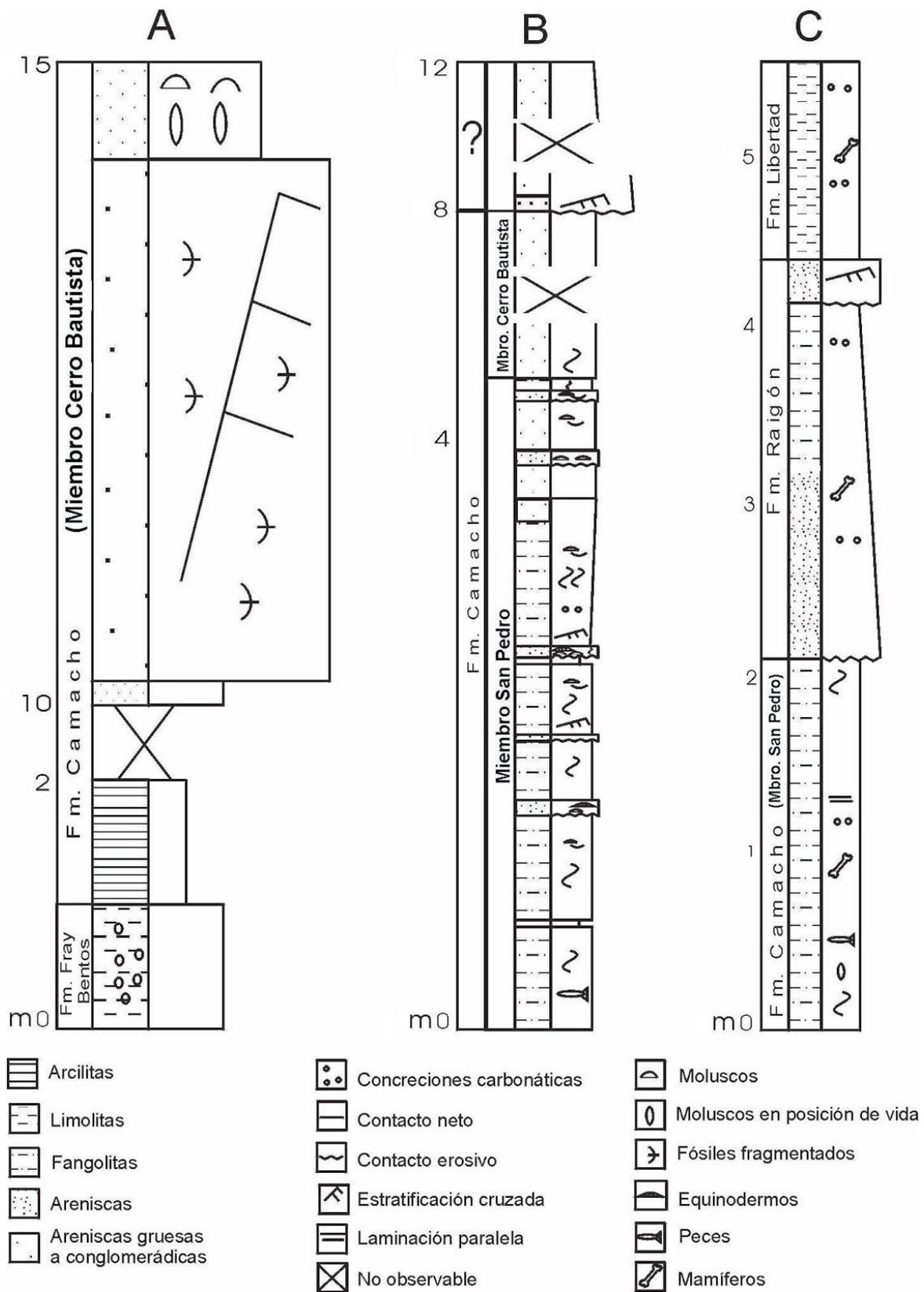
Como se expresó más arriba, la Formación Camacho está constituida por dos miembros: San Pedro y Cerro Bautista (Figura 2). Litológicamente, el Miembro San Pedro se encuentra compuesto principalmente por depósitos de limolitas arenosas verde-grisáceas bioturbadas, en los que se intercalan niveles menores de areniscas con gran riqueza fosilífera. Por otro lado, el Miembro Cerro Bautista está compuesto por litologías predominantemente arenosas blancas y maduras en los que se intercalan niveles de areniscas más gruesas ricos en fósiles según Perea y Martínez (2004).

Esta unidad es una de las formaciones más ricas en fósiles de Uruguay, conteniendo microfósiles, icnofósiles de sustrato blando (como *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* y *Maiakarichnus* entre otros) y de sustrato duro (como *Gastrochaenolites*, *Meandropolydora*, *Entobia* y *Teredolites*), moluscos (tanto bivalvos como gasterópodos), equinodermos (escudos de mar), braquiópodos, tiburones, peces óseos, tortugas, aves y mamíferos (marinos y terrestres). Por la fauna descrita anteriormente y aplicando el principio de actualismo, se infiere un ambiente marino marginal, con aguas cálidas y una salinidad marina normal a levemente reducida.

La Formación Camacho es asignada a la Transgresión Entrerriana desde Kraglievich (1928, 1932) hasta la actualidad, esta unidad presenta edad Mioceno Tardío según evidencias isotópicas (Perea, 2013) y bioestratigráficas (Perea, 2005).

Específicamente, esta formación, según Perea *et al* (1994, 1996) corresponde a la edad Mamífero Huayqueriense. La edad base del Huayqueriense corresponde a 9 millones de años según Flynn y Swisher (1995) y Cione *et al.* (2000) en Perea *et al* (2013). Sin embargo, en un trabajo reciente de del Río y Martínez (2018) se obtienen edades numéricas que van desde los 6.0 a los 7.2 millones de años para depósitos de la Formación Camacho en el departamento de Colonia.

Por la presencia de elementos faunísticos comunes con formaciones argentinas, Perea *et al* (2013) correlacionan la “Formación Camacho con la Formación Paraná, con el “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó, y con otros yacimientos del Piso/Edad Huayqueriense.”



**Figura 2.** Secciones estratigráficas de la Formación Camacho. 1, Punta Gorda (departamento de Colonia). 2, San Juan (departamento de Colonia). 3, Arazatí (departamento de San José). Obtenido de Perea *et al*, 2013.

## 1.2 Los Protheroetheriidae (Mammalia, Litopterna)

La Familia Protheroetheriidae descrita por Ameghino (1887) constituye un grupo de mamíferos ungulados nativos extintos que vivieron exclusivamente en el Cenozoico de Sudamérica. Estos organismos pertenecen al Orden Litopterna (Ameghino 1889), y Suborden Lopholipterna (Cifelli 1983).

Estos eran mamíferos herbívoros y cursoriales que se caracterizaban por poseer dentición con corona dentaria relativamente baja, incluían formas de pequeña a mediana talla, con cuello corto, y presentaban reducción de los dedos laterales (II y IV) pudiendo ser el dedo medio (III) el único presente en cada extremidad, como ocurre en el género *Thoatherium* (Scott, 1910).

Morfológicamente, los Protheroetheriidae presentan una reducción en el número de los incisivos, presentando por premaxilar uno hipertrofiado, recurvado, algo caniniforme, y dos inferiores, el central de menor tamaño y el externo con hipertrofia similar al superior. Hay ausencia de caninos superiores, por lo que entre los incisivos y los premolares (P1) se encuentra un diastema. Los P1 y P2 son simples, sin embargo los P3 y P4 se encuentran molarizados. Otra característica es la casi persistente braquiodoncia de la serie premolar-molar (Soria, 2001).

Básicamente todas las especies presentan los mismos rasgos dentarios, pero éstas se diferencian en el desarrollo y la posición que estos presentan, siendo los más destacados: desarrollo y posición del metacónulo, desarrollo de los estilos y pliegues labiales del paracono y metacono, presencia de cíngulos labiales, unión del protocono al hipocono y presencia o grado de desarrollo de entocónido, entre otros.

Gracias a estos caracteres se pudo determinar la riqueza máxima de esta familia para el Mioceno Temprano, específicamente en la Edad Mamífero Santacrucesense, con 13 especies y 7 géneros, y en el Mioceno Tardío, Edad Mamífero Huayqueriense, con 10 especies y 7 géneros (Villafañe *et al.* 2006; Ubilla *et al.* 2011) según Schmidt (2013).

### **1.3 Hipótesis de trabajo**

- La diversidad de proterotéridos en territorio uruguayo es mayor de la conocida hasta la fecha.
- Particularmente, el espécimen de este ungulado brinda importante información sistemática, bioestratigráfica y paleoambiental, para la Formación Camacho.

### **1.4 OBJETIVOS**

#### **1.4.1 Objetivo General**

- Describir en forma comparativa y realizar la determinación taxonómica del espécimen FC-DPV 2570, un cráneo con dentición completa de un proterotérido, hallado en Arazatí, procedente de la Formación Camacho, Miembro San Pedro; Mioceno Tardío.

