

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS (PEDECIBA)
Área Biología, Subárea Zoología**

**Tesis para la obtención del título de
Doctor en Ciencias Biológicas**

**LOS PROTEROTHERIIDAE (MAMMALIA, LITOPTERNA) DE URUGUAY:
SISTEMÁTICA, DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA Y PALEOECOLOGÍA**

MSc. Andrea Corona

Director: Dr. Daniel Perea, co-director: Dr. Martín Ubilla

Tribunal:

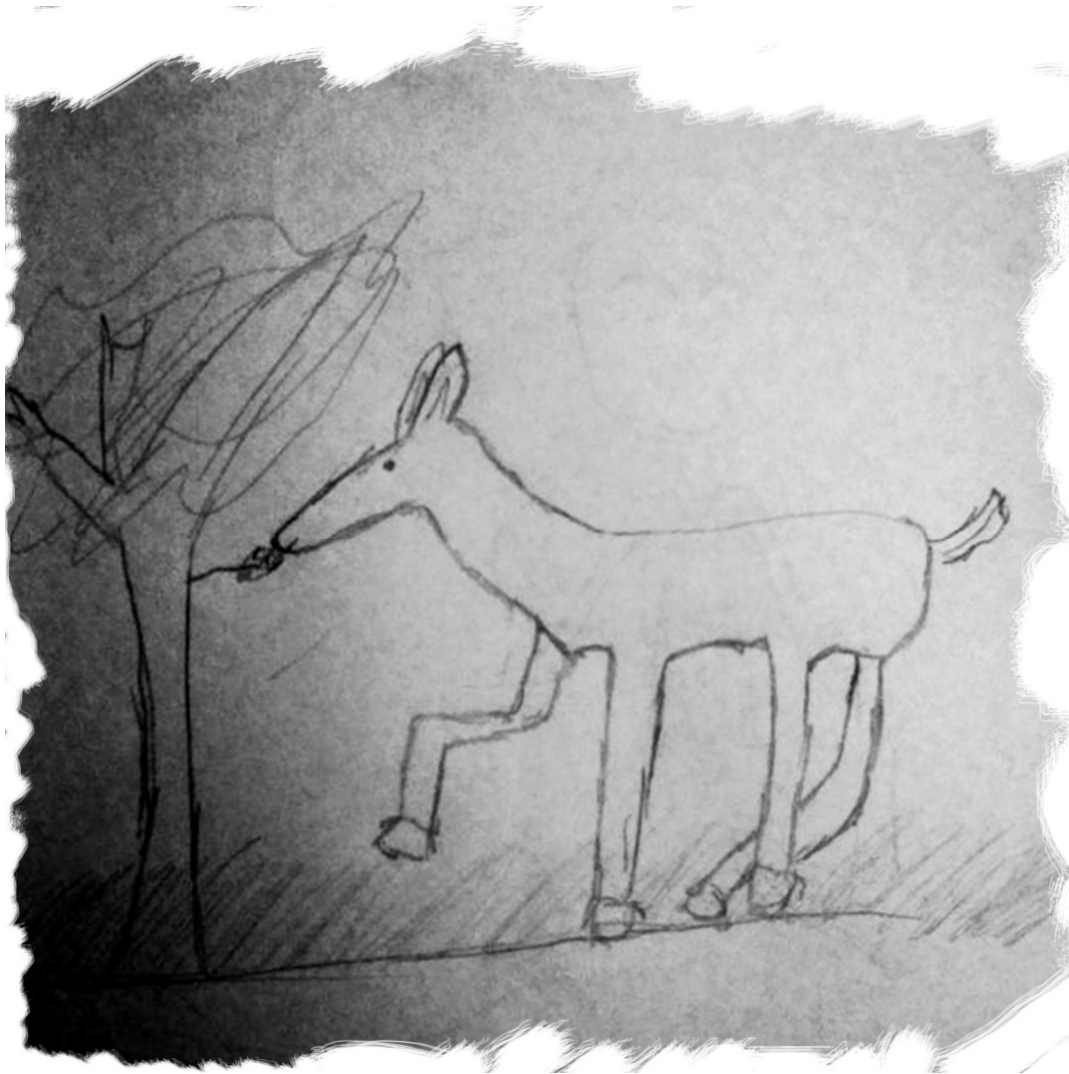
Dr. Sergio Martínez

Dra. Ana María Ribeiro

Dr. Raúl I. Vezzosi

Montevideo

02 de Octubre de 2020



“Protherothereiidae. Es esta una familia de caracteres particulares, todavía mucho más anómalos que los de la Macrauchenia, y cuyos restos, han dado lugar a las más variadas apreciaciones, sin que hasta ahora se pudiera determinar exactamente su colocación. Una de las singularidades más notables de este grupo, es la de haber seguido en la evolución de las extremidades de los miembros una evolución absolutamente paralela a la de los Equidae.”

Florentino Ameghino, 1889

A Irene, ¡que la tiene clara!

A Emilio, mi ilustrador favorito.

A Luis, por estar, siempre...

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha concretado gracias al apoyo de muchas instituciones y personas. A todas ellas, va un especial reconocimiento.

A PEDECIBA, CSIC, CAP, ANII, que otorgaron financiamiento a través de distintos programas y proyectos.

A los responsables de las colecciones consultadas, que facilitaron el acceso a los materiales, aportaron valiosa información complementaria y experiencias, vinculadas a mis intereses: Aparicio Arcaus, Sara Calcaterra, Luis Castiglioni, Laura Chornogubsky, Martín Ghizzoni, Alejandro Kramarz, Carlos Luna, Museos de Colonia, Andrés Rinderknecht, Marcelo Reguero, Alejandra Rojas, José Soloviy, Daniel Suárez, Mario Trindade.

A los amigos, compañeros y colegas que fueron de gran ayuda en labores técnicas y de campo: Tere, Andrés Batista (Checho), Helena Machado, Alejandro Márquez, Ana Laura Reyes, Elizabeth Morosi, Washington Jones.

A los colegas con los que se produjeron intercambios que aportaron otros puntos de vista, enriqueciendo este trabajo: Eduardo Tonni, Javier Gelfo, Gabriela Schmidt, Leopoldo Soibelzon, Darin Croft, Laura Cruz, Mariano Bond, Guillermo López.

A los colegas y amigos que siempre están colaborando de alguna manera, haciendo el día a día más fácil y divertido: Fer, Vale, Aldo, Anita, Pablo, Feli, Ale, Sergio, Daniel, Martín.

A mis directores, Daniel y Martín, por haberme confiado esta tarea y alentarme a culminarla.

A los miembros del tribunal, Sergio, Ana María y Raúl, por aceptar integrarlo adaptándose a la "nueva normalidad".

Gracias a la familia toda, especialmente a Luis, Emilio e Irene, que están siempre en los entretelones, apuntalando.

A todos (académicos, funcionarios, estudiantes, diversas personas de todos los ámbitos), los que de una u otra forma me han impuesto desafíos que fomentan la resiliencia y la superación constante.

¡Valió la pena!

¡Gracias totales!



ESTRUCTURA DE ESTA TESIS

Este trabajo está dividido en capítulos, organizados de la siguiente manera:

Capítulo 1: Introducción, marco general, objetivos.

Capítulo 2: Contexto estratigráfico.

Capítulo 3: Paleontología sistemática.

Capítulo 4: Paleoecología I: Microdesgaste dentario.

Capítulo 5: Paleoecología II: Estimación de masa corporal.

Capítulo 6: Consideraciones finales.

Todos los resultados (capítulos 2 al 5) se presentan de forma simplificada ya que, en su mayoría han sido publicados, adjuntándose las publicaciones al final del capítulo correspondiente. Las publicaciones que se anexan son las siguientes:

Artículos completos:

Corona, A., Badín, A.C., Perea, D., Ubilla, M., Schmidt, G.I., 2020. A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences* doi:<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>.

Ghizzoni, M., **Corona, A.**, Ubilla, M., Perea, D., 2020. Estimación de masa corporal de proterotéridos del Cuaternario (Mammalia, Litopterna) y descripción de un nuevo ejemplar de *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921. *Revista Brasileira de Paleontologia* 23(2):153-162.

Corona, A., Perea, D., Ubilla, M., 2019. A new genus of Proterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*. doi: 10.1080/02724634.2019.1567523.

- Corona, A.,** Ubilla, M., Perea, D., 2019. New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheroheriidae). *Andean Geology* 46(1): 153-167.
- Corona, A.,** Perea, D., Ubilla, M., 2018. The humerus of Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) and its systematic usefulness: the case of "*Protheroherium berroi*". *Ameghiniana* 55: 150-161.

Resúmenes en actas de eventos científicos:

- Badín, A., **Corona, A.,** Perea, D., Ubilla, M., 2019. Cráneo completo de un Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) y probable nuevo taxón para esta familia. Libro de resúmenes XXXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados: 22-23, Córdoba.
- Corona, A.,** Badín, A., Perea, D., Ubilla, M., 2018. Los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) del Neógeno y Cuaternario de Uruguay: sistemática, bioestratigrafía y paleoecología. Libro de Memorias VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados: 58-59, Villa de Leyva.
- Corona, A.,** Perea, D., Ubilla, M., 2016. Preferencias alimentarias de *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 en base a análisis de microdesgaste dentario. Libro Resúmenes 11º Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina: 34-35, General Roca.
- Corona, A.,** 2014. Los Litopterna (Mammalia, "Meridiungulata") de Uruguay: sistemática, bioestratigrafía y paleoambientes. Actas Tercer Congreso Uruguayo de Zoología: 62, Montevideo.
- Perea, D., **Corona, A.,** Ubilla, M., 2014. Tertiary litopterns from Uruguay. Abstract volume 4th International Palaeontological Congress: 195, Mendoza.



ÍNDICE GENERAL

Resumen	13
Abstract	15
Capítulo 1: Introducción	17
1.1 Generalidades de los Protheroheriidae	17
1.2 Origen, diversificación y registro fósil	18
1.3 Antecedentes en Uruguay	21
1.4 Objetivos	23
1.4.1 Objetivo General	23
1.4.2 Objetivos específicos	23
1.5 Referencias	24
Capítulo 2: Contexto estratigráfico	30
2.1 Formación Fray Bentos (Goso, 1965)	31
2.1.1 Ruta 21 y arroyo Sauce, próximo a Nueva Palmira, Colonia	32
2.2 Formación Camacho (Goso & Bossi, 1966)	33
2.3 Formación Raigón (Goso & Bossi, 1966)	33
2.4 Formación Sopas (Antón, 1975)	33
2.4.1 Río Arapey Grande	33
2.5 Formación Dolores (Goso, 1972)	34
2.5.1 Arroyo El Caño	35
2.5.2 Bahía de Colonia	37
2.6 Referencias	39
Capítulo 3: Paleontología sistemática	41
3.1 Formación Fray Bentos, Oligoceno Tardío	41
3.1.1 Género INDET	41
3.2 Formación Camacho, Mioceno Tardío	43

3.2.1 <i>Pseudobrachytherium breve</i> gen. et sp. nov.	43
3.2.2 <i>Neobrachytherium</i> aff. <i>N. ameghinoi</i> Soria, 2001.....	43
3.2.3 Género INDET.....	43
3.3 Formación Raigón, Plioceno Tardío-Pleistoceno Medio	44
3.3.1 <i>Uruguayodon alius</i> gen. et sp. nov.	44
3.4 Formación Sopas, Pleistoceno Tardío	44
3.4.1 <i>Neolicaphrium recens</i> Frenguelli, 1921.....	44
3.4.2 Cf. <i>Neolicaphrium recens</i> Frenguelli, 1921.....	46
3.5 Formación Dolores, Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano	49
3.5.1 <i>Neolicaphrium recens</i> Frenguelli, 1921.....	49
3.5.2 Cf. <i>Neolicaphrium recens</i> Frenguelli, 1921.....	49
3.5.3 Cf. <i>Neolicaphrium</i> Frenguelli, 1921.....	51
3.6 Referencias	52

Capítulo 4: Paleoecología I:

Hábitos alimenticios inferidos a partir del microdesgaste dentario	91
4.1 Antecedentes y fundamentación	92
4.2 Breve revisión de métodos	93
4.3 El problema de los fósiles	97
4.4 Incertidumbre asociada al método	97
4.5 Caso de estudio: <i>Neolicaphrium recens</i>	99
4.6 Referencias	100

Capítulo 5: Paleoecología II:

Estimación de la masa corporal	118
5.1 Fundamentación y antecedentes	118
5.2 Estimación de la masa corporal de <i>Neolicaphrium recens</i> y <i>Uruguayodon alius</i> a partir de elementos dentales y esqueléticos	121
5.3 Estimación de la masa corporal de <i>Neolicaphrium recens</i> a partir del fémur	121
5.3.1 Materiales y métodos	121
5.3.2 Resultados	122
5.3.3 Discusión.....	123
5.4 Referencias	125



Capítulo 6: Consideraciones finales	139
6.1 Bioestratigrafía y paleobiogeografía	139
6.1.1 Oligoceno Tardío	139
6.1.2 Mioceno Tardío	140
6.1.3 Pleistoceno-Holoceno.....	141
6.2 Paleobiología y paleoambientes	142
6.3 Perspectivas	144
6.4 Conclusión	144
6.5 Referencias	145
Apéndice	
A.1 Resúmenes publicados en actas de eventos científicos	149
A.2 Resultados de Búsqueda <i>Scopus</i> 29/07/2020	163



ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Reconstrucción del esqueleto de <i>Thoatherium minusculum</i> Ameghino, 1887 figurado por Scott (1910).....	17
Figura 1.2. Diversidad de ungulados nativos sudamericanos expresada en porcentaje de géneros para cada familia. Se detallan las familias de Litopterna. Modificado de Croft et al. (2020).....	19
Figura 2.1. Localidades estudiadas en esta tesis: 1: Río Cuareim, Artigas; 2: Río Arapey Grande, Salto; 3: Arroyo Sopas, Salto; 4: Arroyo Malo, Tacuarembó; 5: Cañada de Tabárez, Soriano; 6: R21 y Arroyo Sauce, Colonia; 7: Arroyo El Caño, Colonia; 8: Bahía de Colonia; 9: Balneario Arazatí, San José; 10: Punta de San Gregorio, San José.....	31
Figura 2.2. Afloramiento de la Formación Fray Bentos cercano a la ciudad de Nueva Palmira, Colonia, de donde proviene el único proterotérido conocido para la unidad (FC-DPV 2811). Fotografía: Aldo Manzuetti.....	32
Figura 2.3. Río Arapey Grande, Salto. Panorámica del afloramiento durante la colecta del ejemplar de interés MNHN 3050. Fotografía: Renzo Loggio.....	34
Figura 2.4. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el arroyo El Caño, Colonia.....	36
Figura 2.5. Perfil compuesto de la Bahía de Colonia.....	38
Figura 3.1. Protheroheriidae, género indet. (FC-DPV 2811). Fragmento de rama mandibular derecha en vista labial y oclusal. Escala: 1cm.....	42
Figura 3.2. <i>Neolicaphrium recens</i> (CPG 93-2). Rama mandibular derecha con p3-m2 en vista oclusal. Escala: 1cm.....	46

Figura 3.3. Cf. <i>Neolicaphrium recens</i> (MNHN 3050). Fémur izquierdo en vista anterior y posterior. Escala: 1cm.....	47
Figura 3.4. Cf. <i>Neolicaphrium recens</i> (MNHN 2216). Metatarsiano III izquierdo en vista anterior, lateral y medial. Las líneas rojas indican el ángulo de proyección de la apófisis plantar posterior. Escala: 1cm.....	50
Figura 3.5. Cf. <i>Neolicaphrium</i> (DS s/n). Fragmento de rama mandibular izquierda en vista lingual y oclusal. Escala: 1cm.....	51
Figura 4.1. “Triángulo trófico” que resulta de plotear el número de estrías (x) versus el número de hoyos (y). Las áreas sombreadas son las categorías dietarias. Tomado de Mihlbachler et al. (2012).....	93
Figura 5.1. Regresón lineal entre RTRA (área de la serie molar inferior) y la masa de 76 roedores actuales. Tomado de Hopkins (2018).....	119



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 3.1. Medidas (en mm) de fémures de Proterotheriidae. F1: longitud desde la cabeza hasta el punto más distal de la epífisis distal; F2: longitud desde el primer trocánter hasta el punto más distal de los cóndilos; F3: longitud desde el nacimiento proximal del tercer trocánter hasta el punto más distal de los cóndilos; F4: ancho máximo supratroclear sobre los cóndilos; F5: ancho máximo de la epífisis distal; F6: diámetro transversal en la mitad de la diáfisis; F7: diámetro anteroposterior en la mitad de la diáfisis; F8: diámetro anteroposterior en el epicóndilo medial. s/d: sin datos; * : tomado de Scott (1910).....	48
Tabla 4.1. Resumen de los análisis de microdesgaste más relevantes realizados en ungulados. Se muestran los distintos taxa, métodos utilizados y principales resultados.....	96
Tabla 5.1. Ecuaciones de predicción usadas para las estimaciones de masa corporal de <i>N. recens</i> a partir del fémur. F5: diámetro transversal máximo de la epífisis distal; F6: Diámetro transversal a nivel medio de la diáfisis; C: Circunferencia a nivel medio de la diáfisis; W: masa. 1) y 4) regresiones basadas en "todos los ungulados"; 2) y 5) regresiones basadas en Equidae; 3) y 6) regresiones basadas en Cervidae; * calculado en este trabajo.....	122
Tabla 5.2. Resultados de las estimaciones de masa corporal (en kg) obtenidas para <i>N. recens</i> y <i>O. b. arerunguensis</i> a partir de las ecuaciones de la tabla 5.1. En azul y rojo se indican los valores de <i>N. recens</i> mínimo y máximo, respectivamente y en negrita se señalan las estimaciones de <i>O. b. arerunguensis</i> más cercanas a la masa real de los ejemplares estudiados.....	123

RESUMEN

Los Proterotheriidae eran ungulados del Orden Litopterna Ameghino, 1889, de hábitos cursoriales, de pequeña a mediana talla. Se caracterizaron por la reducción de los dígitos, con ausencia de los laterales I y V, reducción de II y IV y por haber adquirido una monodactilia funcional similar a la de los équidos Anchitheriinae extintos, incluso más extrema que en los Equidae vivientes. El cráneo era generalmente robusto, con una caja craneana relativamente voluminosa y órbitas cerradas. La dentición era completa, braquiodonta a mesodonta, destacándose un incisivo superior hipertrofiado a modo de caniniforme. Los Proterotheriidae *sensu stricto* (sin incluir a Anisolambdinae Cifelli, 1983) se registran desde el Oligoceno tardío al Holoceno Temprano en Colombia, Venezuela, Perú, Bolivia, Chile, Argentina, Brasil y Uruguay. En la mayoría de estos países, los registros son escasos y en algún caso dudoso.

Los antecedentes de proterótéridos en Uruguay previos a la realización de este trabajo eran pocos y los hallazgos correspondían a elementos dentarios y esqueléticos aislados. No obstante, guardaban interés por varios motivos, justificándose la realización de esta tesis. Por lo tanto, se trazó el siguiente objetivo: efectuar un estudio cabal y pormenorizado de los Proterotheriidae de Uruguay a través de distintos abordajes, para evaluar y comprender su diversidad, su paleobiología y sus utilidades como indicadores paleoambientales y cronológicos. Para ello, se ejecutó por un lado, una metodología clásica de tipo morfológico-comparativa junto con salidas de campo de prospección y colecta, que brindaron el marco stratigráfico a este trabajo. Por otro lado, se efectuaron análisis complementarios (para conocer aspectos paleobiológicos y paleoecológicos) como son: el estudio del microdesgaste dentario, aplicado por primera vez en este grupo de mamíferos (con escasos antecedentes de uso en mamíferos fósiles sudamericanos); y la aplicación de modelos para la estimación de la masa corporal.

La presente revisión permitió constatar, en primer lugar, que el registro de la Familia Proterotheriidae en Uruguay es amplio, cubriendo el lapso Oligoceno tardío-Holoceno Temprano. Las unidades litoestratigráficas portadoras son las siguientes formaciones: Fray Bentos (Oligoceno tardío), Camacho (Mioceno tardío), Raigón (Plioceno-Pleistoceno), Sopas (Pleistoceno Tardío) y Dolores (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano).

Asimismo, la diversidad taxonómica registrada es mayor que esperada ya que tras este trabajo, se ratificó y amplió la presencia de la especie cuaternaria *Neolicaphrium recens* (Pleistoceno

Tardío-Holoceno Temprano), y se agregaron los siguientes registros: *Uruguayodon alius* nov. gen. et sp. (Pleistoceno Medio); *Pseudobrachytherium breve* nov. gen. et sp., *Neobrachytherium* aff. *ameghinoi* y proterotéridos indeterminados (Mioceno tardío); y proterotéridos indeterminados en el Oligoceno tardío.

Por su parte, el análisis del patrón del microdesgaste dentario permitió conocer las preferencias alimentarias de *Neolicaphrium recens*. Los resultados mostraron un mayor porcentaje relativo de hoyos (cicatrices de vegetales blandos) sobre estrías (patrón de surcos causado por silicofitolitos de gramíneas), lo que indica que los ejemplares analizados fueron ramoneadores y su dieta probablemente incluyó hojas carnosas, yemas y tallos de árboles y arbustos. Estos nuevos datos son consistentes con los resultados previos de estudios de isótopos de carbono y oxígeno y con inferencias basadas en la fauna asociada a *N. recens* en Uruguay, indicando para la Formación Sopas, pastizales abiertos a semiabiertos, con áreas forestadas, semejante a una sabana. Estos resultados permiten sugerir además, ambientes con áreas boscosas para todo el rango de distribución geográfica del taxón.

En cuanto a las estimaciones del tamaño corporal, o la masa, se aplicaron ecuaciones predictivas basadas en algunas dimensiones cráneo-dentales y del postcráneo para las especies cuaternarias *N. recens* y *U. alius*. Se obtuvo para la primera un rango de ~ (20-40) kg y, para la segunda, valores de < 70kg. Algunos materiales estudiados son fragmentarios y existen algunas limitaciones metodológicas. No obstante, los resultados son coherentes y consistentes entre sí ya que son producto de la aplicación de varios modelos, que fueron especialmente testeados en esta tesis con algunos ejemplares de ciervos actuales cuya masa era conocida.

En suma, este trabajo permitió explorar nuevas formas de abordaje (además de la sistemática clásica), lo que se concretó con una revisión del grupo, basada en un enfoque comparativo amplio, exhaustivo y con la puesta en práctica de técnicas novedosas. Se amplió tanto el registro stratigráfico del grupo para Uruguay, como el registro taxonómico, sumando nuevas especies al acervo fósil de dicho país. Fue posible conocer más aspectos de la paleoecología de algunos de estos ungulados, aportando elementos para la reconstrucción paleoambiental, particularmente en el Pleistoceno Tardío. Además, se generaron insumos que permitirán continuar y profundizar el estudio y conocimiento del grupo en lo que respecta a sus relaciones filogenéticas.

Palabras clave: Litopterna, Protheroetheriidae, microdesgaste, paleoecología, Cenozoico, Uruguay.

ABSTRACT

The Proterotheriidae were ungulates of the Order Litopterna Ameghino, 1889, of cursorial habits and small to medium size. They were characterized by their reduced digits, with the absence of the lateral I and V, reduction of II and IV and by have a functional monodactyly similar to that of the extinct Anchitheriinae equids, even more extreme than in the extant Equidae. The skull was generally robust, with a relatively large braincase and closed orbits. The dentition was complete, brachyodont to mesodont, with an upper hypertrophied and caniniform incisor. Proterotheriidae *sensu stricto* (not including Anisolambdinae Cifelli, 1983) are recorded from the late Oligocene to Early Holocene in Colombia, Venezuela, Peru, Bolivia, Chile, Argentina, Brazil and Uruguay. In most of these countries, the records are scarce and in some cases doubtful.

There were few antecedents of proterotherids in Uruguay before this work and the findings corresponded to isolated dental and skeletal elements. However, they were of interest for several reasons, justifying the realization of this thesis. Therefore, the aim of this work was: to carry out a thorough and detailed study of the Proterotheriidae of Uruguay through different approaches, in order to evaluate and understand their diversity, their paleobiology and their usefulness as palaeoenvironmental and chronological indicators. For this purpose, a classic morphological-comparative methodology was used, together with prospecting and collection field trips, which provided the stratigraphic framework for this work. On the other hand, complementary analyses were carried out (to learn about paleobiological and palaeoecological aspects) such as: the study of dental microwear, applied for the first time in this group of mammals (with scarce antecedents of use in South American fossil mammals); and the application of models for the estimation of body mass.

The present review allowed us to confirm, in the first place, that the record of the Family Proterotheriidae in Uruguay is wide, covering the late Oligocene-Early Holocene period. The lithographic units that include proterotherids are the following formations: Fray Bentos (late Oligocene), Camacho (late Miocene), Raigón (Pliocene-Pleistocene), Sopas (Late Pleistocene) and Dolores (Late Pleistocene-Early Holocene).

Likewise, the recorded taxonomical diversity is greater than expected since, after this work, the presence of the quaternary species *Neolicaphrium recens* (Late Pleistocene-Early Holocene) was

ratified and extended, and the following records were added: *Uruguayodon alius* nov. gen. et sp. (Middle Pleistocene); *Pseudobrachytherium breve* nov. gen. et sp., *Neobrachytherium* aff. *ameghinoi* and indeterminate proterotherids (late Miocene); and indeterminate proterotherids in the late Oligocene.

The dental microwear analysis allowed us to know the food preferences of *Neolicaphrium recens*. The results showed a higher relative percentage of pits (soft vegetable scars) on scratches (pattern of furrows caused by silicophytolithes of grasses), which indicates that the specimens analyzed were browsers and their diet probably included fleshy leaves, buds and stems of trees and shrubs. These new data are consistent with previous results of carbon and oxygen isotope studies and with inferences based on the fauna associated to *N. recens* in Uruguay, indicating for the Sopas Formation, open to semi-open grasslands, with forested areas, similar to a savannah. These results also suggest environments with forested areas for the whole geographical distribution range of the taxon.

With regard to the estimations of body size, or body mass, predictive equations based on some cranial, dental and postcranial dimensions were applied for the quaternary species *N. recens* and *U. alius*. A range of ~ (20-40) kg was obtained for the first one, and values of < 70kg for the last one. Some of the studied specimens are fragmentary and there are some methodological limitations. However, the results are coherent and consistent with each other since they are result of the application of several models, which were especially tested in this thesis with some extant deer specimens with known body mass.

In brief, this work allowed the exploration of new approaches (in addition to the classic systematic), which was materialized with a review of the group, based on a broad, exhaustive comparative approach and with the implementation of new techniques. Both the stratigraphic record of the group for Uruguay and the taxonomic record were expanded, adding new species to the fossil record of that country. It was possible to increase knowledge about the palaeoecology of some of these ungulates, providing elements for palaeoenvironmental reconstruction, specifically in the Late Pleistocene. In addition, inputs were generated that will allow to continue and enlarge the study and knowledge of the group in terms of their phylogenetic relationships.

Keywords: Litopterna; Proterotheriidae, microwear, palaeoecology, Cenozoic, Uruguay.

CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN

1.1 Generalidades de los Protheroetheriidae

Los Protheroetheriidae eran ungulados del Orden Litopterna Ameghino, 1889, de hábitos cursoriales, de pequeña a mediana talla. Se caracterizaron por la reducción de los dígitos, con ausencia de los laterales I y V, reducción de II y IV y por haber adquirido una monodactilia funcional similar a la de los équidos Anchitheriinae extintos, o incluso más extrema que en los Equidae vivientes (Ubilla et al., 2011). Clásicamente han sido considerados como pseudo caballos y, a veces, mencionados como ejemplos clásicos de evolución convergente con los representantes holárticos (Scott, 1937; Villafaña et al., 2006). Uno de los géneros de Protheroetheriidae, *Thoatherium* (Fig. 1.1) alcanzó la pérdida total de los dedos laterales, logrando una monodactilia estructural (Soria, 2001).

El cráneo es generalmente robusto, con una caja craneana relativamente voluminosa y órbitas cerradas. La dentición es completa en las formas primitivas, reduciéndose en las más avanzadas (1/2; 0/1; 4/4; 3/3), braquiodonta a mesodonta. Se destaca un incisivo superior hipertrofiado a modo de caniniforme, 2 incisivos inferiores, un diastema corto y P3-P4 molarizados.

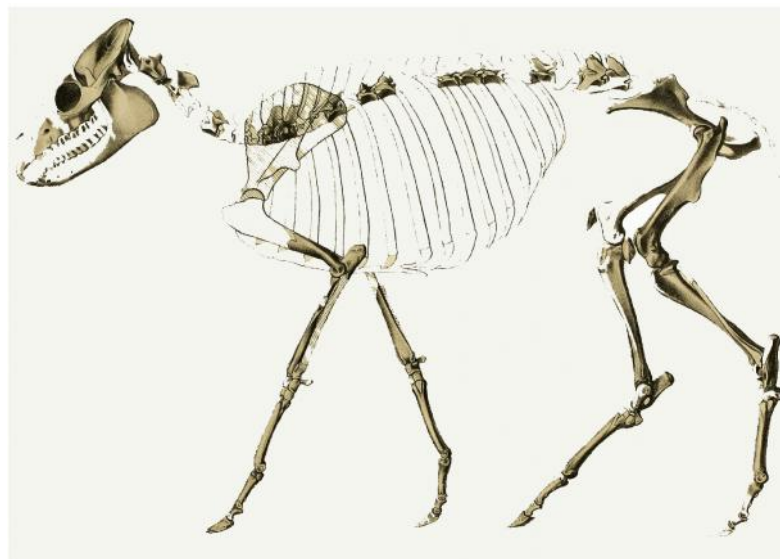


Figura 1.1. Reconstrucción del esqueleto de *Thoatherium minusculum* Ameghino, 1887 figurado por Scott (1910).

1.2 Origen, diversificación y registro fósil

Durante todo el Cenozoico se originaron, diversificaron y extinguieron en nuestro continente diferentes grupos de mamíferos ungulados, de tamaños, hábitos de vida, requerimientos y roles ecológicos muy variados (Croft, et al., 2020) (Fig. 1.2). Reconocida es la condición predominantemente insular de América del Sur durante buena parte del Cenozoico (Simpson, 1980; Webb, 1985; Croft, 1999; Benton, 2005), lo que llevó a concebir la idea de que en este escenario paleogeográfico todos estos grupos endémicos de ungulados eran monofiléticos. Esto motivó la inclusión de los Litopterna (orden muy diverso, compuesto de varias familias) en el clado Meridiungulata (McKenna, 1975).

Las relaciones de estos ungulados entre sí y con otros grupos de mamíferos son objeto de discusión. Actualmente, no se ha logrado comprobar la monofilia de los “Meridiungulados” (Halliday et al., 2017; Croft. et al., 2020). Algunos han propuesto en base a análisis moleculares y morfológicos la relación de Litopterna y Notoungulata con los Perissodactyla (Laurasiatheria) (Chimento & Agnolin, 2020; O’Leary, 2013; Buckley et al., 2015; Welker et al., 2015; Westbury et al., 2017) y el vínculo de Notoungulata y Astrapotheria con los Afrotheria en función del esqueleto postcraneal (Agnolin & Chimento, 2011; O’Leary, 2013), aunque esto último ha recibido críticas (Billet & Martin, 2011). También se ha llegado a afirmar que los Litopternos son descendientes directos de los condilartros norteamericanos de la familia Mioclaenidae (Simpson, 1948; de Muizon & Cifelli, 2000; de Muizon et al., 2015).

Ameghino (1887) define a la Familia Proterotheriidae como la de aquellos ungulados selenodontes con molares inferiores de cuatro raíces, aunque de “colocación incierta”. Incluye en ella algunos géneros descritos previamente, hallados en las barrancas del Río Paraná (*Brachytherium* y *Proterotherium* Ameghino, 1883) e incorpora nuevos taxones: *Thoatherium*, *Diadiaphorus* y *Licaphrium*, provenientes de lo que por aquel entonces se conocían como terrenos eocenos de la Patagonia. No es hasta 1889 que Ameghino ubica a los Proterotheriidae en un nuevo Orden, Litopterna, aunque incluyéndolos en el grupo Perissodactyla (“ungulados con dedos en número impar”, Ameghino, 1889: 491).

Considerando a los Proterotheriidae en su sentido más restrictivo (sin incluir a Anisolambdinae Cifelli, 1983, ver Soria, 2001), la familia se registra desde el Oligoceno tardío al Holoceno Temprano en Colombia, Venezuela, Perú, Bolivia, Chile, Argentina, Brasil y Uruguay (Scherer et al., 2009; Corona et al., 2019a).

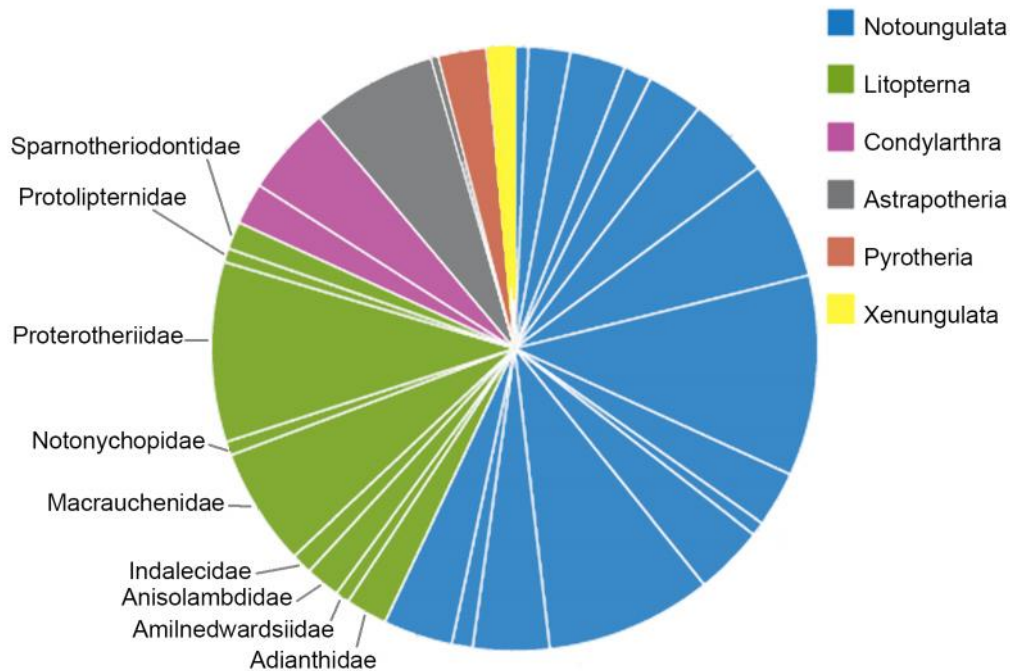


Figura 1.2. Diversidad de ungulados nativos sudamericanos expresada en porcentaje de géneros para cada familia. Se detallan las familias de Litopterna. Modificado de Croft et al. (2020).

De acuerdo con Cifelli (1983) y Cifelli & Villarroel (1997) los Proterotheriidae incluyen tres subfamilias: Anisolambdinae (primitivos, sin especializaciones claras, tamaño pequeño), Megadolodinae (de Colombia y Venezuela; dentición primitiva, postcráneo derivado) y Proterotheriinae (formas más derivadas, tamaños variados). Sin embargo, Soria (2001) considera a *Anisolambda* y géneros afines del Eoceno en su propia familia, Anisolambdidae, arreglo en el que parece haber mayor acuerdo y que se ha mantenido (Croft et al., 2020) (Fig. 1.2).

Los datos disponibles sugieren una distribución geográfica bastante discontinua de los proterotéridos a través del continente sudamericano, aunque es probable que en la mayoría de los países, tanto la ausencia de registro como la baja frecuencia respondan a falta de prospección o de estudios específicos.

En Colombia, Hirshfield & Marshal (1976) listan proterotéridos indeterminados para la Fauna La Venta (Mioceno Medio). Carrillo Sánchez (2018) indica la presencia de *Neodolodus* y proterotéridos indeterminados en unidades del Mioceno Medio y Plioceno, respetivamente. McGrath et al. (2020) mantienen algunos taxones como *Villarroellia* Cifelli y Guerrero, 1997 y reinterpretan otros, creando un nuevo género, *Mesolicaphrium*, para La Venta.

En Venezuela, Carlini et al. (2006) reportan un Megadolodinae en la Formación Urumaco (Mioceno tardío).

McGrath et al. (2019) citan *Thoatherium*, *Picturotherium* y proterotéridos indeterminados para la Formación Pampa Castillo, del Mioceno temprano de Chile.

Para Bolivia, Shockey (1999) registra restos fragmentarios de proterotéridos indeterminados en Salla (Oligoceno tardío) y McGrath et al. (2020) proponen un nuevo género en Quebrada Honda (Mioceno Medio).

Las pocas referencias existentes para Perú (Soria, 2001; Shockey et al., 2006; Antoine et al., 2007) señalan la posible presencia de proterotéridos indeterminados en depósitos del Oligoceno y *Diadiaphorus* en rocas miocénicas.

En Brasil, por el momento se han reportado escasos restos de proterotéridos indeterminados para el Estado de Acre (Mio-Plioceno) (Bergqvist et al., 1998) y Cf. *Neolicaphrium* para el Cuaternario de Rio Grande do Sul (Scherer et al., 2009).

El mayor conocimiento que se tiene de la familia proviene de Argentina, que posee el registro más rico y completo (Bond, 2001), evidenciándose picos de riqueza taxonómica durante el Mioceno temprano (Piso/Edad Santacrucense) y en el Mioceno tardío (Piso/Edad Huayqueriense) (Villafañe et al., 2006; Ubilla et al., 2011). El estudio de los proterotéridos en Argentina adquirió hace unos años un carácter más sistematizado. En un intento de ordenar la taxonomía y de categorizar de forma más eficiente, reduciendo objetivamente la gran multiplicidad de taxones que estaban sobredimensionando la diversidad del grupo, Soria (2001) y Schmidt (2013) revisaron total o parcialmente la Familia. Esto permitió contar con un estado de situación taxonómica más certero, basado en criterios más actualizados y objetivos y en el último caso, con la incorporación de análisis filogenéticos e hipótesis sobre relaciones paleobiogeográficas entre la Mesopotamia argentina y otras áreas del continente. Recientemente, se ha avanzado en trabajos de revisión y síntesis para algunas regiones (i.e., provincias de La Pampa, Mendoza y Santa Cruz (Schmidt et al., 2018, 2019a,b, 2020) y en la reconstrucción de la trama filogenética de la familia (Schmidt, 2015; McGrath et al., 2019, 2020).

De acuerdo con Croft et al. (2020) y McGrath et al. (2020), los géneros actualmente reconocidos de Protheroheriidae son los siguientes:

Paramacrauchenia Bordas, 1939, Oligoceno, Argentina

Lambdaconus Ameghino, 1897, Oligoceno-Mioceno, Argentina

Diadiaphorus Ameghino, 1887, Mioceno temprano, Argentina

Thoatherium Ameghino, 1887, Mioceno temprano, Argentina
Anisolophus Burmeister, 1885, Mioceno temprano, Argentina
Tetramerorhinus Ameghino, 1894, Mioceno temprano, Argentina
Picturotherium Kramarz & Bond, 2005, Mioceno temprano-Medio, Argentina, Chile
Mesolicaphrium McGrath et al., 2020, Mioceno Medio, Colombia
Villarroelia Cifelli & Guerrero, 1997, Mioceno Medio, Colombia
Neodolodus, Hoffstetter & Soria, 1986, Mioceno Medio, Colombia
Olisanophus McGrath et al., 2020, Mioceno Medio, Bolivia
Prolicaphrium Ameghino, 1902a, Mioceno Medio, Argentina
Bounodus Carlini et al., 2006, Mioceno tardío, Venezuela
Prothoatherium Ameghino, 1902b, Mioceno tardío, Colombia
Megadolodus McKenna, 1956, Mioceno tardío, Colombia
Protheroherium Ameghino, 1883, Mioceno tardío, Argentina
Brachytherium Ameghino, 1883, Mioceno tardío, Argentina
Epecuenia Cabrera, 1939, Mioceno tardío, Argentina
Thoatheriopsis Soria, 2001, Mioceno tardío, Argentina
Diplasiotherium Rovereto, 1914 Mioceno tardío-Plioceno temprano, Argentina
Eoauchenia Ameghino, 1888, Mioceno tardío-Plioceno temprano, Argentina
Neobrachytherium Soria, 2001 Mioceno tardío-Plioceno temprano, Argentina
Epitherium Ameghino, 1888, Plioceno, Argentina
Uruguayodon Corona et al., 2019a, Pleistoceno Medio, Uruguay
Neolicaphrium Frenguelli, 1921, Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano, Argentina, Uruguay,
?Brasil

1.3 Antecedentes en Uruguay

Los registros de proterotéridos en Uruguay previos a la realización de este trabajo eran pocos y correspondían a elementos dentarios y esqueléticos aislados.

Kraglievich (1930) dio a conocer un fragmento distal de húmero colectado en las cercanías de la ciudad de Mercedes, Soriano, en una zona donde afloran sedimentos Paleógenos y Cuaternarios. El material no fue hallado *in situ* y la escueta comparación que Kraglievich pudo realizar por aquel entonces, junto con el hecho de que se trataba de un ejemplar rodado y cuya preservación, según el autor, guardaba similitud con fósiles “del Terciario”, lo llevaron a

erigir una nueva especie del género *Protheroherium* Ameghino, 1883, que en aquel momento incluía una gran diversidad de formas. La denominó *Protheroherium berroi*.

Langguth & Langguth (1975) comunicaron el hallazgo de fragmentos mandibulares y postcraneos (FC-DPV 267 y FC-DPV 268) procedentes de las barrancas de San Gregorio (San José), de sedimentitas correspondientes a la Formación Raigón. Los autores asignaron preliminarmente los restos a *Licaphrium* aff. *floweri*. En las comparaciones se cometieron una serie de equívocos e imprecisiones que obligaban a volver a estudiar estos materiales. Además, dicha asignación genérica requería revisión en virtud de los hallazgos de las últimas décadas y del mayor conocimiento que se tiene actualmente de la diversidad del grupo. Vale decir, además, que el género *Licaphrium* Ameghino, 1887 no se considera válido de acuerdo a las últimas revisiones.

Bond et al. (2001) comunicaron el hallazgo en el Arroyo Sopas (Salto) de un fragmento mandibular de *Neolicaphrium recens* (FC-DPV 776). Se trataba de, hasta ese momento, el único sobreviviente de la familia Protheroheriidae conocido para el Cuaternario de Sudamérica, hasta ahora presente únicamente en Uruguay, las provincias de Córdoba, Corrientes, Santiago del Estero y Santa Fé (Argentina) y probablemente en Rio Grande do Sul (Brasil) (Scherer et al., 2009; Vezzosi et al., 2009, 2017; Ubilla et al., 2011; Luna et al., 2015; Schmidt et al., 2016; Vezzosi, 2016; Gaudioso et al., 2017). De acuerdo con Bond et al. (2001) *Neolicaphrium recens* podría ser parte de un linaje adaptado a ambientes más cerrados y húmedos que aquellos de la región pampeana, lo que concuerda con datos de la fauna asociada (Ubilla et al., 2004).

Roland et al. (2010) describieron preliminarmente los primeros restos craneos (FC-DPV 2570) de un proterotérico hallado en la Formación Camacho (Mioceno tardío). La importancia que reviste este material por tratarse de un cráneo casi completo, con novedosas características y en buen estado de preservación, hizo necesario profundizar su estudio.