#### **1.4.2 Objetivos específicos**

- Realizar un análisis de dispersión para cuantificar y visualizar algunas de las diferencias morfológicas observadas.
- Contextualizar al material mencionado en una filogenia de Protheroheriidae
- Efectuar inferencias estratigráficas.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

El material estudiado se encuentra depositado en la Colección Paleontológica (Vertebrados Fósiles) de la Facultad de Ciencias (FC-DPV), UdelaR, Montevideo. La metodología empleada consistió en la descripción detallada del material FC-DPV 2570, tomando como referencia los trabajos de Soria (2001) y Schmidt (2013, 2015) a través de una descripción morfológica comparativa.

Se realizó una comparación cualitativa y cuantitativa exhaustiva directamente con materiales depositados en colecciones científicas de referencia (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” y Museo de La Plata) y con datos de la bibliografía (Tablas 1 y 2).

Para la realización del análisis filogenético se utilizó la matriz de Schmidt (2015), comprendida por 20 taxones y 22 caracteres (de entre dos a cuatro estados). En ella se incorporó el material FC-DPV 2570. Para la edición de la matriz y el tratamiento de los datos filogenéticos, se utilizaron los programas Mesquite (Maddison y Maddison, 2010) y TNT (Tree analysis using New Technology) (Goloboff *et al*, 2008) respectivamente. La mayoría de los caracteres fueron considerados desordenados, excepto en los caracteres 1,2,4,6 y 19, que fueron considerados como ordenados al igual que en el trabajo de Schmidt (2015). Se ordenaron los datos de esta manera a pesar de que esto no es del todo correcto, ya que se le da una dirección a la evolución.

Listado de caracteres con los diferentes estados tomados de Schmidt (2015).

1. Hipsodoncia: (0) braquiodonte; (1) mesodonte; (2) protohipsodonte.
2. Pliegues labiales del paracono y metacono: (0) desarrollados; (1) poco desarrollados; (2) ausentes.
3. Cíngulos labiales en los molares superiores: (0) ausentes; (1) presentes.
4. Desarrollo de los estilos: (0) pequeños; (1) moderados; (2) desarrollados.
5. Desarrollo relativo de los estilos en M1-M3: (0) igualmente desarrollados; (1) mesostilo más desarrollado; (2) parastilo más desarrollado.

6. Unión del protocono al hipocono en M1-M2: (0) muy unidos sin dejar un sulcus muy marcado; (1) con tendencia a separarse dejando un sulcus marcado; (2) separados, dejando un sulcus profundo.
7. Precíngulo en M1-M3: (0) sin unión al protocono; (1) unido al protocono; (2) alcanzando el surco lingual posterior.
8. Metacónulo en P3: (0) presente; (1) ausente.
9. Metacónulo en P4: (0) unido al protocono; (1) unido al hipocono; (2) cercano al metacono; (3) aislado.
10. Metacónulo en M1-M2: (0) unido al protocono; (1) unido al hipocono; (2) unido a la pared entre el hipocono y el protocono; (3) unido al metacono; (4) aislado.
11. Desarrollo del metacónulo en M1-M2: (0) poco desarrollado; (1) desarrollado.
12. Metacónulo en M3: (0) presente; (1) ausente.
13. Hipocono en P3: (0) ausente; (1) presente.
14. Hipocono en P4: (0) ausente; (1) presente.
15. Desarrollo del hipocono en P4: (0) débil; (1) desarrollado.
16. Hipocono en M3: (0) ausente; (1) presente.
17. Protocono en P2: (0) ausente; (1) presente.
18. Lóbulo distal en m3: (0) presente; (1) ausente.
19. Entocónido en m1-m2: (0) mayor que el hipoconúlido; (1) igual o menor que el hipoconúlido; (2) ausente.
20. Paracónido en m1-m2: (0) ausente; (1) vestigial unido al paralófidio; (2) desarrollado, con tendencia a unirse al metacónido.
21. Paralófidio en m1-m2: (0) desarrollado, terminado lingualmente; (1) menos desarrollado, terminado en posición medial anterior.
22. Entocónido en m3 (N): (0) libre; (1) unido al hipoconúlido; (2) ausente.

Para el análisis estadístico se realizó un análisis de dispersión, que consiste en datos de dos variables, por lo que se comparan datos individuales (medidas dentarias) de los materiales de colecciones de referencia nombrados anteriormente, y el material en estudio FC-DPV 2570.

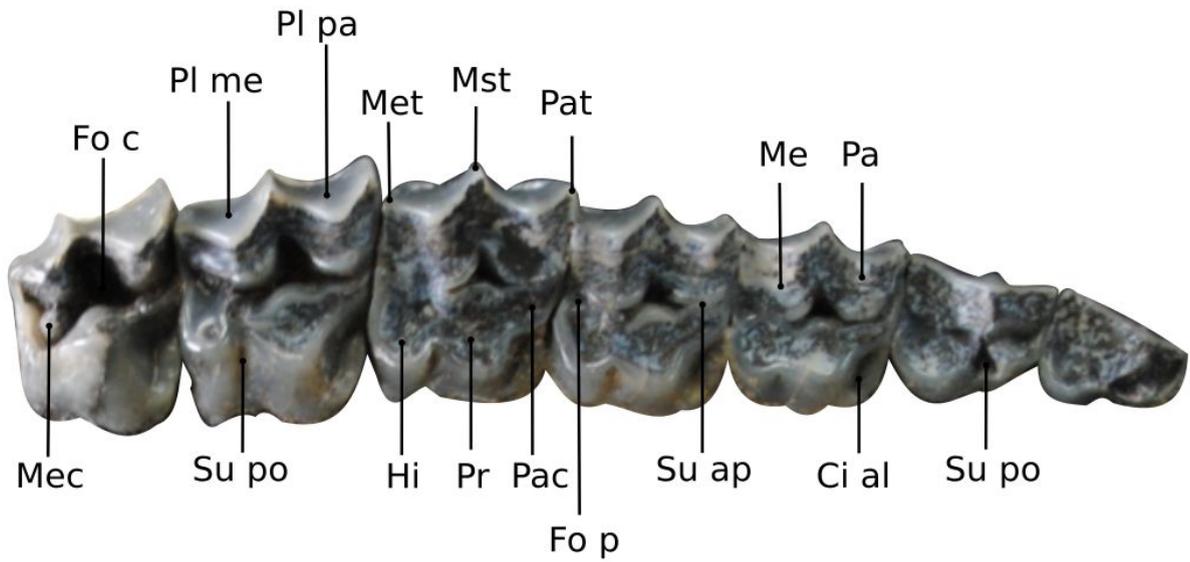
Abreviaturas anatómicas tomadas de Schmidt (2015) (Figura 3). **Ci.al**, cíngulo anterolingual; **Fo.c**, foseta central; **Fo.p**, foseta posterior; **Hi**, hipocono; **Me**, metacono; **Mec**, metacónulo; **Met**, metastilo; **Mst**, mesostilo; **Pa**, paracono; **Pac**, paracónulo; **Pat**, parastilo; **Pl.me**, pliegue del metacono; **Pl.pa**, pliegue del paracono; **Po.c**, postcíngulum; **Pr**, protocono; **Su.ap**, surco anteroposterior; **Su.po**, surco posterior.

### **Medidas craneanas y dentarias**

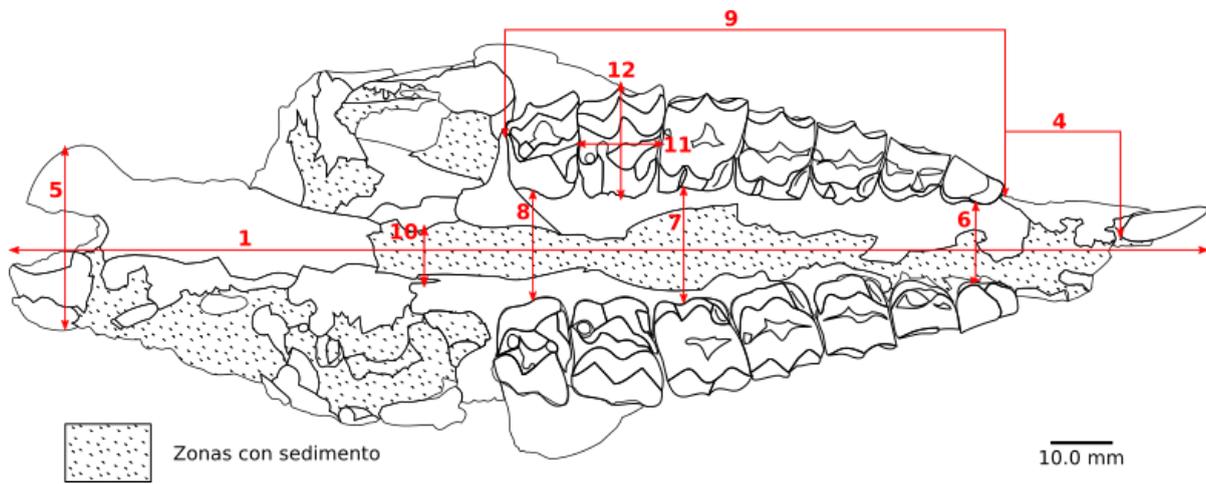
Las medidas craneanas y dentarias tomadas fueron (Figura 4):

- 1) longitud total (**LT**)
- 2) ancho órbita (**An.O**)
- 3) alto órbita (**Al.O**)
- 4) largo del diastema (**D**)
- 5) ancho bicondiloideo (**AB**)
- 6) ancho palatal a nivel del P1 (**APP1**)
- 7) ancho palatal a nivel del M1 (**APM1**)
- 8) ancho palatal a nivel del M3 (**APM3**)
- 9) largo de toda la serie P1-M3 (**LS**)
- 10) ancho a nivel del pterigoides (**AP**)
- 11) largo máximo antero-posterior de cada diente (**LAnt.Pos**)
- 12) ancho máximo linguo-labial de cada diente (**ALin-Lab**).

Las medidas de ancho de palatal a nivel del P1, M1 y M3 son estimadas para el ejemplar FC-DPV 2570, ya que el material presenta deformación sobre el plano sagital. La longitud total incluye los incisivos.



**Figura 3.** FC-DPV 2570. Serie dentaria derecha P1-M3. Nomenclatura dentaria de los Proterotheriidae.



**Figura 4.** Medidas craneanas y dentarias en norma palatal.

Lista de los especímenes utilizados para la comparación.

<i>Brachytherium cuspidatum</i>	69-XII-2-11 MACN 5864 MACN 9250 MACN 11000 MACN 13189 MACN 14303 MACN 16009
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	MACN 9118 MACN 9180-82 MACN 9200-08
<i>Epitherium laternarium</i>	MACN 8001
<i>Eoauchenia primitiva</i>	MACN 8002 MACN 8004
<i>Neobrachytherium morenoi</i>	MACN 8428
<i>Neolicaphrium recens</i>	MHD-P 509
<i>Proterotherium cervioides</i>	MLP 69-XII-2-9
<i>Prolicaphrium specillatum</i>	MACN 52-239
<i>Thoatherium minusculum</i>	MACN 2996 MACN 9045 MACN 9080-81
<i>Tetramerorhinus lacarius</i>	MACN 3021 MACN 3063
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN 5971 MACN 8663 MACN 8970-98
<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	MACN 8666
<i>Tetramerorhinus prosistens</i>	MACN 11621
<i>Thoatheriopsis mendocensis</i>	Holotipo 81-XI-28-

### 3. RESULTADOS

#### 1) Sistemática

**Orden** Litopterna Ameghino, 1889

**Suborden** Lopholipterna Cifelli, 1983

**Familia** Proterotheriidae Ameghino, 1887

**Subfamilia** Proterotheriinae Ameghino, 1885

**Género** *Brachytherium* Ameghino, 1883

**Especie tipo:** *Brachytherium cuspidatum* Ameghino 1883.

*Brachytherium cuspidatum* Ameghino, 1883

#### Propuesta de diagnosis ampliada (a partir de Schmidt, 2015)

El aporte a la diagnosis a partir del material FC-DPV 2570 se encuentra resaltado en negrita.

**Cráneo grácil, estrecho y elongado, de tamaño comparable a *Tetramerorhinus mixtum*. El plano de los huesos nasales y de la cresta lambdaidea no son continuos, sino que forman un ángulo como en *E. laternarium*. Arco cigomático grácil. Eje anteroposterior de la órbita mayor al dorsoventral. Cóndilos occipitales al mismo nivel que el plano del basioccipital, proyectados posteriormente.**

Premolares superiores deciduos con diámetro anteroposterior mayor que el bucolingual y pliegues labiales del paracono y metacono presentes. P3-P4 molariformes, de contorno cuadrangular. P3-M3 generalmente presentan pliegues labiales de paracono y metacono. M1-M2 con hipocono robusto separado del protocono por un surco posterolingual como en *Neobrachytherium intermedium*, **pero no totalmente aislados como en *Diadiaphorus majusculus***. M1-M2 generalmente con protocono de tamaño considerable. **Metacónulo cónico**, aislado, sin embargo, el desgaste tiende a unir paracónulo, protocono y metacónulo en una superficie continua. M3 notablemente más pequeño, sin hipocono, y con contorno trapezoidal. Premolares inferiores deciduos y definitivos alargados

anteroposteriormente. Molares inferiores con la crístida oblicua descansando a nivel del metacónido como en *Diplasiotherium pampa* y *Neobrachytherium ullaense*. Entocónido cercano o unido al hipoconúlido por el desgaste, fundamentalmente en el m3, a diferencia de *Neobrachytherium ameghinoi* (entocónido separado en m3). El hipoconúlido del m3 tiende, además, a formar un tercer lóbulo menos marcado que en *Tetramerorhinus* (Ameghino, 1894). Presencia y desarrollo de los cíngulos variable.

Material: FC-DPV 2570, cráneo casi completo con toda la dentición (Figura 5).

### 3.1 Descripción comparada

#### 3.1.1 Cráneo

El cráneo está prácticamente completo, es grácil, estrecho y elongado, de tamaño comparable a *Tetramerorhinus mixtum*. Se observa toda la serie dentaria y la presencia de diastema. Corroborando a Roland (2010) el material presenta deformación sobre el plano sagital, encontrándose la mitad izquierda fragmentada y desplazada hacia abajo, y la mitad derecha preservando mejor la morfología.

Por el poco desgaste que presentan los dientes el ejemplar podría ser un juvenil o subadulto, esto no se puede confirmar con la presencia de suturas ya que los huesos del cráneo se encuentran muy fragmentados.

La región rostral es más estrecha que la zona posterior y se encuentra casi completa, faltando los nasales, palatinos y parte del premaxilar izquierdo. Los premaxilares continúan el plano de los maxilares lateralmente al igual que en *Thoatherium minusculum*, *Diadiaphorus majusculus*, *Tetramerorhinus mixtum* y *Tetramerorhinus cingulatum*, a diferencia de *Epitherium laternarium* en el que divergen anteriormente.

Sobre la región dorsal, como fue mencionado anteriormente, se encuentra mejor preservada la mitad derecha, observándose el lacrimal fragmentado, y el frontal con la región anterior mejor preservada.

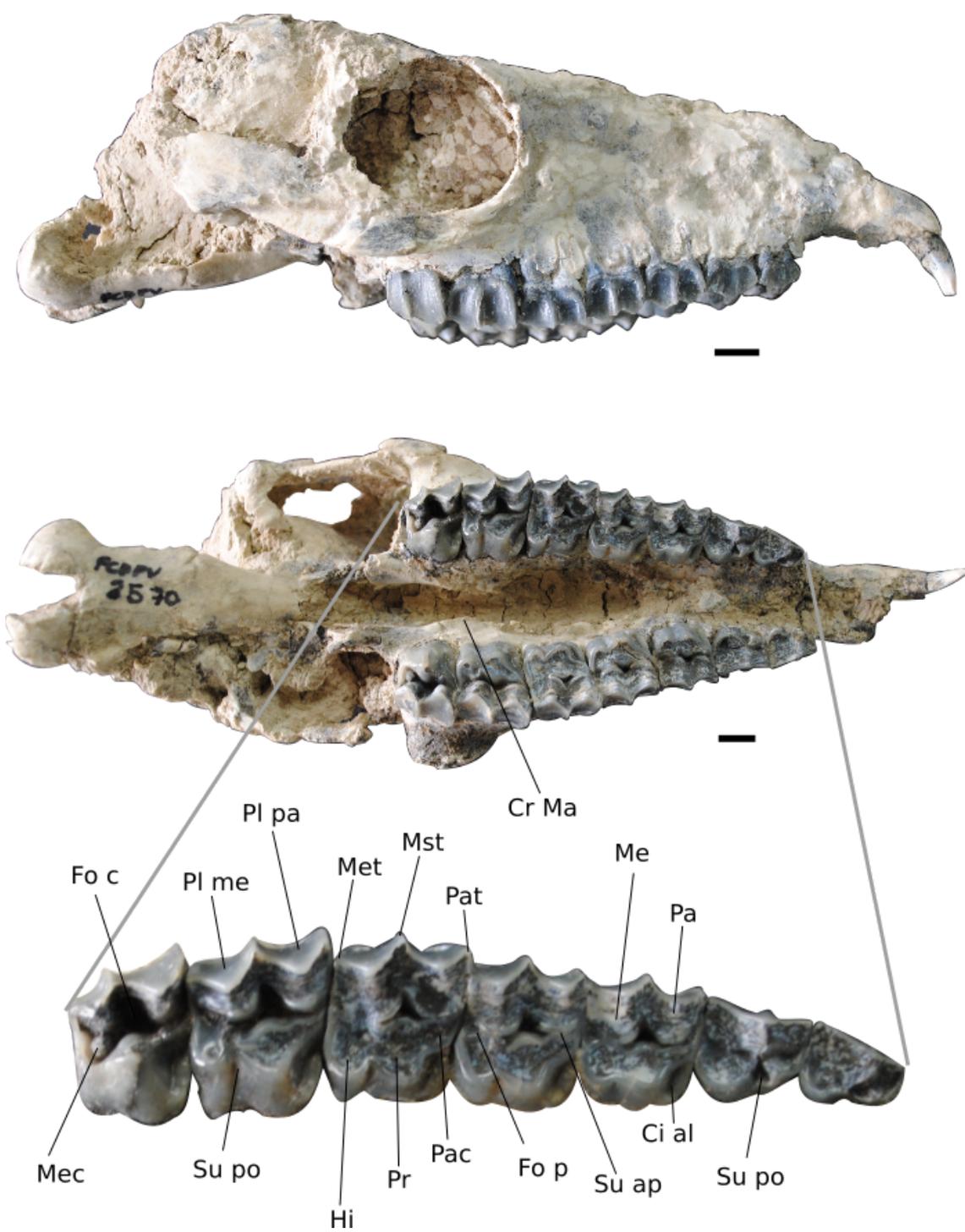
Lateralmente, el temporal derecho se encuentra bien preservado, al igual que el yugal y lacrimal, delimitando una órbita cerrada con un eje anteroposterior mayor al dorsoventral al igual que *Tetramerorhinus lacarius* y *T. mixtum*, a diferencia de *Diadiaphorus majusculus* que tiene el eje anteroposterior menor al dorso ventral, y *Eoauchenia* que es circular. El arco cigomático es grácil como *Tetramerorhinus mixtum* a diferencia de *Tetramerorhinus cingulatum* y *Diadiaphorus*