Ubilla et al. (2011) describieron los primeros restos craneos y de dentición superior de *Neolicaphrium* cf. *recens* (MACN-S 92 y FC-DPV 749) para el Pleistoceno de Uruguay (Formación Sopas) y establecieron más caracteres diagnósticos para el taxón. Hasta ese momento, la presencia de estos materiales en Uruguay, reforzaba la idea de una distribución latitudinalmente restringida (norte de Argentina, norte de Uruguay y probablemente sur de Brasil). Ubilla et al. (2011) reconocen la necesidad de una revisión de los proterotéricos miocénicos y pliocénicos a fin de contribuir al mejor entendimiento de las relaciones dentro del grupo.

Por lo antedicho, si bien es cierto que los hallazgos previos eran escasos, guardaban interés ya que estaban distribuidos en varias localidades y unidades estratigráficas diferentes; varios no habían sido estudiados en detalle por mucho tiempo; algunos correspondían a ejemplares bien preservados y podían tener una connotación bioestratigráfica. Además, se volvió necesaria una aproximación más directa a la paleoecología de estos ungulados y la búsqueda de nuevos elementos apropiados para la reconstrucción paleoambiental. Asimismo, surgió el interés de explorar nuevas formas de abordaje (además de la sistemática clásica) dado el contexto actual de conocimiento de la familia y la necesidad hacerlo en un marco filogenético. Esto ameritaba una revisión del grupo, basada en un enfoque comparativo amplio, exhaustivo y con la puesta en práctica de técnicas novedosas. Todo esto justifica plenamente la ejecución del presente trabajo.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Efectuar un estudio cabal y pormenorizado de los Proterotheriidae de Uruguay a través de distintos abordajes, para evaluar y comprender su diversidad, su distribución y su paleobiología.

1.4.2 Objetivos específicos

- 1- Revisar los ejemplares de Proterotheriidae depositados en diferentes colecciones de nuestro país, reconocer categorías y taxa dentro de la Familia.
- 2- Redescribir y reevaluar taxonómicamente aquellos especímenes que así lo requieran.
- 3- Describir y determinar taxonómicamente los ejemplares de Proterotheriidae de Uruguay que permanecen inéditos, así como también los eventuales nuevos hallazgos.
- 4- Prospeccionar las unidades potencialmente contentivas de proterotéridos y determinar la procedencia estratigráfica de los especímenes colectados previamente, a partir del control riguroso en cada localidad.
- 5- Señalar algunos patrones paleobiogeográficos y sus probables causas.
- 6- Indagar en aspectos paleobiológicos y paleoecológicos a partir del estudio del microdesgaste del esmalte dental y de su tamaño corporal.
- 7- Evaluar la utilidad de los Proterotheriidae como indicadores paleoambientales y cronológicos.

1.5 Referencias

- Agnolin, F., Chimento, N.R. 2011. Afrotherian affinities for endemic South American ungulates". *Mammalian biology* 76:101-108.
- Ameghino, F., 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles recogidos por el profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del río Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 5:101-116.
- Ameghino, F., 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia Austral y depositados en el Museo de La Plata. *Obras completas y correspondencia científica. Paraná y Monte Hermoso* 5:445-468.
- Ameghino, F., 1888. Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno superior de Monte Hermoso, hasta ahora conocidas. P. E. Coni, Buenos Aires. 21 pp.
- Ameghino, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, VI. 1027pp + 98 láminas.
- Ameghino, F., 1894. Enumeración sinóptica de las especies de mamíferos fósiles de las formaciones eocenas de Patagonia. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 13:259-445.
- Ameghino, F., 1897. Mamíferos cretáceos de la Argentina. Segunda contribución al conocimiento de la fauna mastológica de las capas con restos de *Pyrotherium*. *Boletín Instituto Geográfico Argentino* 18:406-429, 431-521.
- Ameghino, F., 1902a. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétécés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 17:5-73.
- Ameghino, F., 1902b. Première contribution à la connaissance de la fauna mammalogique des couches à Colpodon. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 17:71-141.
- Antoine P.O., Salas, R., Baby, P., Benammi, M., Brusset, S. de Franceschi, D., Espurt, N., Goillot, C., Pujos, F., Tejada, J., Urbina, M. 2007. The Middle Miocene (Laventan) Fitzcarrald Fauna, Amazonian Peru. *Cuadernos del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España* 8:19-24.
- Benton, M.J., 2005. *Vertebrate palaeontology third edition*. Blackwell Publishing, Chapman & Hall. United Kingdom. 472 pp.
- Bergqvist, L.P., Ribeiro, A.M. & Bocquentin Villanueva, J., 1998. Primata, Roedores e Litopternas do Mio/Plioceno da Amazonia Sul-Occidental (Formacao Solimoes, Bacia do Acre), Brasil. *Geología Colombiana* 23:19-29.

- Billet, G., Martin, T., 2011. No evidence for an afrotherian-like delayed dental eruption in South American notoungulates. *Naturwissenschaften* 98:509-517.
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M., Tauber, A., 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Protheroetheriidae (Litopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Palaeovertebrata* 30:37-50.
- Bordas, A.F., 1939. Diagnósis sobre algunos mamíferos de las capas con Colpodon, del valle del río Chubut (República Argentina). *Physis* 14:415-433.
- Buckley, M., 2015. Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American 'ungulates'. *Proceedings of the Royal Society, Biology* 282:20142671.
- Burmeister, G., 1879. Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteintes). P. E. Coni, Buenos Aires. 555 pp.
- Burmeister, G., 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por Don Augusto Bravard. *Anales Museo Nacional de Buenos Aires* 3:95-173.
- Carlini, A.A., Gelfo, J., Sánchez, T., 2006. A new Megadolodinae (Mammalia, Litopterna, Protheroetheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene) of Venezuela, *Journal of Systematic Palaeontology* 4:279-284.
- Carrillo Sánchez, J.D., 2018. Systematics of the South American Native Ungulates and the Neogene Evolution of Mammals from Northern South America. PhD dissertation. University of Zurich, Faculty of Science, Zurich, 284 pp.
- Chimento, N.R., Agnolin, F.L., 2020. Phylogenetic tree of Litopterna and Perissodactyla indicates a complex early history of hoofed mammals. *Scientific Reports* 10:13280. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70287-5>.
- Cifelli, R.L., Villarroel, C., 1997. Paleobiology and affinities of *Megadolodus*. En: Kay, R., Madden, R.H., Cifelli, R.L., Flynn, J.J. (eds.). *Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington & London. 265-288.
- Cifelli, R.L., Guerrero, J., 1997. Litopterns. En: Kay, R., Madden, R.H., Cifelli, R.L., Flynn, J.J. (eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington & London. 289-302.
- Cabrera, A., 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de La Plata* 2:3-35.

- Corona, A., Perea, D., & Ubilla, M., 2019a. A new genus of Proterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*. doi: 10.1080/02724634.2019.1567523.
- Corona, A., Ubilla, M., Perea, D., 2019b. New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Proterotheriidae). *Andean Geology* 46:153-167.
- Croft, D.A., 1999. Placentals: endemic South American ungulates. En: Singer, R. (ed.). *The Encyclopedia of Paleontology*. Fitzroy-Dearborn Publishers, Chicago. 890-906.
- Croft, D., Gelfo, J., López, G., 2020. Splendid Innovation: The Extinct South American Native Ungulates. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 48:11.1-11.32. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-072619-060126>.
- de Muizon, C., Cifelli, R.L., 2000. The “condylarthrs” (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia): implications on the origin of the South American ungulates. *Geodiversitas* 22:47-150.
- de Muizon, C., Billet, G., Argot, C., Ladevèze, S., Goussard, F., 2015. *Alcidedorbignya inopinata*, a basal pantodont (Placentalia, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia: anatomy, phylogeny and palaeobiology. *Geodiversitas* 37:397-634.
- Gaudioso, P.J., Gasparini, G.M., Herbst, R., Bárquez, R.M., 2017. First record of the *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna) in the Pleistocene of Santiago del Estero Province, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* 57:23-29.
- Halliday, T., Upchurch, P., Goswami, A., 2017. Resolving the relationships of Paleocene placental mammals. *Biological Review* 92:521-550.
- Hirschfeld, S.E., Marshall, L.G., 1976. Revised Faunal List of the La Venta Fauna (Friasian-Miocene) of Colombia, South America. *Journal of Paleontology* 50:433-436.
- Hoffstetter, R., Soria, M.F., 1986. *Neodolodus colombianus* gen. et sp. nov., un nouveau Condylarthre (Mammalia) dans le Miocène de Colombie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 303, Série II, 17:1619-1622.
- Kraglievich, L., 1930. Hallazgo de un proterotérico en la República Oriental del Uruguay (*Proterotherium berroi* n. sp.). *Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología* 4: 197-203.
- Kramarz, A., Bond, M., 2005. Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno temprano-medio de Patagonia. *Ameghiniana* 42(3):611-626.

- Langguth, V., Langguth, A., 1975. Sobre un proterotérico de las barrancas de San Gregorio, Uruguay. Actas Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán. 529-537.
- Luna, C.A., Schmidt, G.I., Ochoa, J.G., 2015. Nuevos registros de *Neolicaphrium recens* Frenguelli (Litopterna, Proterotheriidae) procedentes de Corralito (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano), Córdoba, Argentina. Ameghiniana 53:20R.
- McGrath, A., Flynn, J., Wyss, A.R., 2019. Proterotheriids and macraucheniids (Litopterna: Mammalia) from the Pampa Castillo Fauna, Chile (Early Miocene, Santacrucian SALMA) and a new phylogeny of Proterotheriidae. Journal of Systematic Palaeontology <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2019.1662500>.
- McGrath, A., Anaya, F., Croft, D., 2020. New proterotheriids from the Middle Miocene of Quebrada Honda, Bolivia, and body size and diversity trends in proterotheriid and macraucheniid litopterns (Mammalia). Ameghiniana doi:10.5710/AMGH.03.03.2020.3268.
- McKenna, M.C., 1956. Survival of primitive notoungulates and condylarths into the Miocene of Colombia. American Journal of Science 254:736-743.
- McKenna, M.C., 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. En: Lockett, W.P., Szalay, F.S. (eds.). Phylogeny of the Primates. Plenum Publishing Corporation, New York. 21-46.
- O'Leary M.A., Bloch J.I., Flynn, J.J., Gaudin, T.J., Giallombardo, A., et al., 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. Science 339:662-667.
- Roland, G., Montenegro, F., Batista, A., Cabrera, F., Perea D., Ubilla M., 2010. Un cráneo de un Proterotheriidae (Mammalia: Litopterna) en el Mioceno Tardío de Uruguay. Actas Primer Congreso Uruguayo de Zoología, Montevideo. 123.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires 25:1-250.
- Scherer, C.S., Gregis Pitana, V., Ribeiro, A.M., 2009. Proterotheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia, 12:231-246.
- Schmidt, G.I., 2013. Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 423 pp.

- Schmidt, G.I., 2015. Actualización sistemática y filogenia de los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 18:521-546.
- Schmidt, G.I., Luna, C.A, Vezzosi, R.I., 2016. Avances en el conocimiento de los elementos postcraneales de *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Proterotheriidae). Libro de Resúmenes Congreso Latinoamericano de Paleontología, Lima. 149.
- Schmidt, G.I., Montalvo, C.I., Sostillo, R. Cerdeño, E., 2018. Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) from the Cerro Azul Formation (late Miocene), La Pampa Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 83:165-177.
- Schmidt, G.I., Cerdeño, E., Hernández del Pino, S. 2019a. Macraucheniidae and Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) from Quebrada Fiera (Late Oligocene), Mendoza Province, Argentina. *Andean Geology* 46(2):368-382.
- Schmidt, G.I., Hernández Del Pino, S., Muñoz, N.A., Fernández, M., 2019b. Litopterna (Mammalia) from the Santa Cruz Formation (Early–Middle Miocene) at the Río Santa Cruz, Southern Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 19 (2):170-192.
- Schmidt, G.I., Diederle, J.M., Góis, F., Vallone, E.R., Tarquini, J., Fernández, M.A., Gottardi, M.G., Brandoni, D. 2020. New vertebrates from the Late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina: diversity, age, and paleoenvironment. *Journal of South American Earth Sciences* <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102618>.
- Scott, W.B., 1937. *A History of the Land Mammals in the Western Hemisphere*. The MacMillan Company, New York. 786 pp.
- Shockey, B.J., 1999. Postcranial osteology and functional morphology of the Litopterna of Salla, Bolivia (late Oligocene). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19:383-90.
- Shockey, B.J., Salas, R., Quispe, R., Flores, A., Sargis, E.J., Acosta, J., Pino, A., Jarica, N.J., Urbina, M., 2006. Discovery of Deseadan fossils in the upper Moquegua Formation (late Oligocene? –early Miocene) of southern Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26:205-208.
- Simpson, G.G., 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notioprogonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91:1-232.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals*. Yale University, New Haven. 266 pp.

- Soria, M.F., 2001. Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 1:1-167.
- Ubilla, M., Perea, D., Goso, C., Lorenzo, N., 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. Quaternary International 114:129-142.
- Ubilla, M., Perea, D., Bond, M., Rinderknecht, A., 2011. The first cranial remains of the Pleistocene protheroheriid *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. Journal of Vertebrate Paleontology 31:193-201.
- Vezzosi, R.I., 2016. Diversidad de los mamíferos del Pleistoceno de la Provincia de Santa Fe, Argentina: aspectos taxonómicos, bioestratigráficos y paleobiogeográficos relacionados. Mastozoología Neotropical 23:215-217.
- Vezzosi, R.I., Schmidt, G.I., Brunetto, E., 2009. Un Protheroheriinae (Protheroheriidae, Litopterna) en el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Lujanense) de Santa Fe. Ameghiniana 46:54R.
- Vezzosi, R.I., Brunetto, E., Zalazar, M.C., 2017. El registro fósil de vertebrados del Cuaternario de Santa Fe (Argentina): primera Actualización. En: Nasiff, N., Esteban, G., Chiesa, J., Zurita, A., Georgierr, S. (eds.). Mioceno al Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina. Opera Lillioana 52, Tucumán. 638-670.
- Villafañe, A., Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M., 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. Estudios Geológicos 62:155-166.
- Webb, S.D., 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En Stehli, F.G., Webb, D. (eds.). The Great American biotic interchange. Plenum press, New York & London. 357-386.
- Welker, F., Collins, M.J., Thomas, J.A., Wadsley, M., Brace, S. et al., 2015. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. Nature 522:81-84.
- Westbury, M., Baleka, S., Barlow, A., Hartmann, S., Paijmans, J.L.A., et al., 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. Nature Communications 8:15951.



CAPÍTULO 2

CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO

En este capítulo se reseñan las unidades litoestratigráficas y se enumeran las localidades de las que se han exhumado proterotéridos en Uruguay.

A partir de la información disponible en los catálogos de las colecciones, fue posible acceder a los lugares de antiguas colectas. En esos casos, la evidencia empírica permitió verificar o ajustar con mayor rigor la procedencia estratigráfica de los especímenes. En tanto, durante las recientes salidas para prospecciones y nuevas colectas, se levantó rigurosamente toda la información estratigráfica de cada localidad (perfiles, muestras de rocas y fósiles, fotografías, etc).

Tanto para las formaciones como para las localidades, se omiten en este capítulo descripciones detalladas ya que las mismas se encuentran en las publicaciones específicas, que se adjuntan. Se desarrollan solo aquellas unidades y localidades para las que se obtuvieron nuevos datos en el marco de esta tesis y que permanecen inéditos, y se refiere la bibliografía específica para el resto.

La presente revisión permitió constatar que las unidades litoestratigráficas de Uruguay portadoras de restos de Protheroheriidae son las siguientes formaciones: Fray Bentos (Oligoceno tardío), Camacho (Mioceno tardío), Raigón (Plioceno-Pleistoceno), Sopas (Pleistoceno Tardío) y Dolores (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano). Las localidades relevadas en este trabajo que aportaron fósiles de proterotéridos se indican en la figura 2.1.



Figura 2.1. Localidades estudiadas en esta tesis: 1: Río Cuareim, Artigas; 2: Río Arapey Grande, Salto; 3: Arroyo Sopas, Salto; 4: Arroyo Malo, Tacuarembó; 5: Cañada de Tabárez, Soriano; 6: R21 y Arroyo Sauce, Colonia; 7: Arroyo El Caño, Colonia; 8: Bahía de Colonia; 9: Balneario Arazatí, San José; 10: Punta de San Gregorio, San José.

2.1 Formación Fray Bentos (Goso, 1965)

La Formación Fray Bentos se extiende sobre todo el litoral Oeste de Uruguay y en el Sur y Este en el ámbito de la Cuenca Santa Lucía y la Cuenca Laguna Merín (Ubilla, 2004). Comprende areniscas finas, limolitas loessicas, fangolitas de color rosado-marrón rojizo y niveles conglomerádicos y diamictíticos. Existen importantes niveles de calcretas y silcretas. En superficie, desarrolla exposiciones máximas de entre 10 y 15 metros. La granulometría y procesos inferidos varían, dependiendo de las localidades.

Si bien esta es una unidad bastante pobre desde el punto de vista fosilífero, contiene los restos más antiguos de mamíferos en Uruguay, vinculados a facies de origen fluvial. Se incluyen hasta el momento grandes marsupiales, roedores, xenartros, diversos notoungulados, astrapoteros y un litopterno (registrado a partir de este trabajo).

Desde el punto de vista paleoclimático, se han inferido condiciones desde predominantemente secas y cálidas, con un patrón de pluviosidad estacional, hasta escasa pluviosidad de distribución irregular con temperaturas templado-cálidas y aridez creciente (Ubilla, 2004).

Dada la potencia constatada para esta unidad, no es de descartar que estén representadas diferentes condiciones paleoclimáticas, sucedidas en el tiempo, debiéndose quizás admitir una mínima diferencia temporal entre los depósitos del litoral respecto de los del Sur y Este (Kraglievich, 1932). En general, los vertebrados sugieren la existencia de espacios abiertos y disponibilidad de vegetación arbustiva.

Respecto a la edad de la Formación Fray Bentos, existe fuerte evidencia que sustenta la idea de una depositación en el Oligoceno tardío. En particular, se la ha correlacionado con el Piso/Edad Deseadense por la presencia de dos especies guía: *Proborhyaena* cf. *gigantea* Ameghino, 1897 y *Palaeopeltis inornatus* Ameghino, 1894 (Perea et al., 2014). Existen elementos en común con la Fauna de Salla (Bolivia) y con aquella de la Formación Fray Bentos de Argentina (provincias de Entre Ríos y Corrientes), lo que conlleva al planteo de interesantes hipótesis paleobiogeográficas y cronológicas.

2.1.1 Ruta 21 y arroyo Sauce, próximo a Nueva Palmira, Colonia

El afloramiento es producto del desmonte para la instalación de silos. El único espécimen de un proterotérido colectado en el lugar (FC-DPV 2811, ver Capítulo 3: 3.1.1) proviene del material rocoso removido. El afloramiento tiene una potencia máxima de 2,5 metros donde se exponen areniscas rosadas masivas y poco friables. No se cuenta con un perfil estratigráfico, aunque sí con registro fotográfico (Fig. 2.2). Actualmente el afloramiento no existe.



Figura 2.2. Afloramiento de la Formación Fray Bentos cercano a la ciudad de Nueva Palmira, Colonia, de donde proviene el único proterotérido conocido para la unidad (FC-DPV 2811). Fotografía: Aldo Manzuetti.



2.2. Formación Camacho (Goso & Bossi, 1966)

La Formación Camacho aflora en las costas del río de la Plata sobre los departamentos de Colonia y San José. Es una de las unidades más ricas del registro paleontológico de Uruguay. Las facies más extensas corresponden a ambientes de plataforma marina somera, aunque existen facies de contextos marginales de donde se han exhumado restos de vertebrados continentales. Un nuevo género y especie de un proterotérico fue recientemente descrito (y publicado) para esta unidad, proveniente del balneario Arazatí, San José. La litofaciología, ambientes y edad de la Formación Camacho son analizados en detalle en el mencionado artículo (ver Capítulo 3: Corona et al., 2020, *Journal of South American Earth Sciences*).

2.3 Formación Raigón (Goso & Bossi, 1966)

Esta unidad aflora en el Sudoeste de Uruguay, en el departamento de San José, sobreponiéndose a la Formación Camacho. Para la misma se ha descrito un nuevo género y especie de proterotérico, endémico de Uruguay, proveniente de Punta de San Gregorio, San José. La descripción exhaustiva litológica y estratigráfica, el contenido fosilífero y la interpretación paleoambiental respecto a esta Formación se detallan en el artículo correspondiente adjunto (ver Capítulo 3: Corona et al., 2019, *Journal of Vertebrate Paleontology*).

2.4 Formación Sopas (Antón, 1975)

Esta unidad ha sido ampliamente estudiada durante las últimas décadas habiéndose generado un importante cúmulo de información y publicándose numerosos trabajos específicos y de síntesis. En esos trabajos están incluidas la mayoría de las localidades de las que provienen los fósiles de *Neolicaphrium recens* aquí tratados. Al igual que con las unidades precedentes, el detalle de esta unidad luce en el artículo anexo correspondiente (ver Capítulo 4: Corona et al., 2019, *Andean Geology*). Se señalan a continuación las localidades con información novedosa en el contexto de esta tesis.

2.4.1 Río Arapey Grande

Las facies sedimentarias que constituyen los márgenes de este río y de su tributario el río Arapey Chico son similares (Ubilla et al., 2011). Se observan areniscas conglomerádicas con intercalaciones de areniscas y limolitas friables (Fig. 2.3). Esta localidad aportó recientemente un fémur (MNHN 3050) de un proterotérico, tratado en los capítulos 3 (3.4.2) y 5 (5.3).