Posteriormente, el parietal se encuentra fragmentado, siendo ausente en la zona izquierda. El occipital no preserva la zona dorsal correspondiente al supraoccipital, y la zona donde se encontraría la cresta lambdoidea, pero si la postero-ventral. Sin embargo se puede observar que el plano de los huesos nasales y el de la cresta lambdoidea no son continuos como sucede en *Diadiaphorus*, *Tetramerorhinus mixtum* y *T. cingulatum*; sino que forman un ángulo, como sucede en *Epitherium laternarium*.

El basicráneo presenta con buena preservación el basiesfenoides, el basioccipital, y en menor medida el cóndilo occipital derecho e izquierdo respectivamente. Los cóndilos se encuentran al mismo nivel que el plano del basioccipital presentando proyección posterior a diferencia de los demás representantes, donde los cóndilos se disponen por debajo del plano del basioccipital, sobresaliendo ventralmente, como sucede en *Epitherium laternarium*, *Thoatherium minusculum*, *Diadiaphorus majusculus*, *Tetramerorhinus cingulatum* y *Tetramerorhinus mixtum*.

Se observa la presencia de ambos pterigoides, el izquierdo está completo.

Los maxilares se encuentran bien preservados en las zonas adyacentes a la dentición, pero esto no sucede en la zona central del paladar, por lo que la sutura intermaxilar no se observa; a nivel de M2 a M3 se observan bien desarrolladas dos crestas, una por maxilar; éstas a nivel del M3 se encuentran más cerca del borde alveolar, pero a nivel del M2 se dirigen hacia la sutura intermaxilar paralelas sin llegar al plano sagital; por esto el paladar a nivel del M2 es más estrecha, mientras que a nivel de P1 a M1 presenta forma cóncava pronunciada.



**Figura 5.** FC DPV 2570, Vista lateral, ventral y serie dentaria derecha P1-M3.  
 Nomenclatura dentaria de los Proterotheriidae.

### 3.1.2 Dentición

El ejemplar posee un incisivo por premaxilar, hipertrofiado, de tipo hipsodonte, recurvado labialmente y algo caniniforme. Este diente es de sección triangular, siendo las caras labiales las de menor superficie. La cara labio-distal se encuentra desgastada. El incisivo presenta proyección anterior.

Los incisivos y los premolares están separados por un diastema conspicuo.

Los premolares superiores presentan el diámetro anteroposterior mayor que el linguolabial y cúspides linguales más bajas que las labiales.

El **P1** es el premolar de menor tamaño. Presenta una cúspide triangular sobre el lado labial y se ensancha sobre la cara labial. Hacia la base de las caras linguales de la cúspide se observan dos fosetas, una sobre el lado distolingual, que es rodeada por un cíngulo posterior, y otra sobre el lado mesiolingual, que es rodeada por un cíngulo antero lingual.

Sobre la zona anterior del surco posterior se observa lo que podría ser un indicio de de paracono.

El **P2** le sigue en tamaño a P1, y al igual que éste, presenta una cúspide labial dominante, asociada al mesostilo. Sobre la base de la cúspide mayor, hacia la zona anterior, se observa un surco anteroposterior, en la parte lingual del surco se encuentra una cúspide menor, el protocono. Sobre la base de la pared posterolingual del surco se encuentra el hipocono.

Las cúspides menores (que se encuentran sobre el lado lingual), están separadas por una foseta de las cúspides mayores. Entre ambas cúspides menores se encuentra un surco, que en los molares corresponde al postero lingual. (son nombrados de esta manera porque los premolares 1 y 2 presentan mayor desarrollo del lóbulo posterior que del anterior).

El metastilo es el lofo más desarrollado, y el parastilo el menos desarrollado observándose un indicio de metacono y paracono.

Sobre la parte posterior, entre el metacono y el hipocono se encuentra un indicio de foseta posterior.

**P3** y **P4** presentan básicamente la misma morfología, de tipo molariforme, con contorno cuadrangular. El P3 es el más pequeño, el metacono está más

desarrollado que el paracono y el paracónulo está poco desarrollado. P4 es más grande que P3 y al igual que en P3 la foseta central presenta continuidad con la foseta posterior.

**M1** le sigue en tamaño a P4, y presenta básicamente la misma morfología que P3 y P4. El metacono y paracono presentan tamaño similar. El protocono está más desarrollado que el hipocono y que el paracónulo. No se observa metacónulo, esto puede deberse al desgaste, y a la estrecha asociación de éste con el protocono. Protocono, paracónulo, y metacónulo, están unidos por el desgaste; el hipocono se encuentra separado, pero no aislado del protocono por un surco posterolingual, como sucede en otros ejemplares de *Brachytherium cuspidatum*, a diferencia de *Tetramerorhinus cingulatum*, *Diadiaphorus majusculus*, *Proterotherium cervioides*, *Thoatheriopsis mendocensis*, y *Tetramerorhinus lucarius*, donde se encuentran totalmente separados. No presenta desarrollo de pliegues labiales, a diferencia de *Proterotherium cervioides* que presenta pliegues muy desarrollados, y *Anisolophus floweri* que presenta pliegues algo desarrollados en P4 y M2.

El metastilo y el parastilo presentan un desarrollo similar, siendo el parastilo un poco más grande, sin embargo el más desarrollado es el mesostilo.

Al igual que en los premolares tres y cuatro, se observa foseta central. La foseta posterior se encuentra presente, aunque apenas visible, por el desgaste, por lo que no hay unión con la foseta central. Se observa un cíngulo antero lingual sin unión al protocono al igual que en otros ejemplares de *Brachytherium cuspidatum*, *Proterotherium cervioides*, *Thoatherium minusculum*, *Neobrachytherium ameghinoi* y *N. intermedium*; En esto se diferencia de *Anisolophus floweri*, que presenta el cíngulo anterolingual unido al protocono, y de *Diadiaphorus majusculus*, en que se prolonga hasta el surco posterior y *Thoatheriopsis mendocensis*, en que se prolonga hasta el hipocono. El postcingulum está menos desarrollado, posiblemente por causa del desgaste.

**M2** es el molar de mayor tamaño, se observa el metacónulo asociado al hipocono a diferencia de *Tetramerorhinus lucarius* y *Epitherium laternarium*. Entre el postcíngulum y el metacónulo está ubicada la foseta posterior, a diferencia de M1, ésta se encuentra conectada con la foseta central.

El metacono y el paracono están menos desarrollados que en M1 y presentan tamaño similar. El parastilo es el estilo más desarrollado, seguido por el mesostilo y el metastilo, sin embargo las distancias entre el mesostilo y el metastilo es la misma que entre mesostilo y parastilo.

Se observa un surco anteroposterior unido a la foseta central siendo esta última más pronunciada que en M1.

Sobre la cara lingual del diente se encuentra el surco postero lingual que separa el protocono del hipocono pero no los aísla totalmente.

M3 es de menor tamaño que M2 y presenta forma "trapezoidal", al igual que en otros especímenes de *Brachytherium cuspidatum*, *Thoatherium minusculum*, *Epitherium laternarium*, *Diadiaphorus majusculus*, *Tetramerorhinus lucarius*, *T. mixtum*, *T. prosistens* y *T. cingulatum*; y a diferencia de *Neobrachytherium morenoi*, y *Neolicaphrium recens* en el que el tamaño es mayor y presenta una forma más cuadrangular. El metacónulo presenta forma cónica y se encuentra en la parte posterior aislado del protocono y cercano al post cingulum por lo que no hay foseta posterior, al igual que en el espécimen MACN PV 14303 de *Brachytherium cuspidatum*. El metastilo se encuentra muy poco desarrollado, le sigue el mesostilo, siendo el más desarrollado el parastilo; debido a esto la distancia del mesostilo al parastilo es considerablemente más grande que la del mesostilo al metastilo a diferencia de M2. El metacono y el paracono están menos desarrollados que en M2. No presenta hipocono al igual que *Brachytherium cuspidatum* y *Anisolophus floweri* y a diferencia de *Tetramerorhinus lucarius*, *Epitherium laternarium*, y *Neobrachytherium intermedium*, *N. ullumense* y *N. ameghinoi*. Hay escaso desarrollo del paracónulo respecto al paracono.

El surco anteroposterior se encuentra bien desarrollado, y conecta con la foseta central al igual que en M2, ésta se encuentra más pronunciada, y con forma cilíndrica a diferencia de los M1, M2, P3 y P4 en los que es más triangular. Al igual que en el resto de los molares se observa un cingulo anterolingual sin unión al protocono.

### 3.1.3 Comentarios

El ejemplar posee gran similitud morfológica con *Brachytherium cuspidatum*, particularmente en los siguientes caracteres:

M1 con hipocono separado, pero no aislado del protocono por un surco posterolingual; M3 de pequeño tamaño y forma trapezoidal; metacónulo del M3 con forma cónica ubicado en la parte posterior, aislado del protocono, y cercano al post cingulum por lo que no hay foseta posterior; M3 sin hipocono.

Por lo tanto, es posible asignar este ejemplar a la especie *Brachytherium cuspidatum*. No obstante el espécimen FC-DPV 2570 posee algunas variaciones individuales que se discutirán más adelante.

### 3.2 Medidas craneanas y dentarias

En las tablas 1 y 2 se proporcionan las con medidas craneanas y dentarias y del material en estudio FC-DPV 2570 y de los materiales con los que se comparó cuantitativamente. Las medidas fueron tomadas directamente sobre los ejemplares.

Nº Colección	Determinación	LT	An. O	Al.O	AB	D	AP.P1	AP. M1	AP. M3	AP	LS
FC-DPV 2570		197	34,5	30,5	33,8	23,1	13,3	19,6	17,3	12,2	83,9
MACN A 8666	<i>P.principal</i> tipo	222	31	27,4	37,2			29,8			83,4
MACN A 8970		190	30,8	30,5	35			19,5			80,3
MACN A 3063	<i>Proterotherium</i>							25,1			67
MACN A 3021	<i>T.lucarius</i> tipo			24				21,9			67,2
MACN A 3067	<i>P.cavum</i> tipo							23,2			70,1
MACN A 3067	<i>T.fortis</i> tipo	210	30,1	32	38,6			29,6			78,9
MACN 15365	revisar										
MACN A 2996	<i>T.minusculum</i>										69,7
MACN A 9200	<i>D.robustus</i> tipo	252	32,9	39,7				31,2			116,8
MACN A 52-239	<i>P.specillatum</i> tipo		29,9				24,4	28,5	32		87,7
MACN A 9080	<i>T.minusculum</i>					21,8					75,9
MACN A 8002	<i>E.primitiva</i>		35,4	33,4			31,7	30,8	28,9		70,8
MACN A 9181	<i>D.majusculus</i>		32	36	41,6		32,4	33,8	35,4	23,4	115,2
MACN A 8663	<i>T.mixtum</i>		29	24,3		20,5	20,3	20,4	20,5		80,8

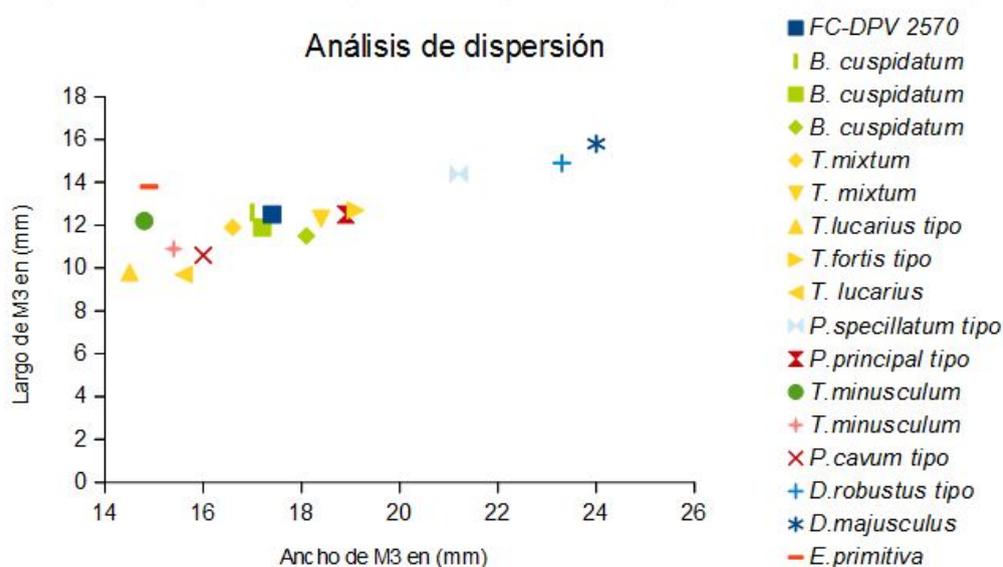
Tabla 1. Medidas craneanas

Nº Colección	Determinación	P1 a/l	P2 a/l	P3 a/l	P4 a/l	M1 a/l	M2 a/l	M3 a/l
FC-DPV 2570		8,4/10,7	10/11	12,8/12,3	14,1/13,3	15/14,1	17/14,9	17,4/12,5
MACN A 8666	<i>P.principal tipo</i>	9,4/10,5	12,3/10,8	15/12,5	17,3/13,3	18,3/14,8	20,2/15,7	18,9/12,5
MACN A 8970		9/10,2	11,3/10,2	13,5/12,1	16/13,4	16,8/13,5	19,5/14,3	18,4/12,3
MACN A 3063	<i>Protherotherium</i>	5,9/8,3	9,2/9,6	13,2/9,7	14,3/10,3	16,3/11,7	15,8/12,1	15,6/9,7
MACN A 3021	<i>T.lucarius tipo</i>	6,3/7,8	9,5/9,3	11,3/9,9	13,8/10,7	13,1/11	15,2/11,3	14,5/9,8
MACN A 3067	<i>P.cavum tipo</i>	7,5/7,6	11,1/9,8	12,3/10,5	14,2/11,2	15,9/11,6	16,5/13	16/10,6
MACN A 3067	<i>T.fortis tipo</i>	9,2/9,6	12,7/11,4	15,1/12,3	17,2/12,3	18,3/12,8	20,6/15,1	19,1/12,7
MACN 15365	<i>revisar</i>							
MACN A 2996	<i>T.minusculum</i>	6,7/7,4	8,9/8,9	11,7/10,4	13,2/11,4	14,2/11,3	16,5/13,6	15,4/10,9
MACN A 9200	<i>D.robustus tipo</i>	11,2/13,5	15,8/17,4	19,6/19,6	20,9/17,8	22,5/19,1	25,6/21,6	23,3/14,9
MACN A 52-239	<i>P.specillatum tipo</i>	8,6/11,5	14,8/12,4	16,6/14,8	18,9/13,6	21/12,3	22,9/15,1	21,2/14,4
MACN A 9080	<i>T.minusculum</i>	6,8/8,1	9,1/9,8	14,3/10,8	13,6/10,6	14,3/10,7	15,8/13,4	14,8/12,2
MACN A 8002	<i>E.primitiva</i>	4,8/6,4	7,8/7,6	11,8/9,6	14,3/9,9	17/11,2	17,1/13,9	14,9/13,8
MACN A 9181	<i>D.majusculus</i>	11,4/14	17,2/16,3	18,7/17	22,4/18,2	23,1/18,8	24,9/21,6	24/15,8
MACN A 8663	<i>T.mixtum</i>	8,4/10	11,5/10,9	14/11,1	16/12,7	16,6/13,2	18/13,6	16,6/11,9

Tabla 2. Medidas dentarias

### 3.3 Análisis de dispersión

Los datos utilizados para la construcción del gráfico (Figura 6), fueron las medidas de largo y ancho del tercer molar. El M3 es el que presenta mayor variabilidad (en tamaño como morfológica) entre las especies, por lo que el mismo, es diagnóstico.



**Figura 6.** Análisis de dispersión.

La medida dentaria que presenta mayor variación en el M3 de los Proterotéridos es el ancho.

Teniendo en cuenta el tamaño craneal, efectivamente los ejemplares con dentición más grandes son *D. majusculus* y *D. robustus*.