Figura 2.3. Río Arapey Grande, Salto. Panorámica del afloramiento durante la colecta del ejemplar de interés MNHN 3050. Fotografía: Renzo Loggio.

2.5 Formación Dolores (Goso, 1972)

La Formación Dolores comprende depósitos de arcilla, arena y grava de color marrón con intercalaciones locales gris-verdosas e importantes incrustaciones carbonáticas. Aflora mayormente en el sur de Uruguay (departamentos de Soriano, Río Negro, Colonia y Canelones) (Ubilla & Martínez, 2016). Topográficamente se asocia a llanuras y se interpreta como depositada bajo un clima árido y frío, condiciones vinculadas al último máximo glacial, particularmente el MIS-2 (Ubilla & Martínez, 2016).

Los fósiles recuperados de esta unidad incluyen tortugas, aves, moluscos de agua dulce, pero fundamentalmente una diversidad importante de mamíferos en los que se basan las interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas. Son interesantes también los restos de maderas de *Prosopis* (algarrobo) y *Salix humboldtiana* (sauce criollo).

Existe actualmente un número importante de edades numéricas ^{14}C y OSL que ubican a los distintos depósitos entre el Pleistoceno Tardío y el Holoceno Temprano (32,2 a 8,8 Ka AP) (Ubilla & Martínez, 2016; Ubilla et al., 2018).

En esta unidad se confirmó la presencia de *Neolicaphrium recens* en dos localidades (Figs. 2.4 y 2.5), a partir de material dentario y también de restos postcraneanos. Existe otra localidad de interés, en el litoral, con exposición de sedimentos de la Formación Dolores (Cañada de Tabárez, Fig. 2.1) aunque en ella el espécimen estudiado no fue hallado *in situ*. La procedencia de este último ejemplar, la tafonomía y su presunto origen estratigráfico se discuten en el artículo adjunto (ver Capítulo 3: Corona et al., 2018, *Ameghiniana*).

2.5.1 Arroyo El Caño

Esta localidad ha brindado numerosos fósiles de grandes mamíferos pleistocénicos, habiéndose estudiado algunos con mayor profundidad (Ubilla & Rinderknecht, 2001; Rinderknecht, 2006; Rinderknecht et al., 2010, Corona et al., 2013). Se dispone de un perfil (Fig. 2.4) y una edad numérica (OSL) de 16.070 ± 930 años AP (Corona et al., 2013). La sección estudiada consiste de niveles pelíticos gris-verdosos de entre 8 y 10 metros de potencia con niveles intercalados de 1-1,5 metros, de arena fina a media. La mayoría de los fósiles provienen de los niveles verdes inferiores, casi en el contacto con la infrayacente Formación Camacho. Precisamente, de ese nivel se exhumó un metápodo determinado como a Cf. *Neolicaphrium recens* (ver Capítulo 3: 3.5.2 y Fig. 3.4).

Los Protheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay: sistemática, distribución estratigráfica y paleoecología

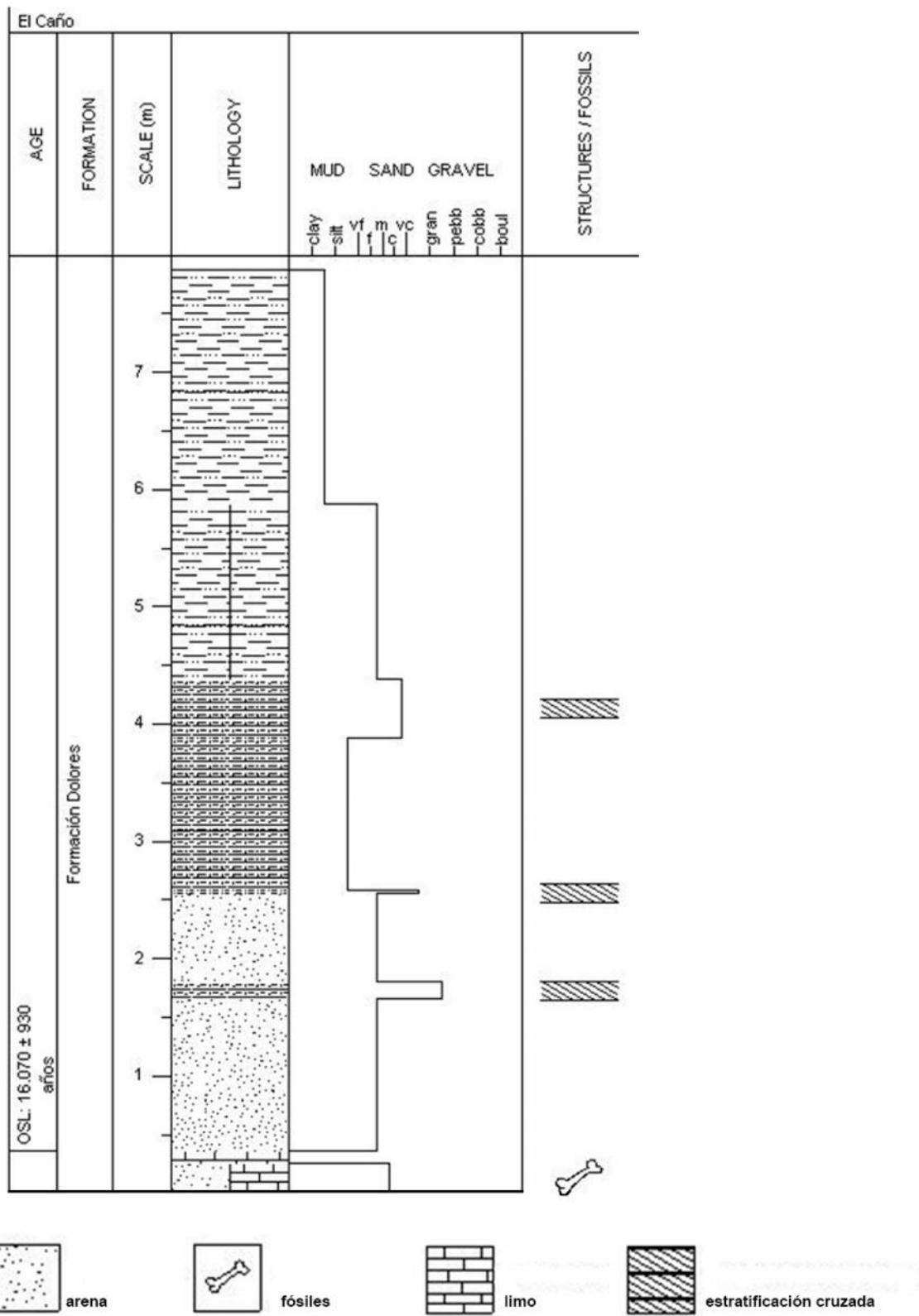


Figura 2.4. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el arroyo El Caño, Colonia.



2.5.2 Bahía de Colonia

Sobre la franja costera del departamento homónimo, persisten vestigios del afloramiento que a fines de 1960 (cuando fue colectado el espécimen de interés) ocupaba mayor superficie, con menor cobertura vegetal y en un área mucho menos urbanizada. Actualmente, el depósito se extiende lateralmente unos 150 metros, alcanzando una altura máxima de alrededor de 20 metros. Se comprueba la persistencia de los estratos señalados por A. Calcaterra, colector del ejemplar MPAC 1113 (ver Capítulos 3: 3.5.1 y 5: Ghizzoni et al., 2020), quien lo ubica como procedente de “el nivel Bonaerense superior, verde” (Pleistoceno). Precisamente, la base de la sección estratigráfica la conforma un nivel de limo masivo, relativamente friable, verdoso, de unos 4 metros de potencia (Fig. 2.5). Se sobrepone un estrato de 1,0 a 1,5 m, de arena gruesa algo limosa, inmadura, angulosa, con estratificación plano paralela y presencia de abundante carbonato de calcio en forma de costras. Suprayace un nivel menor (máximo 0,5 m) de sabulita rosada, friable, sin estructuras. En el tope, destaca un importante paquete limoso (> 10 m), pardo, masivo, con importante presencia de carbonato de calcio, que forma grandes cornisas que eventualmente se separan de la matriz pelítica, derrumbándose en bloques sobre la playa.

Los Protheroetheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución estratigráfica y paleoecología

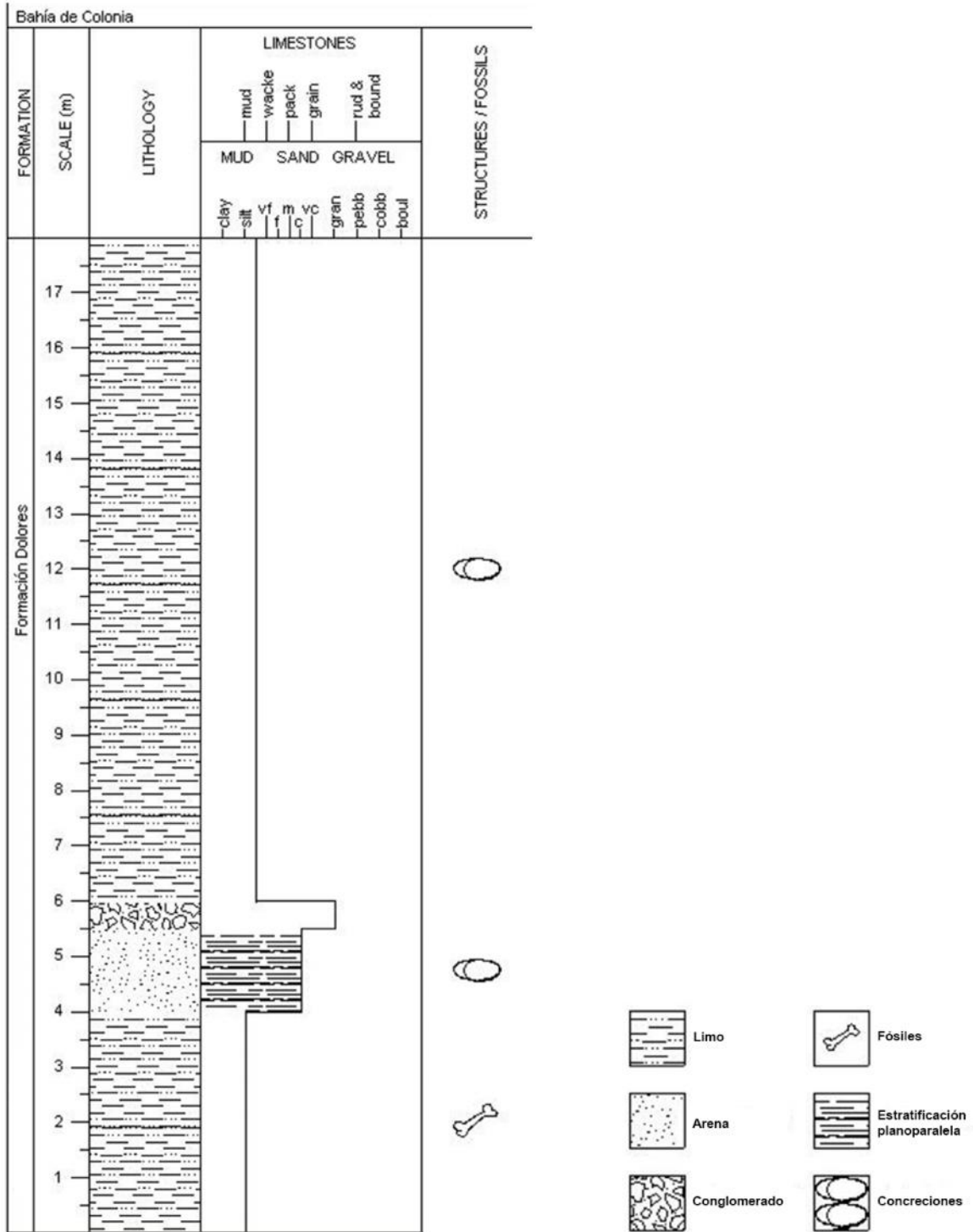


Figura 2.5. Perfil compuesto de la Bahía de Colonia.



2.6 Referencias

- Ameghino, F., 1894. Sur les oiseaux fossiles de Patagonie et la fauna mammalogique des couches à *Pyrotherium*. Boletín del Instituto Geográfico Argentino 15:501-660.
- Ameghino, F., 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine. Boletín del Instituto Geográfico Argentino 18:406-521.
- Antón, D., 1975. Evolución geomorfológica del norte del Uruguay. Dirección de Suelos y Fertilizantes, Ministerio de Agricultura y Pesca. Montevideo, 22 pp.
- Corona, A., Perea, D., McDonald, G., 2013. *Catonyx cuvieri* (Xenarthra, Mylodontidae, Scelidotheriinae) from the late Pleistocene of Uruguay with comments regarding the systematics of the subfamily. Journal of Vertebrate Paleontology 33(5):1214-1225.
- Goso, H., 1965. El Cenozoico en el Uruguay. Instituto Geológico del Uruguay. Informe interno. Montevideo, 36 pp.
- Goso, H., 1972. Cuaternario. Programa de Estudio y Levantamiento de Suelos: Montevideo, 12 pp.
- Goso, H., Bossi, J.C., 1966. Cenozoico. En Bossi J.C. (ed.). Geología del Uruguay. Universidad de la República, Montevideo. 259-305.
- Kraglievich, L., 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. Anales del Museo de Historia Natural (2)3:257-321.
- Perea, D., Toriño, P., Ciancio, M., 2014. La presencia del xenartro *Palaeopeltis inornatus* Ameghino, 1894 en la Formación Fray Bentos (Oligoceno Tardío), Uruguay. Ameghiniana 51 (3):254-258.
- Rinderknecht, A., 2006. Vertebrados fósiles de la costa Uruguaya. En Menafrá, R., Rodríguez, L., Scarabino, F., Conde, D., (eds.). Bases para la Conservación y Manejo de la costa Uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo. 343-349.
- Rinderknecht, A., Rodríguez, J., Bostelmann, E., Varela, S., 2010. Análisis tafonómico preliminar de un yacimiento del Pleistoceno tardío del Uruguay. Actas I Congreso Uruguayo de Zoología, Sociedad Zoológica del Uruguay, Montevideo. 120.
- Ubilla, M., 2004. La Formación Fray Bentos (Oligoceno Tardío) y los mamíferos más antiguos de Uruguay. En Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez, S. (eds.). Cuencas Sedimentarias de Uruguay – Cenozoico. DIRAC, Montevideo. 83-104.
- Ubilla, M., Rinderknecht, A., 2001. Consideraciones sobre el género *Galea* Meyen, 1831 (Rodentia, Caviidae), su registro en el Pleistoceno de Uruguay y descripción de una nueva

especie extinguida. Boletín de La Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica) 96:111-122.

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

Ubilla, M., Martínez, S., 2016. Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay. Springer Briefs in Earth System Sciences. New York, 77 pp.

Ubilla, M., Rinderknecht, A., Corona, A., Perea, D., 2018. Mammals in last 30 to 7 ka interval (Late Pleistocene-Early Holocene) in southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): last occurrences, climate, and biogeography. Journal of Mammalian Evolution 25:291-300.



CAPÍTULO 3

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

En este capítulo se describen y figuran los materiales de Protheroheriidae de Uruguay, provenientes de las unidades y localidades indicadas en el Capítulo 2. En virtud de que existen recientes revisiones de los Protheroheriidae, no se discutirá aquí la validez de las categorías taxonómicas establecidas en éstas, sino que los especímenes de Uruguay serán asignados siguiendo los criterios de Soria (2001) y Schmidt (2015). Para la nomenclatura abierta se siguió a Bengtson (1988).

Para lograr generar una comprensión cabal de la diversidad taxonómica en los lapsos considerados y en su contexto paleogeográfico, se mencionan los ejemplares en orden stratigráfico y los distintos elementos esqueléticos de acuerdo a su valor sistemático relativo: cráneo, dentición superior, dentición inferior, postcráneo. Se señalan para cada uno de los ejemplares, su procedencia (localidad y horizonte stratigráfico), sus rasgos anatómicos más destacables y su importancia paleontológica.

Sólo se desarrollan en profundidad algunos especímenes que a la fecha no han sido objeto de publicaciones. Los resultados sistemáticos de esta tesis, publicados durante su transcurso (indicados: *), se adjuntan al final del capítulo. El detalle de todos los ejemplares estudiados, así como de los materiales comparativos y las colecciones consultadas, están incluidos en dichos adjuntos.

Orden LITOPTERNA Ameghino, 1889

Sub Orden LOPHOLIPTERNA Cifelli, 1983

Familia PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887

3.1 Formación Fray Bentos, Oligoceno tardío

3.1.1 Género INDET.

Material: FC-DPV 2811, fragmento mandibular derecho con m1-m2? (Fig. 3.1).

Procedencia geográfica y horizonte: ruta 21 y arroyo Sauce, Nueva Palmira, Colonia. En arenisca algo friable (Ver Capítulo 2: 2.1.1).

Descripción: se trata de un material muy fragmentario, en el cual las coronas dentarias están parcialmente preservadas, alteradas por efectos diagenéticos. El fragmento mejor conservado corresponde al lóbulo mesial de un diente (quizá un m2) sin desgaste. Se observan sobre la pared lingual 2 cúspides prominentes: paracónido y metacónido relacionadas estrechamente, apenas separadas por un valle somero. La pieza dentaria ubicada en posición anterior a esta se conserva pobremente. En ella, las paredes externas (contornos) de los lóbulos indican un lóbulo distal más largo que el mesial, donde en posición linguodistal se sugiere una estrecha relación del hipoconúlido con el entocónido.

Comentarios: a pesar de la condición muy fragmentaria del ejemplar, la morfología relativamente compleja del contorno de las coronas, la disposición de los lofos y el ectofléxido muy cerrado permite su determinación a nivel de Familia. La probable presencia de entocónido (Fig. 3.1) sugiere que se trata de parte de la serie molar (m1-m2). La importancia del espécimen radica en que representa, al momento, el único registro fehaciente de un proterotérido en el Oligoceno tardío de Uruguay. La morfología general guarda cierta similitud con ejemplares del Piso/Edad Deseadense (MACN-PV 18746, *Lambdaconus*) y del Colhuehuapense (MACN-PV 18785, *Prolicaprium*) de Patagonia (Formación Sarmiento).

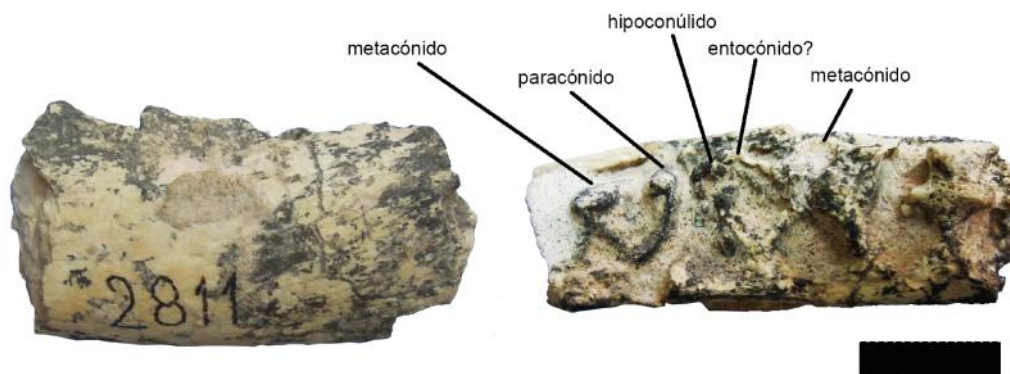


Figura 3.1. Protheroheriidae, género indet. (FC-DPV 2811). Fragmento de rama mandibular derecha en vista labial y oclusal. Escala: 1cm.



3.2 Formación Camacho, Mioceno tardío

3.2.1 *PSEUDOBRACHYTHERIUM BREVE* gen. et sp. nov.* (Ver al final de este capítulo: Corona et al., 2020)

Holotipo: FC-DPV 2570, cráneo completo con toda la dentición.

Procedencia geográfica y horizonte: balneario Arazatí, San José. En plataforma de abrasión.

Comentarios: se trata de uno de los cráneos más completos de un proterotérido para el Mioceno tardío, no solo de Uruguay, sino de la región. Tiene gran significación, tanto sistemática como biogeográfica y paleoecológica, que se desarrolla en el artículo adjunto (Corona et al. 2020: *Journal of South American Earth Sciences*).

3.2.2 Género *NEOBRACHYTHERIUM* Soria, 2001

NEOBRACHYTHERIUM aff. *N. AMEGHINOI* Soria, 2001

Material: MNHN 2967, P4-M2* (Ver al final de este capítulo).

Procedencia geográfica y horizonte: balneario Arazatí, San José. En plataforma de abrasión.

Comentarios: este ejemplar posee características que permiten su asignación indiscutida a *Neobrachytherium*, un elemento más de correlación faunística entre la Formación Camacho y el “Mesopotamiense”, base de la Formación Ituzaingó (*sensu* Bruneto et al., 2013), de la provincia de Entre Ríos, Argentina (Corona et al. 2020: *Journal of South American Earth Sciences*).

3.2.3 Género INDET.

Material: MNHN 2966, tarso izquierdo parcialmente articulado* (Ver al final de este capítulo).

Procedencia geográfica y horizonte: balneario Arazatí, San José. En plataforma de abrasión.

Comentarios: el principal aporte de este espécimen refiere a los aspectos tafonómicos y al incremento fosilífero y faunístico para la Formación Camacho (Corona et al. 2020: *Journal of South American Earth Sciences*).



3.3 Formación Raigón, Plioceno tardío-Pleistoceno Medio

3.3.1 *URUGUAYODON ALIUS* gen. et sp. nov.* (Ver al final de este capítulo: Corona et al., 2019)

Holotipo: FC-DPV 267, rama mandibular derecha con p1-m3, 7 vértebras cervicales, 10 vértebras dorsales, tibia izquierda completa y fragmentos de pelvis.