Los ejemplares de *T. mixtum* se encuentran cerca de *T. fortis*, al igual que *Proterotherium* y *T. Lacarius*. Estos ejemplares pertenecen al género *Tetramerorhinus* definido por Ameghino (1894) según Soria (2001).

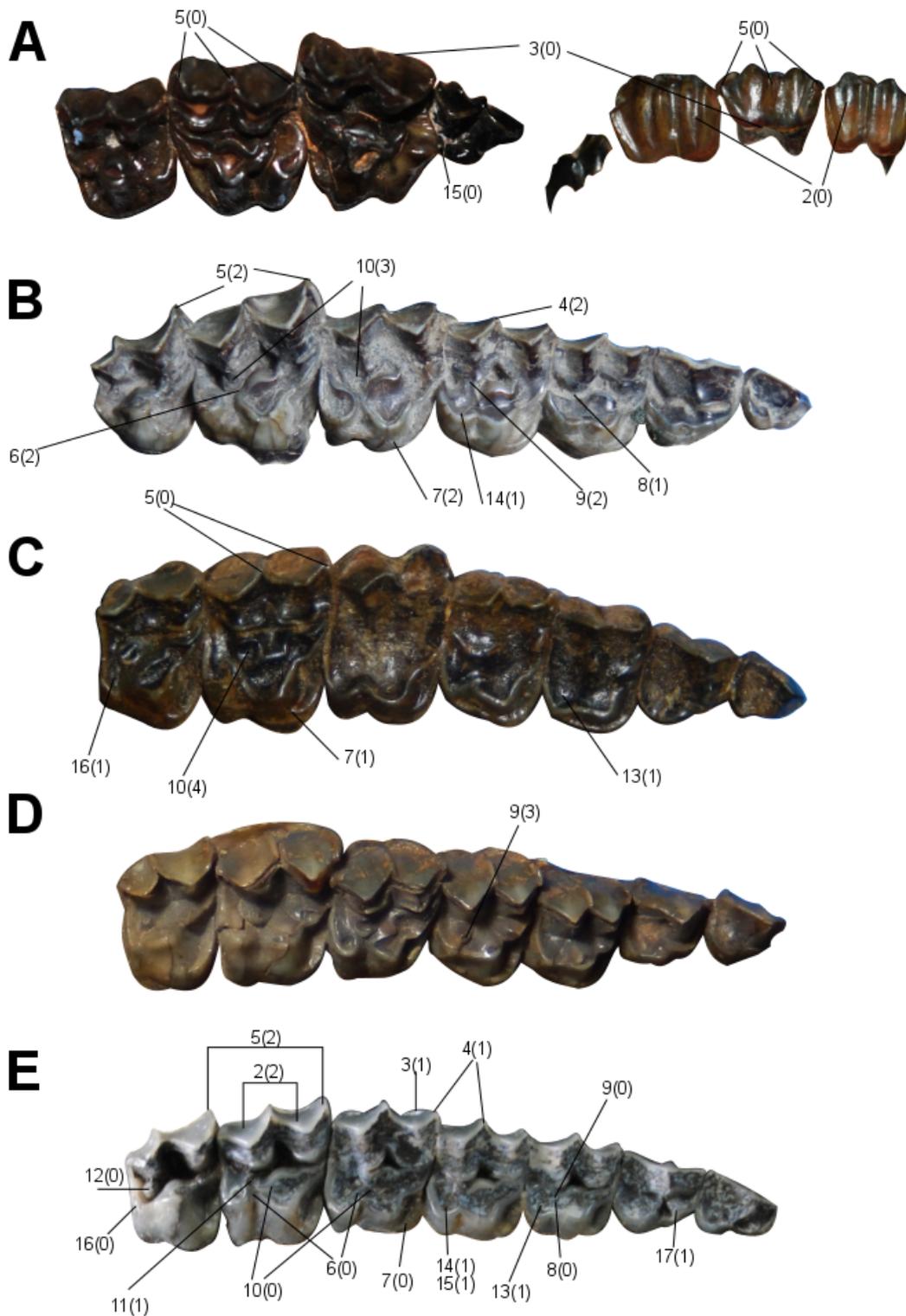
El material en estudio, se encuentra en el rango de tamaños intermedios, al igual que los materiales pertenecientes a *B. cuspidatum*.

### 3.4 Análisis Filogenético

De acuerdo a la configuración de estados de cada carácter (Figura 7 y 8), los resultados del material en estudio, para la base de la matriz del análisis filogenético (Tabla 3), queda de la siguiente manera:

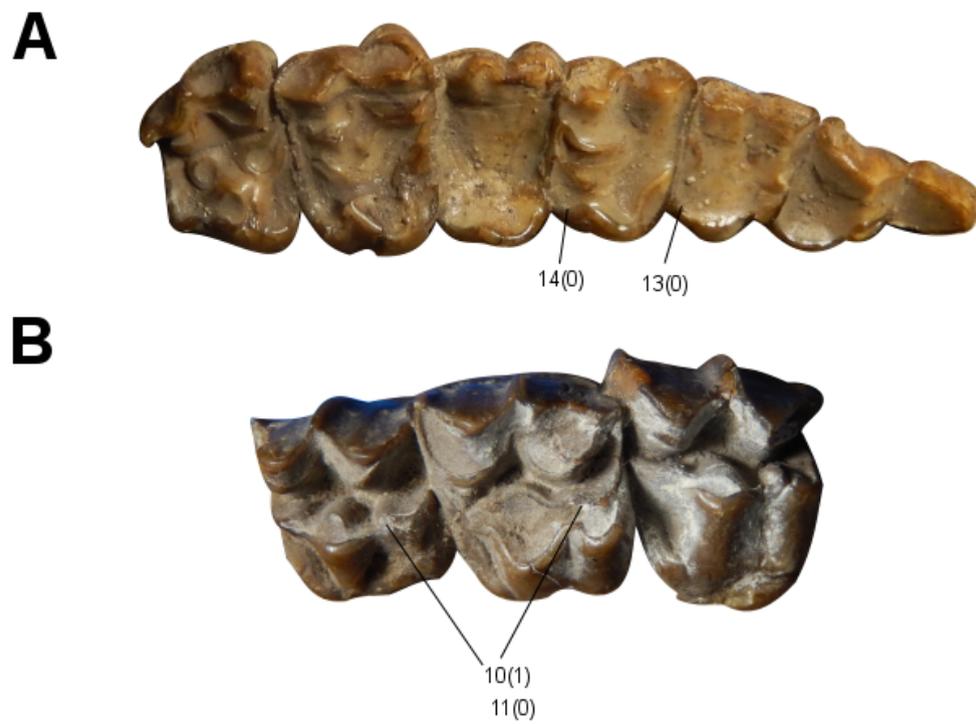
Taxon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Paranisolambda prodromus</i>	0	0	1	1	0	2	1	-	-	1	1	0	-	-	-	0	1	1	0	2	0	0
<i>Paramacrauchenia scamnata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	?	2	0	A	0	0	-	0	0	0	1	0	1	1
<i>Prolicaphrium specillatum</i>	0	1	1	1	1	2	1	0	3	4	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Lambdaconus lacerum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	A	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	1
<i>Picturotherium migueli</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	0	2	1	1	0	2	1	0	3	4	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	1	2	1	2	2	2	2	1	D	3	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2
<i>Thoatherium minusculum</i>	1	C	1	1	2	1	0	1	B	0	0	A	1	1	1	A	1	1	2	A	0	2
<i>Anisolophus floweri</i>	0	1	1	1	C	1	1	?	3	4	1	0	?	1	0	0	?	0	0	0	0	1
<i>Anisolophus minusculus</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	?	4	1	?	1	?	?	?	?	0	0	0	0	1
<i>Thoatheriopsis mendocensis</i>	1	2	1	2	2	2	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?
<i>Proterotherium cervioides</i>	0	0	0	1	0	2	0	?	0	0	1	0	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Brachytherium cuspidatum</i>	1	1	1	1	2	2	0	0	0	4	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Epitherium laternarium</i>	2	2	1	1	2	2	A	0	?	1	0	0	?	1	?	1	1	0	?	1	0	1
<i>Eoauchenia primitiva</i>	2	2	1	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neobrachytherium ullumense</i>	1	1	1	2	1	1	0	0	?	2	0	1	?		1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Neobrachytherium morenoi</i>	1	1	1	2	2	2	0	?	1	1	0	?	?	1	1	?	?	?	1	2	0	?
<i>Neobrachytherium ameghinoi</i>	1	2	1	2	2	1	0	?	?	2	0	0	?	?	?	1	?	1	1	1	0	0
<i>Neobrachytherium intermedium</i>	1	1	1	2	2	2	0	0	A	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Diadiaphorus eversus</i>	2	?	?	?	?	2	2	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<b>FC-DPV 2570</b>	1	2	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	?	?	?	?	?

**Tabla 3.** Matriz de caracteres utilizada en el análisis filogenético de los Proterotheriidae por Schmidt, 2015 con la inserción del nuevo ejemplar FC-DPV 2570.