Paratipo: FC-DPV 268, fragmento de rama mandibular derecha con parte de p3, p4-m1 y parte de m2.

Procedencia geográfica y horizonte: punta de San Gregorio, San José. Al tope de nivel potente de arenisca fina a media, blanquecina, con estratificación cruzada.

Comentarios: estos especímenes fueron descritos originalmente por Languth & Languth (1975) y asignados erróneamente al género *Licaphrium* Ameghino, 1887 del Mioceno temprano de Argentina. Su revisión y discusión en el contexto de los Proterotheriidae y de esta tesis se tratan en el artículo correspondiente (Corona et al. 2019, *Journal of Vertebrate Paleontology*). Se utilizó parte del material para el cálculo de la masa corporal (Ver Capítulo 5: Ghizzoni et al., 2020, *Revista Brasileira de Paleontologia*).

3.4 Formación Sopas, Pleistoceno Tardío

3.4.1 *NEOLICAPHRIUM RECENS* Frenguelli, 1921

Material: MHD-P 509, P4-M3 derechos e izquierdos y parte de la base del arco cigomático* (Ver capítulo 4: Corona et al, 2019).

Procedencia geográfica y horizonte: río Cuareim (Mina I), Artigas. Formación Sopas, en nivel medio de arenisca limosa masiva.

Comentarios: este ejemplar es el segundo resto más completo de dentición superior conocido para Uruguay, y que permite un mejor conocimiento del taxón, ya que exhibe menor desgaste que el primer individuo (MACN-S 92, Ubilla et al., 2011). Este espécimen (MHD-P 509) fue descrito y utilizado para la observación del microdesgaste dentario por Corona et al. (2019, *Andean Geology*).

Material: CPG 93-2 (Colección Particular Martín Ghizzoni), fragmento de rama mandibular derecha con p3-m2 (Fig. 3.2).

Procedencia geográfica y horizonte: arroyo Sopas, Salto. Formación Sopas, en nivel de arenisca limosa masiva.

Descripción: el espécimen se preserva con importantes incrustaciones carbonáticas (lo que ocurre típicamente en los fósiles de la Formación Sopas), aunque sin alterar las coronas dentarias. El grado de desgaste de las piezas dentarias es moderado y todas conservan restos de cemento recubriendo tanto cavidades externas como valles internos. P3 y p4 son similares entre sí y de aspecto molariforme. En ambos, el trigónido es más estrecho y corto que el talónido (sobre todo en p3). El paracónido y el metacónido se observan como las cúspides más conspicuas. El m1 es el que presenta el mayor desgaste, con el paracónido y el paralófidio desarrollados. En el talónido destaca el entocónido unido por el desgaste al hipoconúlido. El m2 es el diente de mayor tamaño. Se destaca en el lóbulo anterior el paracónido desarrollado, con una aspecto bífido de las paredes de esmalte, tal cual lo describen Bond et al. (2001). El metacónido es muy conspicuo, casi sin desgaste. El endofléxido delimita una cuenca profunda, elongada mesiodistalmente y el entocónido está muy desarrollado, unido al hipoconúlido.

Medidas (mm):

	ancho	largo
p3	8,5	14
p4	8,5	12,6
m1	10,1	12,6
m2	9,5	14,1

Comentarios: a pesar de la abundancia de carbonato sobre el espécimen, la morfología permanece inalterada. El desgaste de los molares indica que se trata de un individuo adulto joven. Las características y relaciones entre las cúspides, especialmente en el m2, permiten su determinación inequívoca como *N. recens*. Se trata del segundo individuo de la especie para la localidad.



Figura 3.2. *Neolicaphrium recens* (CPG 93-2). Rama mandibular derecha con p3-m2 en vista oclusal. Escala: 1cm.

3.4.2 Cf. *NEOLICAPHRIUM RECENS* Frenguelli, 1921

Material: MNHN 3050, fémur izquierdo completo.

Procedencia geográfica y horizonte: río Arapey Grande, Salto. Formación Sopas, en nivel medio de arenisca limosa masiva (Ver Capítulo 2: 2.4.1).

Descripción: el material está prácticamente completo, faltando únicamente un fragmento del trocánter mayor. Se trata de un ejemplar pequeño, de tamaño similar al espécimen AMNH 15719 de *Thoatherium minusculum* figurado por Scott (1910). En las dimensiones que refieren a anchos transversos (F4, F5, F6, Tabla 3.1) es similar al espécimen MACN-A 8970 (*Tetramerorhinus mixtum*). El cuello es menos excavado que el de otros ejemplares (AMNH 15719, *T. minusculum* y MACN-PV 6196, Protheroetheriidae indet.) y el trocánter menor parece estar menos desarrollado, aunque esto puede deberse a desgaste. La tróclea es relativamente más simétrica que la de *T. mixtum*, similar a la del ejemplar MACN-PV 6196, de Monte Hermoso (Argentina). En vista posterior, el trocánter mayor está levemente torsionado medialmente, delimitando en la cara posterior del hueso una fosa trocantérica profunda, como en MACN-PV 6196, aunque más angosta que en este. En el ejemplar estudiado de *T. mixtum* (MACN-A 8970) esta fosa es somera. En la misma cara, pero en posición distal, es notoria una depresión por debajo del tercer trocánter, la fosa supracondiloidea, un poco más marcada que en *T. mixtum*, pero menos que en MACN-PV 6196. Nuestro ejemplar es mucho más grácil que el representado por un fragmento de diáfisis (MACN-PV 3043) proveniente del “conglomerado osífero” (Formación Ituzaingó, Entre Ríos, Argentina). Este último material es el más robusto de los ejemplares comparativos a los que se tuvo acceso, siendo el que

evidencia mejor las características anatómicas estudiadas. Los cóndilos de MNHN 3050 son de diferente tamaño y disposición, siendo el medial más pequeño y el lateral conspicuo, convexo y proyectado posterior y lateralmente.

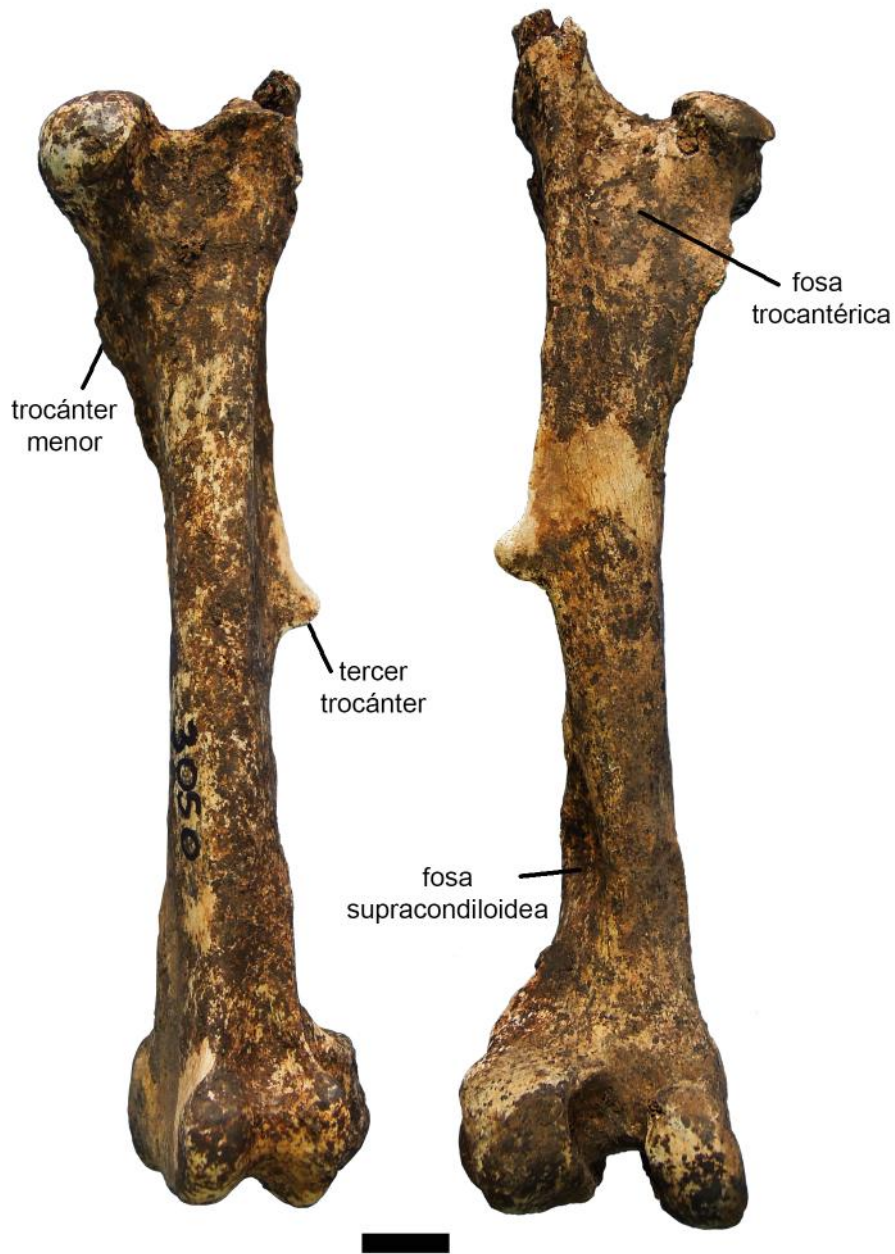


Figura 3.3. Cf. *Neolicaphrium recens* (MNHN 3050). Fémur izquierdo en vista anterior y posterior. Escala: 1cm.

*Los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución stratigráfica y paleoecología*

Tabla 3.1. Medidas (en mm) de fémures de Protheroheriidae. **F1:** longitud desde la cabeza hasta el punto más distal de la epífisis distal; **F2:** longitud desde el primer trocánter hasta el punto más distal de los cóndilos; **F3:** longitud desde el nacimiento proximal del tercer trocánter hasta el punto más distal de los cóndilos; **F4:** ancho máximo supratrocLEAR sobre los cóndilos; **F5:** ancho máximo de la epífisis distal; **F6:** diámetro transversal en la mitad de la diáfisis; **F7:** diámetro anteroposterior en la mitad de la diáfisis; **F8:** diámetro anteroposterior en el epicóndilo medial. **s/d:** sin datos; *: tomado de Scott (1910).

TAXÓN	ID	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8
<i>Neolicaphrium recens</i>	MNHN 3050	154	160	91	31,5	35,2	15,7	19,2	49,5
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN-A 8970 IZQ.	180	198	105	31,7	37,3	17,6	22,8	49,4
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN-A 8970 DER.						14,2	25,3	
<i>Thoatherium minusculum</i>	MACN-A 9078			78	23,4	28,5	14,3	17,5	37,2
Protheroheriidae indet.	MACN-PV 6196	170	180	102,2	37	38,8	18,1	20,8	58,2
Protheroheriidae indet.	MACN-PV 8326				34,6	41,9			55,1
Protheroheriidae indet.	MACN-PV 3043						21,4	20,4	
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	PM 15799*	224	238		51				
<i>Anisolophus</i>	s/d*	192	205		48				
<i>Thoatherium minusculum</i>	AMNH 15719*	141	159		34				41

Comentarios: existe mucha uniformidad en el fémur de los proterotéridos, como se ha constatado también para otros elementos postcraneales, lo que no permite una determinación específica (más allá del nivel familiar). Además, en la pequeña muestra comparativa disponible, son muy pocos aquellos asociados a cráneo o dentición y la mayoría de los especímenes son fragmentarios. Schmidt et al. (2016) comunicaron el hallazgo en sedimentos pleistocénicos tardíos de Córdoba, Argentina, de un m2 de perteneciente a *N. recens* con elementos del postcráneo asociados. Entre los restos apendiculares, se encontraban ambos fémures sin las epífisis distales. No se pudo acceder a esos materiales para una comparación directa. No obstante, esto no impide la determinación de nuestro ejemplar como Cf. *N. recens*, sobre la base de que es el único proterotérido presente en la Formación Sopas. Los elementos apendiculares (en especial los proximales: húmero y fémur) son los más adecuados para la

estimación de la masa corporal. El ejemplar MNHN 3050 se utiliza con ese propósito en el capítulo 5 (5.3).

3.5 Formación Dolores, Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano

3.5.1 NEOLICAPHRIUM RECENS Frenguelli, 1921

Material: MPAC 1113, P4-M3 derechos* (Ver capítulo 5: Ghizzoni et al., 2020).

Procedencia geográfica y horizonte: bahía de Colonia. Formación Dolores, en nivel pelítico verdoso basal.

Comentarios: el espécimen fue colectado en 1969 por Armando Calcaterra. En el catálogo se indica: “de niveles verdes superiores, Bonaerense”. La reciente inspección del sitio de colecta permitió asignar esos depósitos a la Formación Dolores. Se constató la presencia de facies similares o correlacionables a las expuestas en la localidad cercana de arroyo El Caño, que ha aportado numerosa fauna pleistocena y de la que se dispone de una edad OSL de (16.070 ± 930) años AP (Corona et al., 2013). El perfil de la sección estudiada figura en el capítulo 2 (2.5.2).

3.5.2 Cf. NEOLICAPHRIUM RECENS Frenguelli, 1921

Material: MPAB 1554, porción distal de húmero izquierdo* (Ver al final de este capítulo).

Procedencia geográfica y horizonte: cañada De Tabárez, Soriano. Rodado.

Comentarios: si bien el material se encontró rodado, los atributos tafonómicos (e.g. la forma de preservación, el color y el grado de consolidación) permiten atribuir su origen a la Formación Dolores, aunque también afloran sedimentos oligocenos en el cauce de la cañada. La determinación stratigráfica y sistemática se discute en profundidad en Corona et al. (2018).

Material: MNHN 2216, metatarsiano III izquierdo.

Procedencia geográfica y horizonte: arroyo El Caño, Colonia. Formación Dolores, en pelita verdosa basal (Ver Capítulo 2: 2.5.1).

Descripción: de tamaño grande, comparable al de algunos ejemplares de *Diadiaphorus majusculus* (MACN-A 2725, MACN-A 9200, AMNH 9196), pero con todos los anchos

transversos menores, lo que le otorga un aspecto bastante más estilizado que el de otros especímenes. La superficie articular para el ectocuneiforme es elongada mediolateralmente y casi simétrica respecto al plano sagital, aunque más elevada en la porción lateral. En vista lateral, la apófisis plantar posterior se proyecta lateralmente y hacia arriba, formando un ángulo abierto (obtusos) con la cara posterior. La diáfisis es de sección trapezoidal, con la cara anterior convexa y la posterior plana. En la cara medial se ven claramente a nivel de la epífisis proximal y a lo largo de la cara, los bordes y la superficie de articulación para el metatarsiano II, al igual que en otros ejemplares (MACN-PV 8430, *Neobrachytherium intermedium*; MACN-A 212, *Epitherium laternarium*). La cara lateral es muy lisa, no mostrando superficies de contacto o articulación visibles. La polea distal tiene una cresta media o carina bien desarrollada que la recorre anteroposteriormente. A ambos lados del extremo distal se perciben dos fosetas marcadas.

Medidas (mm): largo total: 101,8; ancho proximal: 19,4; ancho distal: 19,1; ancho diáfisis: 13,3.

Comentarios: al no contar con otros elementos asociados para su determinación, se asigna el material a *Neolicaphrium recens*, a espera de confirmación, sobre la base de que es la única especie registrada en esta unidad (3.5.1: MPAC 1113). De todas formas, llama la atención el gran tamaño del material, similar al de *Diadiaphorus majusculus*, del Santacrucense.

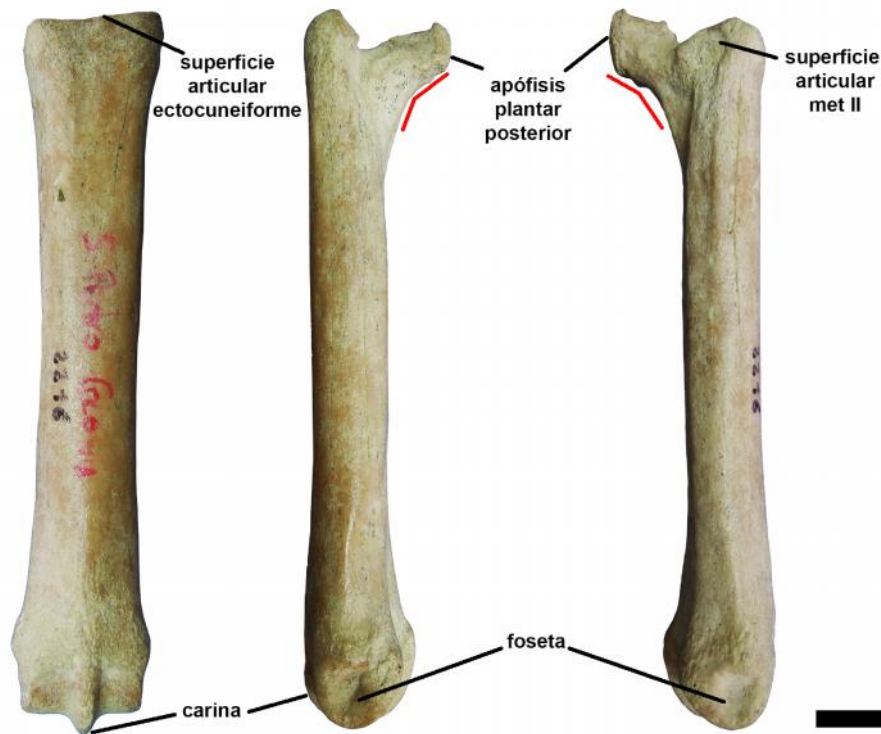


Figura 3.4. Cf. *Neolicaphrium recens* (MNHN 2216). Metatarsiano III izquierdo en vista anterior, lateral y medial. Las líneas rojas indican el ángulo de proyección de la apófisis plantar posterior. Escala: 1cm.

3.5.3 Cf. *NEOLICAPHRIUM* Frenguelli, 1921

Material: DS s/n (Colección Particular Daniel Suárez, sin número), fragmento de rama mandibular izquierda con m1.

Procedencia geográfica y estratigráfica: río Santa Lucía, Florida? Rodado.

Descripción: se trata de un pequeño fragmento que preserva únicamente una pieza dentaria con un importante grado de desgaste, aunque la morfología, tamaño y relación de cúspides indican que se trata muy probablemente del m1.

Medidas (mm): largo m1: 13,4; ancho m1: 9; altura rama mandibular en m1: 16.

Comentarios: la pieza presenta los indicios típicos de abrasión, producto del transporte y retrabajamiento, que muestran también otros fósiles frecuentemente hallados en la zona. Se presume que el material proviene de sedimentos cercanos asignados a la Formación Dolores, no existiendo más elementos de juicio. El registro se dio a conocer en el listado de fauna de Ubilla et al. (2018).



Figura 3.5. Cf. *Neolicaphrium* (DS s/n). Fragmento de rama mandibular izquierda en vista lingual y oclusal. Escala: 1cm.

3.6 Referencias

- Ameghino, F., 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos Eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. Boletín del Museo de La Plata 1:1-26.
- Bengston, P., 1988. Open nomenclature. *Palaeontology* 31:223-227.
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M. & Tauber, A., 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Protheroetheriidae (Litopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Paleovertebrata* 30:37-50.
- Brunetto, E., Noriega, J.I., Brandoni, D., 2013. Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: Brandoni, D., Noriega, J.I. (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, pp.13-27.
- Cifelli, R. L., 1983. The Origin and Affinities of the South American Condylarthra and Early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates* 2772:1-49.
- Corona, A., Perea, D. & McDonald, G., 2013. *Catonyx cuvieri* (Xenarthra, Mylodontidae, Scelidotheriinae) from the late Pleistocene of Uruguay with comments regarding the systematics of the subfamily. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(5):1214-1225.

- Frenguelli, J., 1921. Sobre un proterotérico del Pampeano superior de Córdoba, *Neolicaphrium recens*, nov. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 7:7-23.
- Langguth, V. & Langguth, V., 1975. Sobre un proterotérico de las barrancas de San Gregorio, Uruguay. Actas Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, pp.529-537.
- 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 18:521-546.
- Schmidt, G.I., Luna, C.A, Vezzosi, R.I., 2016. Avances en el conocimiento de los elementos postcraneales de *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheroheriidae). Libro de Resúmenes Congreso Latinoamericano de Paleontología, Lima. 149.
- 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.
- Soria, M., 2001. Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 1:1-167.
- Ubilla, M., Perea, D., Bond, M. & Rinderknecht, A., 2011. The first cranial remains of the Pleistocene protheroheriid *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. Journal of Vertebrate Paleontology 31:193-201.
- Ubilla, M. Rinderknecht, A., Corona, A. & Perea, D., 2018. Mammals in last 30 to 7 ka interval (Late Pleistocene-Early Holocene) in southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): last occurrences, climate, and biogeography. Journal of Mammalian Evolution 25:291-300.



A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay

Andrea Corona^{a,*}, Ana Clara Badín^a, Daniel Perea^a, Martín Ubilla^a, Gabriela Inés Schmidt^b

^a Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de La República, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay

^b Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a La Producción (CICYTTP-CONICET)-Prov. ER-UADER, España 149, E3105BWA, Diamante, Entre Ríos, Argentina

ARTICLE INFO

Keywords:

Proterotheriids
Ungulates
Camacho Formation
Huayquerian SALMA
Neobrachytherium
Uruguay

ABSTRACT

An exhaustive comparative analysis of the recently found cranial, dental and postcranial remains, in the context of the South American native ungulates Proterotheriidae was conducted. A new genus and species of the Family Proterotheriidae, *Pseudobrachytherium breve*, is reported. The new taxon is based on a complete cranium of medium size, slender, with the complete dentition preserved. It has a new combination of features: a curved dorsal plane at the level of the parietals, premaxilla anteriorly projected (not sagittally diverging), rostral border of the orbit at the level of M1, occipital condyles in the same plane of the basicranium, posteriorly projected, incisors anteriorly projected in a 120° angle with the occlusal plane, M2 with slender hypocone, barely separated from the protocone by a subtle posterior groove and with conspicuous conical metaconule, quite lingually located, very closely to the hypocone. In addition, the first record of *Neobrachytherium* outside Argentina and other proterotheriid tarsal remains are documented. The fossils herein described were exhumed from sediments of the Camacho Formation, Late Miocene of Uruguay. This study increases the mammalian diversity for this unit and confirm the peak of diversity of the family in the Huayquerian Age/Stage.

1. Introduction

The Proterotheriidae is a diverse family of South American native hoofed mammals belonging to the Order Litopterna. In their most restrictive definition -not including Anisolambdinae Cifelli, 1983- (see Soria, 2001) they are recorded from the Oligocene to the Early Holocene in Argentina, Bolivia, Colombia, Venezuela, Peru, Brazil and Uruguay (Scherer et al., 2009; Corona et al., 2019a). They are characterized by their medium size, limbs adapted to the cursorial habit, digits I and V absent with a tendency to reduce II and IV, with the extreme case of monodactyly in *Thoatherium minusculum* Ameghino, 1887 only preserving the third digit. The dentition is the lopho-selenodont type, mostly brachydont, although some species become mesodont (Bond et al., 2001).

In the last few years, studies on the Family Proterotheriidae in Uruguay were systematically conducted, and relevant data regarding the diversity of the group, as well as those related to paleobiological and paleoenvironmental aspects were obtained (Corona et al., 2018a, Corona et al., 2019a, 2019b; Morosi and Ubilla, 2018). In this context,

the goals of the present work are: 1) to report in detail for the first time the existence of proterotheriids in the Late Miocene of Uruguay, describing a new genus and species for the Family Proterotheriidae based on an almost complete cranium; 2) to confirm the presence of an additional genus in the Camacho Formation; and 3) to contribute to the knowledge of the osteology of the group.

2. Geological and geographical settings

The specimens described in this contribution were recovered from deposits of the San Pedro Member of the Camacho Formation, on the east coast of the de la Plata River, San José Department, Uruguay. Particularly, the remains come from the foreshore level at different points of the Arazatí Harbor (Fig. 1).

The Camacho Formation (Goso and Bossi, 1966) outcrops in the Southwest of Uruguay (Departments of Colonia and San José). It constitutes marine deposits of the Neogene of Uruguay and its transition to continental areas. The Camacho Formation is constituted by sandstones

* Corresponding author.

E-mail addresses: acorona@fcien.edu.uy (A. Corona), acbadin@fcien.edu.uy (A.C. Badín), perea@fcien.edu.uy (D. Perea), ubilla@fcien.edu.uy (M. Ubilla), gschmidt@cicytpp.org.ar (G.I. Schmidt).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>

Received 10 February 2020; Received in revised form 2 May 2020; Accepted 10 May 2020

Available online 13 May 2020

0895-9811/ © 2020 Elsevier Ltd. All rights reserved.

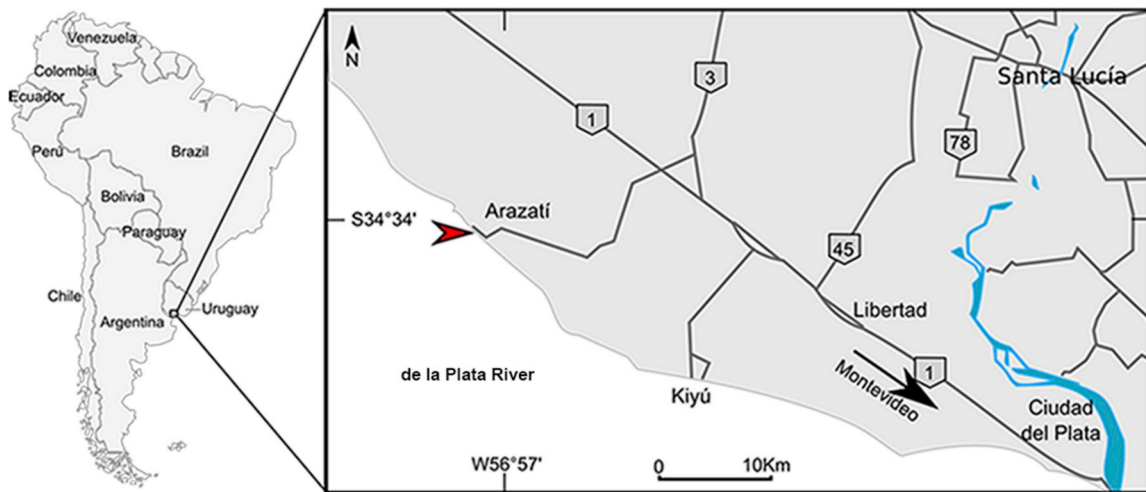


Fig. 1. Map showing the location (Arazatí Harbor, Southern Uruguay), where the studied specimens were found.

from very fine to coarse, limolites and clay pelites, with a maximum thickness in outcrops of about 15 m (Perea et al., 2013). Two lithostratigraphic members are recognized within this unit (Martínez, 1994; Perea and Martínez, 2004): the lower one, the San Pedro Member is the most widespread and covers the Departments of Colonia and San José; it is characterized by the dominance of sandy-silt and bioturbated silty deposits of predominantly gray-greenish color. The greatest diversity of mammals in the unit occurs in this member, particularly in paralic facies (Perea et al., 2013, 2019, 2020). The upper Member, Cerro Bautista, stands out for its fine to very fine white sandstones, along with levels composed of coarser fractions. It is the most geographic restricted member (Colonia Department) and is also the less fossiliferous. The Cerro Bautista Member includes internal shelf deposits very close to the coast, with shallow waters, channels and estuarine plains, very proximal storms, intertidal and beach deposits.

The Camacho Formation represents the deposits of several sub-environments of the “Mar Entrerriense” or “Paranean Sea” shelf, including organisms with requirements of warm waters and normal-marine salinity. Foraminifera, ostracods, gastropods, bivalves, brachiopods, echinoderms, crustaceans, bryozoans, chondrichthyes, dolphins and whales and also many continental vertebrates are abundant, as ichnofossils as well (Sprechmann et al., 2000; Perea and Martínez, 2004; Verde and Perea, 2011; Perea et al., 2013, 2019, 2020). The invertebrate associations are autochthonous-parautochthonous and as mentioned above, mammals are especially represented in coastal facies of the San Pedro Member.

With regard to age, the assignment of the Camacho Formation to the Late Miocene is supported by a whole of independent sources. The mammals integrated to the Assemblage biozone of *Pseudoplohophorus absolutus* (according to Perea et al., 1994, 1996, 2020; Perea, 2005) have affinities with the Huayquerian Age/Stage (*sensu* Cione and Tonni, 1995) of the Late Miocene, typified in strata of Argentina (Marshall and Cifelli, 1991). Many of the mammalian taxa are exclusive of the Camacho Formation and the Ituzaingó Formation (Late Miocene) of Argentina (Perea et al., 2013, 2020).

On the other hand, the evidence obtained from the mollusk associations supports a similar chronostratigraphic interpretation for the Camacho Formation; their associations have a close relationship with those from the Paraná and Puerto Madryn formations of Argentina (Martínez, 1994; del Río and Martínez, 1998; Martínez and del Río, 2002a, b). Numerical ages based on strontium isotopes ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) were obtained for shells of *Aequipecten paranensis* d'Orbigny, 1842 from the Puerto Madryn Formation (11.9–9.05 Ma) and Camacho Formation (7.50–6.00 Ma), that encompass the “Paranense” flooding, including transgressive and regressive phases (del Río et al., 2018). Soibelzon et al. (2019) suggested two intervals for the unit, 15–13 Ma and 11–9 Ma, based on ostreids.

3. Materials and methods

3.1. Institutional abbreviations

AMNH, American Museum of Natural History, New York, USA; FC-DPV, Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay; MACN-A, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Ameghino, Buenos Aires, Argentina; MACN-PV, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; MACN-S, Museo Arqueológico y de Ciencias Naturales de Salto, Salto, Uruguay; MCNAM-PV, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J.C. Moyano”, Colección de Paleontología de Vertebrados, Mendoza, Argentina; MHD-P, Museo Histórico Departamental de Artigas, Artigas, Uruguay; MLP, Museo de la Plata, La Plata, Argentina; MNHN, Colección Paleontológica del Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; PVSJ, Museo de la Universidad de San Juan, San Juan, Argentina.

3.2. Comparative materials examined

The following specimens (corresponding to the most complete for each taxon) were directly studied by the authors and used to make detailed morphological comparisons.

Anisolophus australis (Burmeister, 1879): MACN-A 3107.

Anisolophus floweri (Ameghino, 1887): MACN-A 9003, MACN-A 8999, MACN-A 3092, MACN-A 3095–97.

Anisolophus minusculus (Roth, 1899): MACN-A 9026–35.

Brachytherium cuspidatum Ameghino, 1883: MACN-A 11000a, MACN-A 5865, MLP 69-XII-2-11, MACN-PV 16009, MACN-A 5864, MACN-PV 13189, MACN-PV 16009a, MACN-PV 16009b, MACN-PV 14303, MACN-PV 9250.

Diadiaphorus majusculus Ameghino, 1887: AMNH 9270, MACN-A 9200–08, MACN-A 2711–12, MACN-A 2844–63. MACN-A 9118–35, MACN-A 9174–80, MACN-A 9181–97.

Eoauchenia primitiva Ameghino, 1888: MACN-PV 8002, MACN-PV 8004.

Epitherium laternarium Ameghino, 1888: MACN-PV 8001.

Neobrachytherium ameghinoi Soria, 2001: MACN-A 1401–03, MACN-PV 9150, MACN-PV 13212, MLP M-177, MLP M-178.

Neobrachytherium morenoi (Rovereto, 1914): MACN-PV 8428, MACN-PV 8435.

Neobrachytherium ullumense Soria, 2001: PVSJ 120, MCNAM-PV 3222.

Neolicaphrium recens Frenguelli, 1921: MACN-S 92, MHD-P 509.

Prolicaphrium specillatum Ameghino, 1902: MACN-A 52–239.

Protherotherium cervioides Ameghino, 1883: MLP 69-XII-2-9.

Tetramerorhinus cingulatum Ameghino, 1891: MACN-A 8666, MACN-A 8664, MACN-A 5971.

Tetramerorhinus lucarius Ameghino, 1894: MACN-A 3021, MACN-A 1859–60, MACN-A 3063, MACN-A 3064, MACN-A 3067, MACN-A 1855, MACN-A 1841, MACN-A 8660–61.

Tetramerorhinus mixtum (Ameghino, 1894): MACN-A 8663, MACN-A 8970–98, MACN-A 3023, MACN-A 11670.

Tetramerorhinus prosistens Ameghino, 1899: MACN-A 11626.

Thoatheriopsis mendocensis Soria, 2001: MLP 81-XI-28-1.

Thoatherium minusculum Ameghino, 1887: MACN-A 9080–81, MACN-A 2996, MACN-A 5974–78, MACN-A 9043.

The studied specimens herein described consist of an almost complete cranium (FC-DPV 2570), a fragment of maxilla with dentition (MNHN 2967), and tarsal and metatarsal bones partially articulated (MNHN 2966). We conducted a comparative morphometric study to determine the systematic designation of the specimens from Arazatí, San José Department, Uruguay and establish the similarities and differences with other proterotheriids. The set of comparative specimens came from the main Paleontological Reference Collections of South America (see 3.2 Comparative materials examined). Anatomical descriptions (skeleton and teeth) and measurements were made following Soria (2001), Villafañe et al. (2012), and Schmidt (2015). “P” and “M” refers to upper premolars and molars, respectively.

A preliminary analysis of the dental microwear pattern was carried out on a well preserved tooth of a single specimen (FC-DPV 2570). The technical details of the procedure, treatment of the samples, collection and interpretation of data are explained in Corona et al. (2019b).

4. Systematic palaeontology

Order LITOPTERNA Ameghino, 1889.

Family PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887.

Sub Family PROTEROTHERIINAE Ameghino, 1887.

Genus *PSEUDOBRACHYTHERIUM* nov.

LSID

Urn:lsid:zoobank.org:act:41,952,365-ABC3-406B-9124-0A42B0470316.

Derivation of name

From the Greek “pseudo”, false, because the general morphology of the dentition, at first glance, shows similarities with *Brachytherium*.

Type and only known species

Pseudobrachytherium breve sp. nov.

Diagnosis

As for the type species.

Age and distribution

As for the type species.

Pseudobrachytherium breve sp. nov.

Figs. 2, 3A, 4A and 5; Tables 1 and 2.

LSID

Urn:lsid:zoobank.org:act:4E05E2B9-203 B-4E37-B385-4113E54D8FC8.

Derivation of name

From the Latin “brevis”, because the subtle, short or shallow appearance of the posterior groove of the M2.

Holotype

FC-DPV 2570, an almost complete cranium with incisors and both right and left P1-M3 series preserved (Figs. 2, 3A, 4A and 5; Tables 1 and 2).

Diagnosis

Slender cranium, slightly narrow and elongated, of intermediate size, larger than *Thoatherium minusculum* and smaller than *Tetramerorhinus cingulatum*, similar to *Tetramerorhinus mixtum*. Curved dorsal plane at the level of the parietals, as in *Epitherium laternarium*. Premaxilla anteriorly projected, not diverging from the sagittal plane, different from *E. laternarium*. Orbit with rostral border at the level of M1, similar to *Neobrachytherium morenoi*, and different from *Eoauchenia primitiva* where this border is level with the middle of M2. Anteroposterior axis of the orbit greater than the

dorsoventral one. Slender zygomatic arch, similar to *Te. mixtum* and different from *Te. cingulatum* and *Diadiaphorus majusculus*. Posterior palatal crests parallel at the level of M3, approaching, but not converging anteriorly. Occipital condyles in the same plane of the basicranium, posteriorly projected, as in *N. morenoi*. P3-M3 with an anterolingual cingulum moderately developed, without connection to the protocone. P3-P4 molari-forms, quadrangular in shape, without paracone and metacone folds, different from *Brachytherium cuspidatum*. M2 with slender hypocone slightly separated from the protocone by a short or shallow posterolingual groove that not reach the posterior fossette, different from *B. cuspidatum* and similar to *T. minusculum* or *Anisolophus floweri*. M2 with conspicuous conical metaconule, quite lingually located, attached to the protocone due to tooth wear but not linked to the external wall of the tooth, and very closely to the hypocone, different from *B. cuspidatum*. M3 trapezoidal, without hypocone and with a conspicuous conical metaconule similar to *B. cuspidatum*.

Type locality and horizon

Arazatí Harbor, San José Department, Uruguay. Greenish pelite of the San Pedro Member of Camacho Formation, Huayquerian South American Land Mammal Age (SALMA).

Age and distribution

Late Miocene, Camacho Formation. Arazatí Harbor, San José Department, Uruguay.

Comparative description

Cranium

It belongs to an adult specimen and is almost complete; it is graceful and elongated, larger than *T. minusculum* (MACN-A 9080) but smaller than *Te. cingulatum* (MACN-A 8666), comparable in size to *Te. mixtum* (Table 1). In spite of being somewhat laterally compressed, by taphonomic effect, it seems to be narrower than other specimens of similar size (*Te. mixtum*, MACN-A 8970; *Te. lucarius*, MACN-A 3067). The entire dental series is preserved: 1I, 4P, 3M and the diastema is longer than *Te. mixtum*. The specimen is deformed on the sagittal plane, with the left side fragmented and ventrally displaced, while the right flank is better preserved (Fig. 2).

In dorsal view, the rostral region is narrower and longer than the braincase as in *T. minusculum*, different from *D. majusculus* and *Prolicaphrium specillatum*. The rostrum is almost complete, but nasals and part of the left premaxilla are missing. The premaxilla is anteriorly projected as in *Te. mixtum* and *T. minusculum*, not diverging from the sagittal plane, as in *E. laternarium*. The dorsal plane of the rostrum and the occlusal plane converge on the anterior end, as in *T. minusculum*, *E. primitiva* and *E. laternarium* and different from *N. morenoi*, *P. specillatum*, *Te. lucarius*, *Te. mixtum*, *Te. cingulatum*, and *D. majusculus*. On the right side, the fragmented lacrimal is preserved, and the anterior portion of the frontal is better preserved.

Laterally, the right temporal is well preserved, as well as the jugal and lacrimal. These last delimiting a closed orbit, with its anteroposterior axis greater than the dorsoventral, as in *Te. mixtum*, *Te. lucarius* and *E. laternarium* and different from *D. majusculus*, *Te. cingulatum*, *T. minusculum*, and *N. morenoi* which have the anteroposterior axis shorter than the dorsoventral. The rostral border of the orbit is located at the level of posterior root of M1 as in *D. majusculus*, *Te. cingulatum*, and *N. morenoi*, and different from *Te. mixtum*, in which this border is at P4, and *N. recens* and *E. laternarium* which have this border at M2. The zygomatic arch is slender. In lateral view, the dorsal plane of the braincase is curved at the level of the parietals, posteriorly to the fronto-parietal suture as in *E. laternarium*, *N. morenoi*, and *T. minusculum*, different from *Te. mixtum*, *Te. cingulatum*, and *D. majusculus* in which this region is flat. The occipital does not preserve the dorsal portion corresponding to the supraoccipital, but only preserves the posteroventral one.

The basicranium is well preserved at the region of the basisphenoid and the basioccipital, and the suture between them is not visible, which is in agreement with its adult condition. The basicranium is less preserved at the occipital condyles. The condyles are at the same level of the basioccipital and are posteriorly projected as in *N. morenoi* and *E. laternarium*, not ventrally like *T. minusculum*, *D. majusculus*, *Te. cingulatum*, and *Te. mixtum*. Both pterygoids can be seen, being the left almost complete. The maxilla is better preserved in the areas nearby the



Fig. 2. Holotype of *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov. (FC-DPV 2570) in occlusal, lateral and dorsal views. Some relevant features are highlighted: 1, curved dorsal plane at the level of the parietals; 2, occipital condyles posteriorly projected; 3, incisors projected at 120° from the occlusal plane; 4, M2 with conspicuous metaconule lingually located, very closely to the hypocone; 5, parallel posterior palatal crests; 6, conspicuous conical metaconule in M3. Scale bar equals 1 cm.

dentition than in the middle of the palate. At the level of M2/M3, two ridges, one per maxilla, are well developed; these crests at the level of the M3 are closer to the alveolar edge, but at the level of the M2 they run parallel to the intermaxillary suture, without contacting the sagittal

plane and therefore without finishing the closure of the palatal notch; Due to the poorly preservation of the posterior region of the palate, this closure of the palatal notch is not visible as it is in *D. majusculus* and *N. morenoi* in which the notch is at the level of M2, *Te. mixtum*, *Te. lucarius*,

and *Te. cingulatum* (at M2/M3), and *T. minusculum* (posterior to M3). The palate plane between P1 and M1 has a concave arrangement, probably due to a taphonomic effect, because it is flat in all the other species.

Dentition

The specimen has an incisor per premaxilla, hypertrophied, hypsodont, labially curved and caniniform. The left one is broken, but the

root is still in the alveolus and the crown is kept apart. The incisors project obliquely with respect to the occlusal plane, forming an angle of approximately 120° (Fig. 2), different from *D. majusculus*, *Te. cingulatum*, *Te. lucarius*, *N. recens*, and *E. laternarium* in which the incisors are ventrally projected with respect the occlusal plane, on a straight angle. These teeth have a triangular section, with the labial face having the

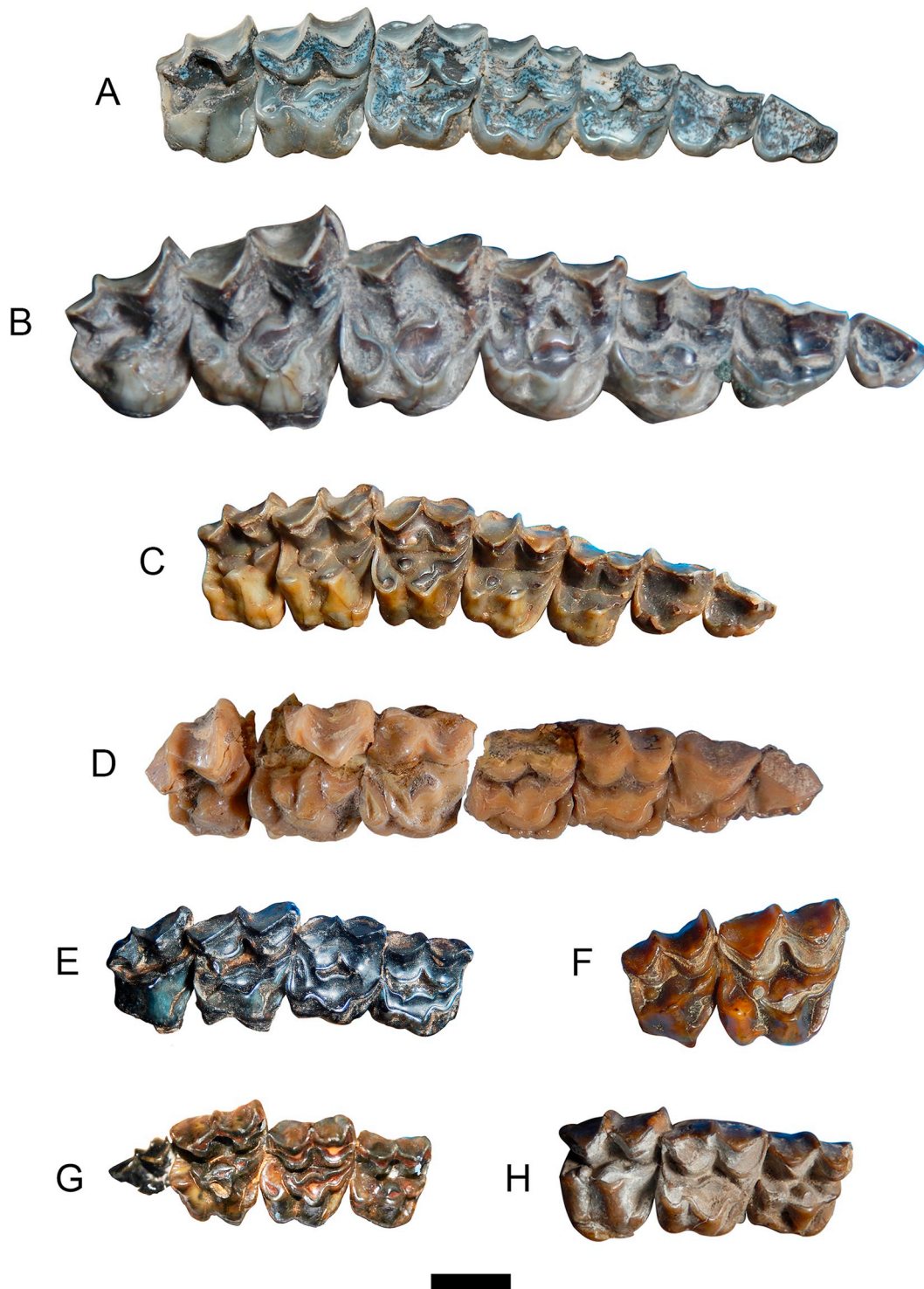


Fig. 3. Upper dental series of the most complete and well-preserved genera of Proterotheriidae used for comparisons, in occlusal view. A, right P1-M3, *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov. (FC-DPV 2570); B, right P1-M3, *Diadiaphorus majusculus* (MACN-A 9200); C, right P1-M3, *Tetramerorhinus mixtum* (MACN-A 8970); D, right P1-M3, *Thoatheriopsis mendocensis* (MLP 81-XI-28-1); E, left P4-M3 (reversed), *Thoatherium minusculum* (MACN- A 2996); F, right M2-M3, *Brachytherium cuspidatum* (MACN-PV 14303); G, left P4-M3 (reversed), *Proterotherium cervioides* (MLP 69-XII-2-9); H, left P4-M2 (reversed), *Neobrachytherium morenoi* (MACN-A 8428). Scale bar equals 1 cm.