**Figura 7.** *Proterotherium cervioides*, A. MLP 69-XII-2-9, maxilar izquierdo con P4, M1, M2, y M3 en eclosión. *Diadiaphorus*, B. MACN 9200-08, maxilar derecho P1-M3. *Tetramerorhinus lacarius*, C. MACN 3063, maxilar derecho P1-M3. *Tetramerorhinus*

*cingulatum*, D. MACN 8666, Maxilar derecho P1-M3; FC-DPV 2570, E. maxilar derecho P1-M3.



**Figura 8.** *Prolicaphrium specillatum*, A. MACN 52-239, maxilar derecho P1-M3.  
*Neobrachytherium morenoi*, B. MACN 8428 maxilar izquierdo M1-M3.

A partir de la misma se obtuvieron 72 árboles igualmente parsimoniosos, de 87 pasos, con un índice de consistencia de 0,621 y un índice de retención de 0,689.

El árbol que se presenta es el de mayorías (Figura 9).

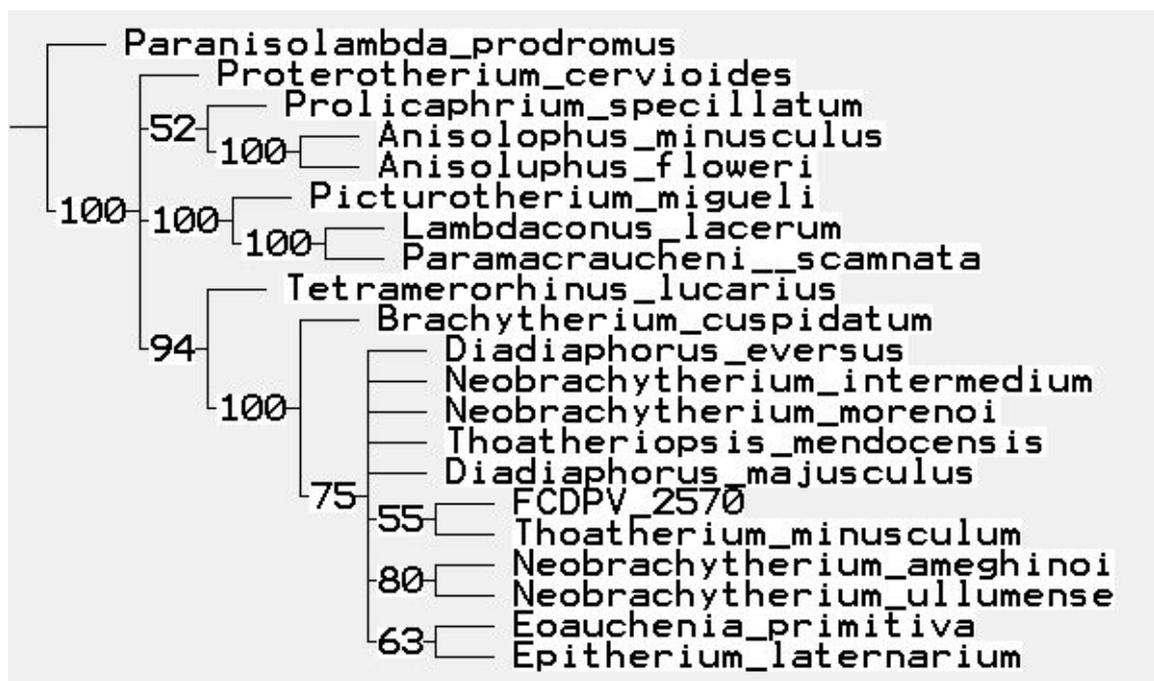


Figura 9. Árbol de mayorías.

Teniendo en cuenta el árbol de mayorías podemos decir que: los taxa más basales coinciden con los que se encuentran en edades mamíferos más antiguas, desde el Deseadense al Santacrucense; y las más modernas desde el Huayqueriense al Montehermosense.

El análisis filogenético ubica el ejemplar FC-DPV 2570 formando parte del grupo hermano de *Brachytherium cuspidatum*. El grupo del que forma parte el material en estudio se divide en tres clados de solo dos miembros cada uno y un grupo que no presenta resolución; el taxa que se encuentra en el mismo grupo que FC-DPV 2570 es *Thoatherium minusculum* de edad Santacrucense; los siguientes grupos son: *Neobrachytherium ameghinoi* y *N. ullumense*, con edades Chasiquense y Montehermosense; y *Eoauchenia primitiva* (Montehermosense), y *Epitherium laternarium* (Huayqueriense y Montehermosense). El grupo que no presenta

resolución se encuentra conformado por: *Diadiaphorus* (*D. eversus* y *D. majusculus*) de edad Santacrucense, y *Neobrachytherium morenoi*, *N. intermedium* con edades Chasiquense y Montehermosense.

Teniendo en cuenta el árbol de mayorías se observa que: no es posible una mayor resolución de los nodos, y el apoyo de los mismos es bajo. Esto es posiblemente por la falta de caracteres, o porque los mismos no son informativos. Para generar un árbol con mayor apoyo es necesario generar una matriz con más caracteres, y obtener nuevos caracteres informativos. Para esto, sería necesario una cantidad suficiente de materiales completos para todos lo géneros.

#### 4. DISCUSIÓN

Teniendo en cuenta la descripción comparativa, podemos decir que el ejemplar corresponde a la especie *Brachytherium cuspidatum*. Se puede descartar la pertenencia al resto de los géneros por diferencias no solo dentarias, sino craneanas en general, ya que presentan material craneano completo.

La especie *Brachytherium cuspidatum* fue descrita por Ameghino (1883), siendo el holotipo un fragmento mandibular derecho con dp2-dp4 y m1 en erupción (MLP 69-XII-2-4) perteneciente a la Formación Ituzaingó según Soria (2001).

Posteriormente, Schmidt (2015) amplía la diagnosis a material craneano (molares) en función de una correlación de tamaño y gracilidad, ya que el material mandibular y craneano no se encontraba asociado.

Sin embargo difiere de *Brachytherium cuspidatum* en algunos caracteres, entre los más distintivos, el material en estudio no presenta pliegues labiales del paracono y metacono, siendo que *B. cuspidatum* los presenta poco desarrollados. El metacónulo en M1-M2 se encuentra unido al protocono en FC-DPV 2570, en cambio un *B. cuspidatum* se encuentra aislado. El protocono e hipocono en M1-M2 en el material FC-DPV 2570 se encuentra con tendencia a separarse dejando un *sulcus* marcado, mientras que para *B. cuspidatum*, Schmidt (2015) indica que están separados, dejando un *sulcus* profundo; sin embargo teniendo en cuenta los ejemplares de *Diadiaphorus majusculus*, donde se observa el surco más marcado, se difiere de lo observado por Schmidt (2015).

El material encontrado permite ampliar la diagnosis a material craneano, brindando nueva información sobre esta especie, ya que presenta rasgos que difieren de muchos de los otros géneros, como lo son la disposición de los cóndilos, gracilidad, forma y proyección de los incisivos, y forma de la órbita. Sin ser menor, el material en estudio presenta información de la serie dentaria completa, ya que hasta el momento solo fueron encontrados hasta tres dientes superiores asociados.

Los ejemplares de *Brachytherium cuspidatum* fueron encontrados en el “Mesopotamiense” de la Formación Ituzaingó (Entre Ríos, Argentina), de edad mamífero Huayqueriense según Schmidt (2015); y en la Formación Cerro Azul (La Pampa, Argentina), de edad Chasicoense - Huayqueriense. Sin embargo, para esta última, el material se encuentra fragmentado, por lo que la presencia de *Brachytherium cuspidatum* está en dudas para esta formación según Schmidt *et al.* (2018). Tanto la Formación Ituzaingó como la Formación Cerro Azul como fue mencionado anteriormente son de edad Huayqueriense, correlacionándose con la Formación Camacho, donde fue encontrado el ejemplar aquí estudiado.

## 5. CONCLUSIONES

El estudio del material FC-DPV 2570 ha permitido incrementar el conocimiento de la fauna de la Formación Camacho en particular, y ampliar el registro fósil de Uruguay en general, ya que el mismo es una especie nueva, no registrada en nuestro país hasta la fecha.

*Brachytherium cuspidatum* es conocida por mandíbulas y escasos molares superiores, sin embargo, con el aporte de este nuevo material aumenta la información para la especie, ya que se trata de un cráneo con todos los dientes en perfecto estado, por lo que nos brinda nueva información en el contexto de la sistemática de los Protheroheriidae.

*B. cuspidatum* se ha registrado en unidades del Huayqueriense de Argentina, lo que confirma la presencia del piso/edad Huayqueriense en la Formación Camacho de Uruguay, como ha sido previamente indicado con base en otros taxones.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

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 (Vol. 8). PE Coni.

Ameghino, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del Piso Mesopotámico de la formación patagónica: recogidos en las barrancas del Paraná por el Profesor Pedro Scalabrini/por Florentino Ameghino. Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba 5: 101-116.

Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en terrenos eocenos de la patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. Bol. Mus. La Plata 1:26.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina: Obra escrita bajo los auspicios de la Academia nacional de ciencias de la República Argentina para ser presentada á la Exposición universal de Paris de 1889 (Vol. 6). PE Coni é hijos.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina: Obra escrita bajo los auspicios de la Academia nacional de ciencias de la República Argentina para ser presentada á la Exposición universal de Paris de 1889 (Vol. 6). PE Coni é hijos.

Ameghino, F. 1894. Ennumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. Bol. Acad. Nac. Cience. Córdoba 13: 259-445.

Caorsi, J. H., & Goñi, J. C. 1958. *Geología uruguaya*. Instituto Geológico del Uruguay. Imprenta Nacional. Montevideo. 73pp mas láminas.

Cifelli, R. 1983. The origin and phylogeny the South American Condylarthra early Tertiary Litopterna (Mammalia). *Am. Mus. Novitates* 2772: 1-49.

Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.

Darwin, C. 1839. *Narrative of the surveying voyages of his Majesty's ships, 3.* Colburn, Londres, 615 p.

del Río, C.J. y Martínez, S. 1998. El Mioceno marino en la Argentina y en el Uruguay. En: C.J. del Río (Ed.): *Moluscos marinos Miocenos de la Argentina y del Uruguay. Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de Buenos Aires* 15: 5–25.

del Río, C.J. y Martínez, S., McArthur, J.M., Thirlwall, M.F., Pérez, L.M. 2018. Dating late Miocene marine incursions across Argentina and Uruguay with Sr-isotope stratigraphy. *Journal of South American Earth Sciences*. 85: 312-324.

de Santa Ana, H., y Ucha, N. 1994. Exploration perspectives and hydrocarbon potential of the Uruguay sedimentary basin. División Investigación y Desarrollo, ANCAP. Montevideo. Informe interno, 98 pp.

Flynn, J.J. y Swisher, C.C. 1995. Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. *Society for Sedimentary Geology Special Publication* 54: 317–333.

Frenguelli, J. 1930. *Apuntes de geología uruguaya. Bol. Inst. Geol. Perf.*, II: I-47. Montevideo.

Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774-786.

Goso, H., & Bossi, J. 1966. Cenozoico. En: Bossi J (ed): Geología del Uruguay. Universidad de la República, Montevideo, 259-305pp.

Kraglievich, L. 1928. *Apuntes para la geología y paleontología de la República Oriental del Uruguay*. Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología 2: 5-61.

Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. An. Mus. Hist. Nat. Montevideo, (2)3:257-32.

Maddison, W. P., & Maddison, D. R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. 2011; Version 2.75. *Reference Source*.

Martínez, S., & del Rio, C. 2002. Las provincias malacológicas miocenas y recientes del Atlántico sudoccidental. *Anales de biología* 24: 121-130.

Martínez, S. 1994. Bioestratigrafía (invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 346 p.

Perea, D., Ubilla, M., Martínez, S., Piñeiro, G. y Verde, M. 1994. La Edad-Mamífero Huayqueriense (Mioceno Superior) en el Uruguay. *Acta Geologica Leopoldensia* 17: 375–389.

Perea, D., Ubilla, M. y Piñeiro, G. 1996. First fossil record (Late Miocene) of Phrynosops (*P. geoffroanus* complex; Chelidae) from Uruguay; biostratigraphical and paleoenvironmental context. *Copeia* 2: 445–451.

Perea, D., & Martínez, S. 2004. Estratigrafía del Mioceno-Pleistoceno en el litoral Sur- Oeste de Uruguay. En: Veroslavsky G., Ubilla, M. y Martínez, S. (eds).

Cuencas Sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Cenozoico. DIRAC, Montevideo, 105-124pp.

Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42: 175–190.

Perea, D. (ed.). 2011. Fósiles de Uruguay, segunda edición. DIRAC – Facultad de Ciencias. Montevideo. 346pp.

Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M., Bostelmann, E., Martínez, S. 2013. Mamíferos y Estratigrafía del Neógeno de Uruguay. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación especial 14. 192-206.

Roland, G., Montenegro, F., Batista, A., Cabrera, F., Perea D., Ubilla M. 2010. Un cráneo de un Protheriidae (Mammalia: Litopterna) en el Mioceno Tardío de Uruguay. I Congreso Uruguayo de Zoología. 123.

Roselli, F.L. 1938. Apuntes de Geología y Paleontología uruguayas. Bol. Soc. Amigos Cienc. Naturales "Kraglievich-Fontana". 2: 29-102.

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 (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo).

Schmidt, G. I. 2015. Actualización sistemática y filogenia de los protheriidae (Mammalia, litopterna) del "Mesopotamiense" (mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*. 18(3): 521-546.

Schmidt, G. I., Montalvo, C. I., Sostillo, R., & Cerdeño, E. 2018. Protheriidae (Mammalia, Litopterna) from the Cerro Azul Formation (late

Miocene), La Pampa Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. 83: 165-177.

Scott, W.B. 1910. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part 1: Litopterna. *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia (1896-1899)* 7: 1–156.

Serra, N. 1943. Memoria explicativa del mapa geológico del Departamento de Colonia. *Bol. Inst. Geol. Uruguay, Montevideo*. 30: 1-50.

Soria, M. F. 2001. Los Protheriidae (Litopterna, Mammalia): sistemática, origen y filogenia (No. 1). Museo argentino de ciencias naturales" Bernardino Rivadavia" e Instituto nacional de investigación de la ciencias naturales. 1:1-167.

Sprechmann, P., Ferrando, L.A., y Martínez, S., 2000. Estado actual de los conocimientos sobre la Formación Camacho (Mioceno Medio?- Superior?, Uruguay). *ISUGEO, Serie Correlación Geológica*. 14: 67-75.

Stoakes, F.A., Campbell CV, Cass R & Ucha N 1991. Seismic stratigraphic analysis of the Punta del Este Basin, offshore Uruguay, South America. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 75 (2): 219-240.

Teisseire, A. 1928. Contribución al estudio de la geología y de la paleontología de la República Oriental del Uruguay. Región de Colonia. *Anales de la Universidad*, 37(122):319-469, láms. 1-13, figs. 1-27, 2 mapas. Montevideo.

Ubilla, M., Perea, D., Bond, M. y Rinderknecht, A. 2011. The first cranial remains of the Pleistocene protheriid *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 193-201.

Villafañe, A. L., Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos* 62: 155-166.

## AGRADECIMIENTOS

Primero que nada quiero agradecer a los colectores del material, Guille, Feli, Fer, Checho, y Nicolás; el cual bautizaron como Ferguinicandripetherium. Y a la curadora de la colección, Ale, por facilitarme el material y un lugar donde preparar el material correctamente. Y a los correctores de la tesis, Daniel, Martín y Matías, por los excelentes comentarios y la rapidez.

Agradecer a mi familia. Mamá y papá, por su apoyo incondicional, en todos los sentidos, y por esperarme siempre con una sonrisa. A Lupe y al Piojo, que aunque con Ali somos la “mochilita” me han hecho sentir una hija y se han hecho sentir y querer como unos padres más. A mis tíos, Ethel, Jo y Tomás, por el alivio en el camino de esta licenciatura. A mi hermana y el amor de mi vida Renato; que supieron aliviar los momentos duros y escucharme. Cada día esperaba con ansias encontrarlos para contarles el día a día. A mi prima Mariana, por la hermosa representación de “mi bicho”. A Nancy, la trilliza desde los ocho años, que nos hemos perdido un poco, pero cada encuentro nos recuerda lo unidas que somos. A mi compañero Joaco, por mostrar el mismo entusiasmo y alegría durante el recorrido, y saber mantenerme en la línea cuando la presión aumenta.

También quiero agradecer mis amigos de Costa Azul, que a pesar de mis ausencias, siempre me supieron entender y apoyar. A los compañeros y amigos que me regaló la Facultad, junto a ellos pasamos alegrías, momentos buenos y no tan buenos, pero siempre supimos levantarnos juntos y no olvidarnos de festejar!. Quiero agradecer especialmente a Sofi por su paciencia y rigidez que me fortalecieron y ayudaron a estar más segura de mi misma, a Juli por su dulzura y frescura, a Jime por su paz y la tranquilidad, a Cami por su sencillez y alegría, a Marcos por las peleas y dedicación, y por último; a mi hermana de vida Lu, que me enseñó a no olvidarme de disfrutar todos los momentos (no solo los disciplinarios) y me regaló una familia hermosa!.

A la gente paleo, por abrirme las puertas y enseñarme un mundo nuevo con muchas cosas por conocer. Y por sobre todo, a Daniel y Andrea, sin la ayuda y el

apoyo de ellos no hubiera sido posible presentar esta tesina. Siempre estuvieron presentes sin presionarme, fueron muy pacientes y comprensivos; y son sin dudas dos personas que me marcaron a la hora de elegir esta profundización desde aquella Escuela de Campo.