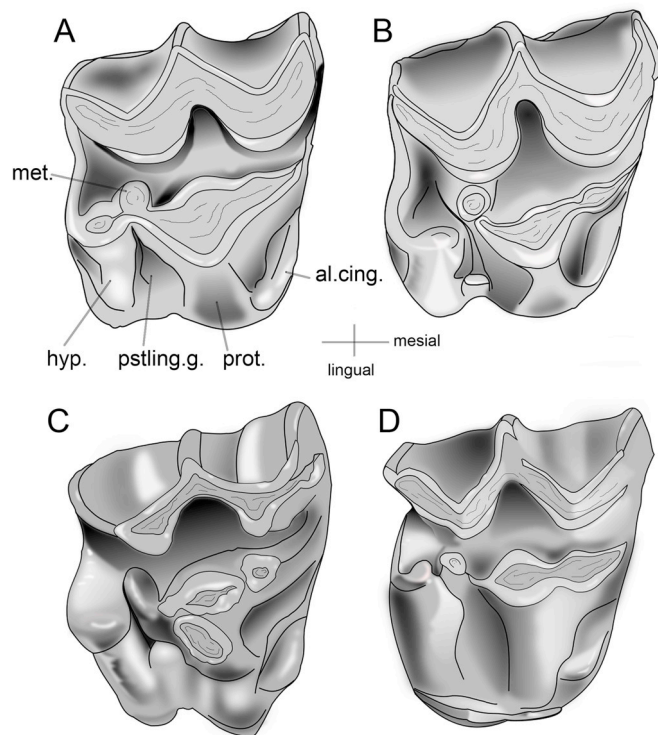


Fig. 4. Schematic drawing showing the morphological differences of M2 (the same for M1) of four species from the Late Miocene. A, *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov.; B, *Brachytherium cuspidatum*; C, *Proterotherium cervioides*; D, *Neobrachytherium morenoi*. al. cing., anterolingual cingulum; hyp., hypocone; met., metaconule; prot., protocone; pstling. g., posterolingual groove.

smallest surface. Both the labiodistal and the linguodistal faces are worn, probably by the action of the lower incisors. The incisors and premolars are separated by a conspicuous diastema (Fig. 2, Table 1). The premolars show the mesiodistal diameter longer than the buccal one and lingual cusps lower than the labials.

P1 and P2 are similar to each other, with P2 being slightly larger (Fig. 3, Table 2). They have a triangular shape, with the distal lobe larger than the mesial. A main cusp is more noticeable on the labial side, and opposite to it, in mesiolingual position, there is a shallow sulcus that divides the tooth into two fossettes. A slightly labial fold at the level of the distolabial region is present. The metastyle is the most developed labial fold, followed by the mesostyle.

P3 and P4 are similar morphologically, with quadrangular perimeter and developed anterolingual cingulum. P3 is the smallest, the metacone is more developed than the paracone and the paraconule is poorly developed. The anteroposterior groove is interrupted by the union of the metacone with the hypocone (due to tooth wear).

M1 exhibits the greatest degree of tooth wear. The paracone and metacone are similar in size although the metacone is mesiodistally longer. The protocone is more developed than the hypocone and than the paraconule. No metaconule is observed, possibly as a result of tooth wear. The hypocone is scarcely separated from the protocone by a posterolingual groove. The anterolingual cingulum is developed, limited to the mesial face, reaching the base of the protocone as in *Te. mixtum* and *Te. cingulatum*. The parastyle and mesostyle have similar development, while the metastyle is lesser developed. A slightly labial fold of the paracone is shown. As in P3–P4, the central fossette is present while the posterior one is barely visible due to tooth wear.

M2 is the largest molar and is one of the molars in which can be appreciated the main differences between species (Figs. 3 and 4; Table 2). These differences involve topology, shape, relative size and relationships between anterolingual cingulum, protocone, hypocone, metaconule, and posterolingual groove. The paracone and the

metacone are developed and are similar in size. The anterolingual cingulum is less developed than in M1 and is limited to the mesial face, reaching the base of the protocone, as in *Proterotherium cervioides*, and different from *B. cuspidatum*. The hypocone is slender compared with the protocone, which is the biggest cusp on the lingual side, different from *B. cuspidatum* which has a robust hypocone (Figs. 3F and 4B). The hypocone appears barely separated from the protocone by a subtle or shallow posterior groove, different from *B. cuspidatum*, *P. cervioides*, and *N. morenoi*, in which protocone and hypocone are scarcely or completely separated (Fig. 4). The metaconule is located somewhat distolingually displaced and does not interrupt the anteroposterior groove. It is joined by tooth wear to the protocone, but not linked to the external wall of the tooth, and very closely to the hypocone, which tends to close the posterior groove even more, different from *B. cuspidatum*. The posterior fossette is present and connected to the central one. Parastyle and mesostyle are slightly more developed than metastyle.

M3 is smaller than M2 and trapezoidal in shape, as in *B. cuspidatum*, *T. minusculum*, *E. laternarium*, and *D. majusculus*. The anterolingual cingulum is also developed, limited to the mesial edge, reaching the base of the protocone. The paracone and metacone are less developed than in M2. The paraconule is poorly developed. The parastyle and mesostyle are highly developed, unlike the metastyle. Differing from M2, the distance from the mesostyle to the parastyle is considerably larger than between the mesostyle and the metastyle. The metaconule has a conical shape and is located in the distal region in a central position; it appears isolated, not connected to the protocone. Because of its proximity to the distal wall of the tooth, there is no posterior fossette. The anteroposterior groove is conspicuous and connects with the deep extensive central fossette. The protocone is the only lingual cusp developed and the hypocone is absent as in *D. majusculus*, *Te. cingulatum*, *Te. minusculum*, *Anisolophus australis*, and *B. cuspidatum*.

Remarks

Pseudobrachytherium breve gen. et sp. nov. has similarities and differences with other proterotheriids from Argentina, with both older taxa of the Early Miocene Santacrucian SALMA of Patagonia, and with species of the Late Miocene Huayquerian Age/Stage and Quaternary of Mesopotamia, Northern Argentina, and Uruguay respectively (Figs. 3 and 4). For example, FC-DPV 2570 shares with the Santacrucian taxa *T. minusculum*, *D. majusculus*, *Te. mixtum* and *Te. cingulatum* the laterally continuous disposition of the premaxilla with the plane of the maxilla, not diverging from the sagittal plane. The anteroposterior axis of the orbit is larger than the dorsoventral one, which is also a character shared with *Te. lucarius* and *Te. mixtum*, although in these species the anterior edge of the orbit is at the level of the anterior border of M1. FC-DPV 2570 shares with *E. laternarium* and with *Te. mixtum* the posterior dorsal angle of the braincase and with *N. recens* the arrangement of the occipital condyles in the same plane as the basicranium and its posterior projection.

In *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov. the hypocone in M1–M2 is barely separated from the protocone by a subtle posterolingual groove; this groove is shallower than in *B. cuspidatum* (Figs. 3F and 4B), not reaching the central area of the tooth, as in *T. minusculum* (Fig. 3E). The degree of development of the anterolingual cingulum and its disposition not reaching the protocone is a feature common with *P. cervioides*, *T. minusculum*, *Neobrachytherium ameghinoi*, *Neobrachytherium intermedium* and *N. recens* (Figs. 3 and 4). Finally, the M3 smaller than M2 and trapezoidal in shape of FC-DPV 2570, is similar to the M3 of *B. cuspidatum*, *T. minusculum*, *E. laternarium*, *D. majusculus*, *Te. lucarius*, *Te. mixtum*, *Tetramerorhinus prosistens* and *Te. cingulatum* (Fig. 3). The M3 has no hypocone like *B. cuspidatum* and *A. floweri*. In summary, specimen FC-DPV 2570 has a combination of characters that support it belonging to a new biological entity (See Discussion and conclusions).

Microwear

The microwear pattern analysis was performed on the enamel surface of the paracone and nearby areas of M2 (both right and left side) of the holotype of *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov. (FC-DPV 2570). Since the data belong to a single specimen, the assessment was

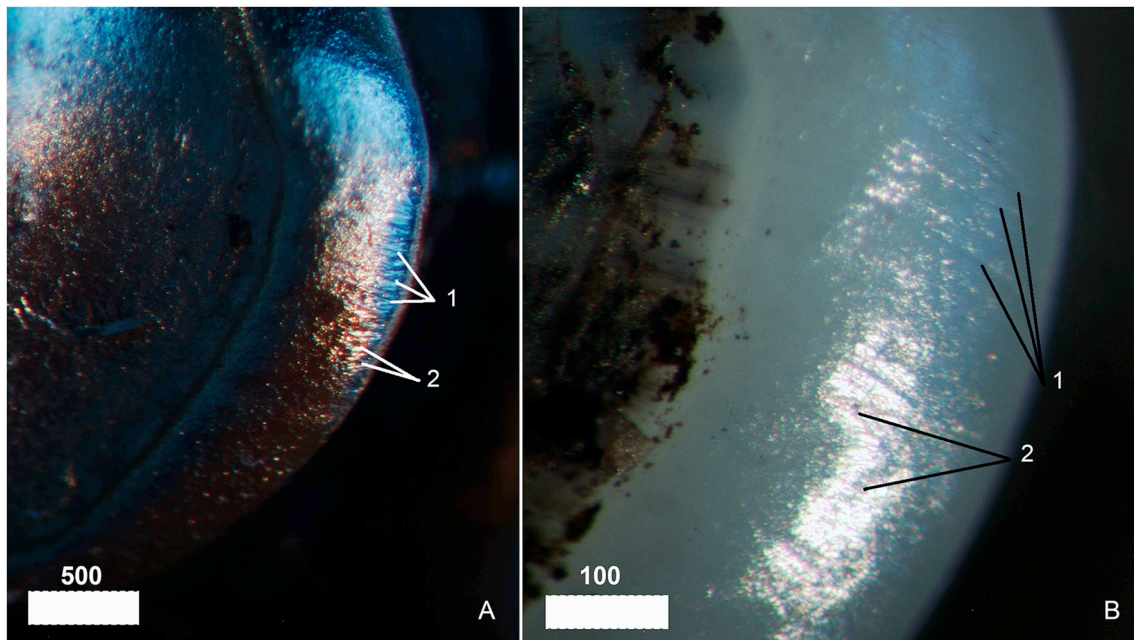


Fig. 5. Enamel surface of the M2 paracone of *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov. showing microwear scars (1, scratches; 2, pits) at 30X (A) and 50X (B). Scale bar in micrometers.

Table 1

Cranial measurements (in mm) of the holotype of *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov. (FC-DPV 2570) and the most complete comparative taxa. TL, total length; OW, orbit width; OH, orbit high; OCcW, occipital condyles width; D, diastema length; PWP1, palatal width at P1; PWM1, palatal width at M1; PWM3, palatal width at M3; PtW, pterygoides width.

Taxon	Specimen	TL	OW	OH	OCcW	D	PWP1	PWM1	PWM3	PtW
<i>Pseudobrachytherium breve</i>	FC-DPV 2570	197	34.5	30.5	33.8	23.1	13.3	19.6	17.3	12.2
<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	MACN-A 8666	222	31	27.4	37.2			29.8		
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN-A 8970	190	30.8	30.5	35			19.5		
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN-A 8663		29	24.3		20.5	20.3	20.4	20.5	
<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	MACN-A 3063							25.1		
<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	MACN-A 3021			24				21.9		
<i>Epitherium laternarium</i>	MACN-PV 8001				36.8	29.3				
<i>Neolicaphrium recens</i>	MACN-S 92				32.5	24.1				
<i>Anisolophus minusculus</i>	MACN-A 9026					25.2				
<i>Prolicaphrium specillatum</i>	MACN-A 52-239		29.9				24.4	28.5	32	
<i>Thoatherium minusculum</i>	MACN-A 9080					21.8				
<i>Eoauchenia primitiva</i>	MACN-PV 8002		35.4	33.4			31.7	30.8	28.9	
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	MACN-A 9181		32	36	41.6	22	32.4	33.8	35.4	23.4
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	MACN-A 9208	252	32.9	39.7		21.6	31.2			

Table 2

Dental measurements (in mm) of the holotype of *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov. (FC-DPV 2570) and the most complete comparative taxa. P1-M3L, P1-M3 length; P, premolar; M, molar; w, tooth width; l, tooth length.

Taxon	Specimen	P1-M3L	P1 w/l	P2 w/l	P3 w/l	P4 w/l	M1 w/l	M2 w/l	M3 w/l
<i>Pseudobrachytherium breve</i>	FC-DPV 2570	83.9	8.4/10.7	10/11	12.8/12.3	14.1/13.3	15/14.1	17/14.9	17.4/12.5
<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	MACN-A 8666	83.4	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
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN-A 8970	80.3	9/10.2	11.3/10.2	13.5/12.1	16/13.4	16.8/13.5	19.5/14.3	18.4/11.3
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN-A 8663	80.8	8.4/10	11.5/10.9	14/11.1	16/12.7	16.6/13.2	18/13.6	16.6/11.9
<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	MACN-A 3063	67	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
<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	MACN-A 3021	67.2	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
<i>Epitherium laternarium</i>	MACN-PV 8001	92.3		10.6/13.5	13.5/13.6	16.1/13.9	17.8/14.9	18/16.9	14.8/14.5
<i>Neolicaphrium recens</i>	MACN-S 92	70.8		7.9/7.9	10.5/9.2	12/10.3	14.9/14	15.5/12.5	14.3/12.6
<i>Anisolophus minusculus</i>	MACN-A 9026	85.4		11.5/11.9	15.6/12.7	16.7/13.8	16/13	17.5/13.2	17/12.5
<i>Prolicaphrium specillatum</i>	MACN-A 52-239	87.7	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
<i>Thoatherium minusculum</i>	MACN-A 9080	75.9	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
<i>Eoauchenia primitiva</i>	MACN-PV 8002	70.8	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
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	MACN-A 9181	115.2	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
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	MACN-A 9208	116.8	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

qualitative. The observation in both stereomicroscope and scanning electron microscope (SEM), allow recognition of a predominance of scratches on pits (Fig. 5). This kind of scars are caused by the intakes of silicophytoliths (grass intake) and/or foliar strata with a high percentage of sediment (near from the ground). The pattern in a first glance is consistent with a grazer diet for *Pseudobrachytherium breve* gen. et sp. nov.

Genus *NEOBRACHYTHERIUM* Soria, 2001.

Type specie

Licaphrium intermedium Moreno and Mercerat, 1891.

Neobrachytherium cf. *N. ameghinoi*.

Referred Material

MNHN 2967, fragment of left maxilla with P4-M2 (Fig. 6).

Type locality and Horizon

Arazatí Harbor, San José Department, Uruguay. Greenish pelite of the San Pedro Member of Camacho Formation, Huayquerian SALMA.

Age and distribution

Late Miocene, Camacho Formation. Arazatí Harbor, San José Department, Uruguay.

Measurements (width/length; in mm)

P4: 14.6/12.1; M1: 16.7/12.4; M2: 19.8/14.

Description

P4 is the smallest of the dental series, with a strongly quadrangular shape. All the styles are equally developed. The labial walls are smooth, without folds. The anterolingual cingulum is strong, highly developed, with a wide flat occlusal surface, and joined to the base of the protocone. There is a weak posterolingual groove. The walls of the protocone

and hypocone are attached at the base. M1 has the same characters of P4, although it is larger. A slightly weak cingulum is observed along the entire labial face of the tooth. The protocone and hypocone are closely linked by tooth wear. M2 has a similar morphology to the previous ones, being the largest tooth. In this molar the labial cingulum is appreciable and also runs along the distal face of the tooth, almost until the base of the hypocone. The metaconule has almost worn out, in a lingual disposition, located very close to the hypocone, preventing its connection with the protocone. Both in this tooth and in P4, parastyle and mesostyle are more developed than metastyle.

Remarks

Specimen MNHN 2967 resembles *Neobrachytherium* by the following features: quadrangular molars; parastyle and mesostyle more developed than metastyle; metaconule in M1-M2 less developed than in *Brachytherium*; absence of labial folds; and posterolingual groove shallower than in *Brachytherium*. We cannot refer the specimen MNHN 2967 to *N. intermedium* because in this species the metaconule is lophoid, while in MNHN 2967 it is rather reduced and bunoid. In addition, *N. intermedium* has labial folds of the paracone and metacone, as does *N. morenoi*, absent in MNHN 2967. The paraconule and the anterolingual cingulum of the P4 of MNHN 2967 are more developed than in *N. morenoi*. *N. ullumense* has similar morphology to MNHN 2967, but the metaconule of M2 is located in a more lingual position, and the anterolingual cingulum is less developed and limited to the anterior region, not reaching the base of the protocone as in MNHN 2967, and the posterolingual groove is more developed. In *N. ameghinoi* the metaconule is reduced and attached to the protocone-hypocone conjunction. This feature is observed in MNHN 2967. In *N. ameghinoi* both the development of the styles and the depth of the interstyler concavities are similar to that of MNHN 2967. *N. ameghinoi* and MNHN 2967 also share the vertical lingual walls. In brief, MNHN 2967 has several similarities with *N. ameghinoi*.

Genus indet.

Referred Material

MNHN 2966, left tarsus and metatarsals II-IV, partially articulated (Fig. 7).

Type locality and horizon

Arazatí Harbor, San José Department, Uruguay. Greenish pelite of the San Pedro Member of Camacho Formation, Huayquerian SALMA.

Age and distribution

Late Miocene, Camacho Formation. Arazatí Harbor, San José Department, Uruguay.

Measurements (in mm)

Astragalus: total length: 29.2, distance between crests: 15.4 (estimated), width of neck: 16 (estimated); metatarsal II: total length preserved: 81; metatarsal III: total length preserved: 78.3.

Description

The most complete bone at the proximal end is the astragalus, of subrectangular contour and deep trochlea, slightly asymmetric. The astragalus is fractured at the level of the fossa at the base of the neck, and because of that the head is not very well preserved. Although, it remains in partial contact with a flat and mediolaterally wide navicular. Both the astragalus and navicular are in lateral contact with a broken calcaneus. Below the navicular, on the metatarsal III, the ectocuneiform is very poorly preserved in anterior position, and laterally and posteriorly continued. The cuboid is preserved. Distally, it is remarkable in the central zone the metatarsal III and on its sides the well-preserved metatarsal II and the proximal end of metatarsal IV. Laterally a small phalanx is preserved, removed from its original position, which remains cemented next to the other bones by sediment. The same can be seen on the distal end of metatarsal II.

Remarks

The comparative analysis performed corroborated the proposal of Soria (2001) and Schmidt (2013) that there is a morphological



Fig. 6. *Neobrachytherium* cf. *N. ameghinoi* (MNHN 2967), left P4-M2 in occlusal, labial and lingual view. Scale bar equals 1 cm.

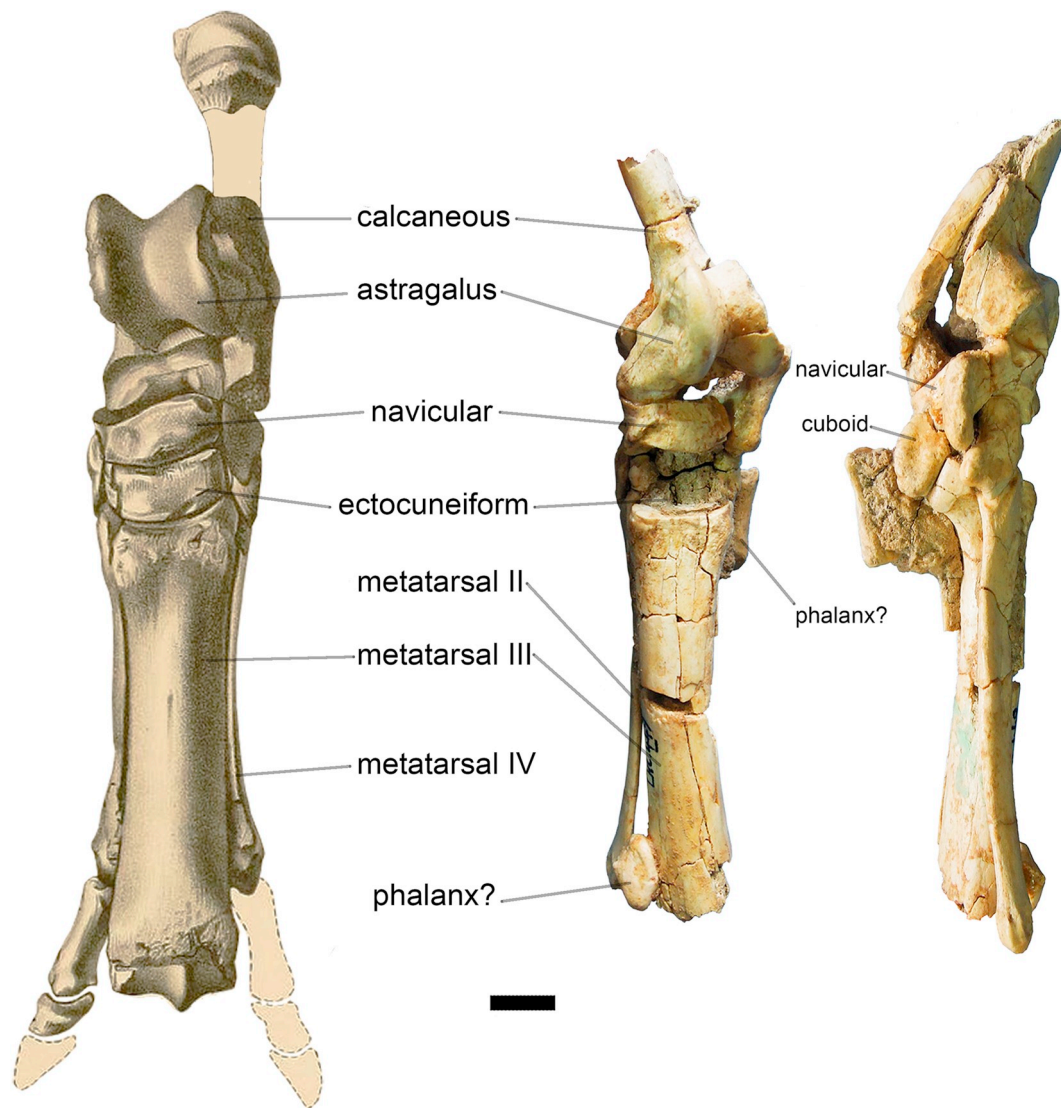


Fig. 7. Protheroheriinae genus indet. (MNHN 2966), left tarsus and metatarsals partially articulated in anterior view (center) and medial view (right) compared with the tarsus of *Diadiaphorus majusculus* (AMNH 9196) (left). Illustration modified from Scott (1910, Plate V). Scale bar equals 1 cm.

uniformity in the postcranium (especially astragalus, calcaneum and metatarsals) throughout the family, precluding a more refined classification. There are only size variations. The dimensions of the astragalus of MNHN 2966 are similar to the smallest astragali of Protheroheriidae indet. from Entre Ríos Province (Argentina) and to the largest specimens of *T. minusculum* from Patagonia.

5. Discussion and conclusions

The presence of the South American native ungulate protheroheriids is reported in detail for the first time in the Late Miocene of Uruguay. In fact, it reflects the peak of diversity for the family at the Huayquerian Age/Stage, evidenced in sediments from Argentina (Villafañe et al., 2006; Schmidt, 2015; Schmidt et al., 2018).

Particularly noteworthy is the specimen FC-DPV 2570, represented by a very well preserved and almost complete cranium, with high systematic significance, which allowed broadened knowledge of the osteology of Protheroheriidae with improvements to the description of the identifying diagnostic characteristics. This is one of the most complete protheroheriid specimens reported for the Huayquerian Age/Stage.

The comparison of specimen FC-DPV 2570 with a large sample shows that it has characters similar to Santacrucian, Huayquerian, Montehermosan, and Quaternary species. However, there is a set (a combination) of noteworthy characters that allows to distinguish the specimen FC-DPV 2570 from all of the recognized genera. For example, the overall size of the cranium, its slender appearance, the narrow and elongated conformation of the rostrum and the disposition of the occipital region distinguish it from *Diadiaphorus*, *Tetramerorhinus*, *Epitherium*, and *Thoatherium*. Likewise, dental characters such as the disposition of the incisors, the degree of development of the styles, the absence of labial folds in M1-M3 and the type of relationship between the lingual cusps (protocone-hypocone) in M1-M2, also separate it from those genera as well as from *Brachytherium* and *Neobrachytherium*.

In addition, it is noteworthy that the specimen FC-DPV 2570 has unique dental characters: M1-M2 with slender hypocone, and with a shallow posterolingual groove, barely separating the protocone and the hypocone; M2 with a conspicuous, conical metaconule, distolingually placed and attached to the protocone, but in very close proximity to the hypocone, without interrupting the posterolingual groove.

In fact, variations in the shape, position, degree of development and relationships of the dental components (topology), support the

distinction of the different species (Soria, 2001; Schmidt, 2013, 2015) (Fig. 4). Therefore, based on this and that our specimen has a combination of dental characters that separate it from known genera and species, and added to the contribution of cranial characters, the proposal of a new genus and species of the family for the Huayquerian is confidently supported.

Nevertheless, it should be noted that Corona et al. (2018b), taking a more conservative position, preliminarily assigned the specimen FC-DPV 2570 to *B. cuspidatum* because the dentition of this specimen resembles *B. cuspidatum*. The holotype of *B. cuspidatum* (MLP 69-XII-2-4) is a fragment of a mandible with deciduous dentition; after its description, isolated check teeth were assigned to this taxon due to its glance appearance and size (Schmidt, 2015). Until now, there is no direct physical association that allows us to confirm that assignation, even though this criterion is totally valid and we accept it. However, after a rigorous comparative analysis, as shown, we consider that the exclusive dental features of the specimen FC-DPV 2570 and its new combination of features in the cranial anatomy allow it to objectively be assigned to a new genus and species.

New phylogenies for the Family Protheroheriidae have recently been performed (Schmidt, 2015; McGrath et al., 2019, 2020). The phylogenetic reconstructions that include the specimens from Uruguay and that can be contrasted with the previous hypotheses are being assessed. Our results are still preliminary and are beyond the scope of the present work, although we hope to obtain an accurate resolution of the phylogenetic relationships, especially regarding the Late Miocene species, as further evidence that support the validity of this new taxon.

An interesting fact is the result obtained from the observation of the dental microwear. There are several microwear analyzes carried out in extant ungulates, which have allowed discriminating food preferences based on the type and number of scars (Solounias and Semprebon, 2002; Merceron et al., 2004, 2005, among others). The evidence, although based only on one sample, suggests that the analyzed specimen fed on grass a few days before death.

Regarding the presence of *Neobrachytherium* in the Late Miocene of Uruguay, suggested by the MNHN 2967, it is consistent and expected due to the high diversity of the family at that period of time. In Argentina, the protheroheriid taxa identified in the lapse Late Miocene–Early Pliocene are as follows: *N. ullumense*, Loma de las Tapias (San Juan Province; Soria, 2001) and Arroyo Chasicó formations (Buenos Aires Province; Cerdeño, 2003; Brandoni, 2013; Schmidt, 2013). *P. cervioides*, *N. ameghinoi*, *B. cuspidatum*, and *Diadiaphorus eversus* (Ameghino, 1891b), Lower member of Ituzaingó Formation (“Mesopotamian”, Entre Ríos Province; Brandoni, 2013; Schmidt and Cerdeño, 2013; Schmidt, 2015). *Diadiaphorus* sp., Chiquimil Formation (Catamarca Province; Reguero and Candela, 2011; Brandoni, 2013; Schmidt et al., 2018). *N. intermedium* and *N. morenoi*, Andalhuala and Corral Quemado formations (Catamarca Province; Soria, 2001; Brandoni, 2013; Schmidt, 2013, 2015; Bonini, 2014; Esteban et al., 2019). *Diplasiotherium pampa* Soria (2001), *E. primitiva*, *Brachytherium* cf. *B. cuspidatum*, *Neobrachytherium* sp., and Protheroheriidae indet., Cerro Azul Formation (La Pampa Province; Schmidt et al., 2018). *Neobrachytherium* sp., Huayquerías (Mendoza Province; Soria, 2001; Prevosti et al., 2019), Salicas (La Rioja Province; Brandoni et al., 2012), and Andalhuala formations (Tucumán Province; Esteban et al., 2019).

The holotype of *Neobrachytherium ameghinoi* (Entre Ríos Province, Argentina) consists of a mandibular fragment with p4-m3 (MACN-PV 14308). Soria (2001) associated some upper molars (MACN-A 1401–03, MACN-PV 9150, and MACN-PV 13212) to this mandible taking into account the combination of characters observed in other species of the genus as *N. morenoi* (Soria, 2001: 81). The Specimen MNHN 2967 shares with *N. ameghinoi* the metaconule reduced and attached to the protocone-hypocone conjunction, the development of the styles, the depth of the interstylar concavities, the vertical lingual walls, and its size. However, the anterolingual cingulum is more developed in MNHN 2967 with respect to MACN-A 1401–03, MACN-PV 9150, and MACN-

PV 13212, for this reason MNHN 2967 is considered to be *N. cf. ameghinoi*. More elements are needed to confirm this preliminary taxonomic determination.

Finally, this work significantly expands the record and diversity of South American native ungulates in Uruguay, particularly in the Late Miocene. Concomitantly, the faunistic assemblage of the Camacho Formation has been increased. This lithostratigraphic unit has both endemic and shared species with the “Mesopotamian” (base of the Ituzaingó Formation, Entre Ríos Province, Argentina). Among the first are ground sloths, glyptodonts, caviomorph rodents (Perea et al., 2013, 2020) and *Pseudobrachytherium*. According to Perea et al. (2013), this phenomenon of endemism may be due to moments of isolation from the northeastern territory to the “Entrerriense Sea” (Paranean Sea) and the subsequent “del Plata proto-estuary” during the Mio-Pliocene.

6. Author statement

Andrea Corona: Conceptualization, Investigation, Formal analysis, Writing- Original draft. **Ana Clara Badín:** Investigation, Resources, Writing- Review and Editing. **Daniel Perea:** Investigation, Resources, Writing- Review and Editing. **Martín Ubilla:** Investigation, Writing- Review and Editing. **Gabriela Inés Schmidt:** Investigation, Writing- Review and Editing.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

To the collectors of the specimens here described: Nicolás Batalla, Andrés Batista, Fernanda Cabrera, Luis Castiglioni, Felipe Montenegro, Guillermo Roland. To the collections managers, for allowing the access: Laura Chornogubsky, Alejandro Kramarz, Marcelo Reguero, Andrés Rinderknecht, Alejandra Rojas. To Thomas Missimer, for reviewing the language. To Aldo Manzuetti, for his comments and advices. To the two anonymous reviewers and to the Editor Francisco J. Vega, for their comments and suggestions that improved the manuscript. Contribution to the Ph. D Project PEDECIBA Biología of A. Corona (Grants CAP 2014, 2017).

References

- Ameghino, F., 1883. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del río Paraná Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 5, pp. 257–306.
- Ameghino, F., 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia Austral y depositados en el Museo de La Plata. Obras completas y correspondencia científica. Paraná y Monte Hermoso 5, 445–468.
- Ameghino, F., 1888. Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno superior de Monte-Hermoso, hasta ahora conocidas. P. E. Coni, Buenos Aires, pp. 21.
- Ameghino, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Obras completas y correspondencia científica 6, 1–1027.
- Ameghino, F., 1891a. 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., 1891b. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. Obras completas y correspondencia científica 10, 157–201.
- Ameghino, F., 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 13, 259–445.
- Ameghino, F., 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento (Adiciones y correcciones). La Plata, pp. 1–13.
- Ameghino, F., 1902. Première contribution à la connaissance de la fauna mammalogique des couches à Colpodon. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 17, 71–140.
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M., Tauber, A., 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Protheroheriidae (Lipopterna, Mammalia) into the South American

- Pleistocene. *Paleovertebrata* 30, 37–50.
- Bonini, R.A., 2014. Bioestratigrafía y Diversidad de los mamíferos neógenos de San Fernando y Puerta de Corral Quemado (Catamarca, Argentina). Ph.D thesis. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, pp. 337.
- Brandoni, D., 2013. Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía. In: Brandoni, D., Noriega, J.I. (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, pp. 179–191pp.
- Brandoni, D., Schmidt, G.I., Candela, A.M., Noriega, J.I., Brunetto, E., Fiorelli, L.E., 2012. Mammals from the Salicás Formation (late Miocene), La Rioja Province, northwestern Argentina. *Ameghiniana* 49, 375–387.
- Cerdeño, E., 2003. *Neobrachytherium ullumense* (Protheroheriidae, Litopterna) en el Mioceno superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 40, 505–508.
- Cifelli, R.L., 1983. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early tertiary Litopterna (Mammalia). *Am. Mus. Novit.* 2772, 1–49.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 1995. Chronostratigraphy and “land-mammal ages” in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the “Uquian” problem. *J. Paleontol.* 69, 135–159.
- Corona, A., Perea, D., Ubilla, M., 2018a. The humerus of Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) and its systematic usefulness: the case of “*Protheroherium berroi*” *Ameghiniana* 55, 150–161.
- Corona, A., Badín, A.C., Perea, D., Ubilla, M., 2018b. Los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) del Neógeno y Cuaternario de Uruguay: sistemática, bioestratigrafía y paleoecología. Libro de Memorias. VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Villa de Leyva, pp. 58–59.
- Corona, A., Perea, D., Ubilla, M., 2019a. A new genus of Protheroheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *J. Vertebr. Paleontol.* <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1567523>.
- Corona, A., Ubilla, M., Perea, D., 2019b. New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheroheriidae). *Andean Geol.* 46, 153–167.
- d’Orbigny, A., 1842. Voyage dans l’Amérique méridionale. *Paleontologie* (Prague) 3, 187.
- del Río, C., Martínez, S., 1998. El Mioceno marino en la Argentina y en el Uruguay. Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de Buenos Aires 15, 5–25.
- del Río, C., Martínez, S., McArthur, J.M., Thirlwall, M.F., Pérez, L., 2018. Dating late Miocene marine incursions across Argentina and Uruguay with Sr-isotope stratigraphy. *J. S. Am. Earth Sci.* 85, 312–324.
- Esteban, G., Georgieff, S., Nasif, N., Ibáñez, L., Bonini, R., 2019. Marco estratigráfico, paleontología de vertebrados y paleoambientes del Plioceno de Catamarca, Tucumán y Santiago del Estero, Argentina. *Opera Lilloana* 52, 348–366.
- Frenguelli, J., 1921. Sobre un proterotérico del Pampeano superior de Córdoba, *Neolicaphrium recens*, nov. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 7, 7–23.
- Goso, H., Bossi, J.C., 1966. Cenozoico. In: Bossi, J.C. (Ed.), *Geología del Uruguay*. Universidad de la República, Montevideo, pp. 259–305.
- Marshall, L.G., Cifelli, R., 1991. Analysis of changing diversity patterns in cenozoic Land mammal age faunas. *South America. Paleovertebrata* 19, 169–210.
- Martínez, S., 1994. Bioestratigrafía (vertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). Ph.D thesis. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, pp. 346.
- Martínez, S., del Río, C., 2002a. Late Miocene molluscs from the southwestern atlantic ocean (Argentina and Uruguay): a palaeobiogeographic analysis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 188, 167–187.
- Martínez, S., del Río, C., 2002b. Las provincias malacológicas miocenas y recientes del Atlántico Sudoccidental. *An. Biol.* 24, 121–130.
- McGrath, A., Flynn, J., Wyss, A.R., 2019. Protheroheriids and Macraucheniiids (Litopterna: Mammalia) from the Pampa Castillo fauna, Chile (Early Miocene, Santacrucian SALMA) and a new phylogeny of Protheroheriidae. *J. Syst. Palaeontol.* <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1662500>.
- McGrath, A., Anaya, F., Croft, D., 2020. New protheroheriids from the Middle Miocene of Quebrada Honda, Bolivia, and body size and diversity trends in protheroheriid and macraucheniid litopterns (Mammalia). *Ameghiniana*. <https://doi.org/10.5710/AMGH.03.03.2020.3268>.
- Merceron, G., Viriot, L., Blondel, C., 2004. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Chize (western France) and relation to food composition. *Small Rumin. Res.* 53, 125–132.
- Merceron, G., Blondel, C., Bonis, L., Koufos, G.D., Viriot, L., 2005. A new method of dental micro-wear analysis: application to extant Primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaiois* 20, 551–561.
- Moreno, F.P., Mercerat, A., 1891. Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: paleontología. 1. Revista del Museo de La Plata, pp. 222–236.
- Morosi, E., Ubilla, M., 2018. Dietary and palaeoenvironmental inferences in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheroheriidae) using carbon and oxygen isotopic stable isotopes (Late Pleistocene, Uruguay). *Hist. Biol.* 31, 196–202.
- Perea, D., 2005. *Pseudoplophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalypinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42, 175–190.
- Perea, D., Martínez, S., 2004. Estratigrafía del Mioceno–Pleistoceno en el litoral sur-oeste de Uruguay. In: Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez, S. (Eds.), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay, Cenozoico*. Universidad de la República, Montevideo, pp. 105–124.
- Perea, D., Ubilla, M., Martínez, S., Piñeiro, G., Verde, M., 1994. La Edad-Mamífero Huayqueriense (Mioceno Superior) en el Uruguay. *Acta Geol. Leopoldensia* 17, 375–389.
- Perea, D., Ubilla, M., Piñeiro, G., 1996. First fossil record (Late Miocene) of *Phrynosops* (*P. geoffroanus* complex; Chelidae) from Uruguay; biostratigraphical and palaeoenvironmental context. *Copeia* 2, 445–451.
- Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M., Bostelmann, E., Martínez, S., 2013. Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay. In: Brandoni, D., Noriega, J.I. (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, pp. 192–206.
- Perea, D., Verde, M., Montenegro, F., Toriño, P., Manzuetti, A., Roland, G., 2019. Insect Trace Fossils in Glyptodonts from Uruguay. *Ichnos*. <https://doi.org/10.1080/10420940.2019.1584562>.
- Perea, D., Verde, M., Toriño, P., Montenegro, F., Ubilla, Manzuetti, A., 2020. A complex association of invertebrates, vertebrates and traces fossils in the marina Camacho Formation (Late Miocene of Uruguay): biostratigraphy and palaeoenvironments. <https://doi.org/10.5710/AMGH.29.02.2020.3327>.
- Prevosti, F., Turazzini, G., Forasiepi, A., 2019. Síntesis geológica y paleontológica del Mioceno tardío de la provincia de Mendoza. *Opera Lilloana* 52, 251–262.
- Reguero, M.A., Candela, A.M., 2011. Late cenozoic mammals from the northwest of Argentina. In: Salfity, J.A., Marquillas, R.A. (Eds.), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*. INCE (Instituto del Cenozoico), Salta, pp. 411–426.
- Rovereto, C., 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25, 1–250.
- Scherer, C.S., Gregis Pitana, V., Ribeiro, A.M., 2009. Protheroheriidae and Macraucheniiidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Rev. Bras. Palaontol.* 12, 231–246.
- Schmidt, G.I., 2013. Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzingó (Mioceno tardío) de la Provincia de Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía. Ph.D thesis. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, pp. 423.
- Schmidt, G.I., 2015. Actualización sistemática y filogenia de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Rev. Bras. Palaontol.* 18, 521–546.
- Schmidt, G.I., Cerdeño, E., 2013. Los Ungulados Nativos (Litopterna Y Notoungulata: Mammalia) Del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. In: Brandoni, D., Noriega, J.I. (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, pp. 145–152.
- Schmidt, G.I., Montalvo, C.I., Sostillo, R., Cerdeño, E., 2018. Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) from the Cerro Azul Formation (Late Miocene), La pampa Province, Argentina. *J. S. Am. Earth Sci.* 83, 165–177.
- Soibelzon, L.H., Rinderknecht, A., Tarquini, J., Ugalde, R., 2019. First record of fossil procyonid (Mammalia, Carnivora) from Uruguay. *J. S. Am. Earth Sci.* 92, 368–373.
- Solounias, N., Sempere, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *Am. Mus. Novit.* 3366, 1–49.
- Soria, M.F., 2001. Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monogr. Mus. Argent. Ciencias Nat.* 1, 1–167.
- Sprechmann, P., Ferrando, L.A., Martínez, S., 2000. Estado actual de los conocimientos sobre la Formación Camacho (Mioceno Medio?- Superior?, Uruguay). *ISUGEO, Serie Correlación Geológica* 14, 67–75.
- Verde, M., Perea, D., 2011. Icnofósiles. In: Perea, D. (Ed.), *Fósiles de Uruguay*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 135–159pp.
- 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 Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. *Estud. Geol.* 62, 155–166.
- Villafañe, A.L., Schmidt, G.I., Cerdeño, E., 2012. Consideraciones sistemáticas y bioestratigráficas acerca de *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, 2001 (Litopterna, Protheroheriidae). *Ameghiniana* 49, 365–374.



A new genus of Protheroitheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay

Andrea Corona, Daniel Perea & Martín Ubilla

To cite this article: Andrea Corona, Daniel Perea & Martín Ubilla (2019): A new genus of Protheroitheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay, Journal of Vertebrate Paleontology, DOI: [10.1080/02724634.2019.1567523](https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1567523)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1567523>



Published online: 09 Apr 2019.



Submit your article to this journal [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

A NEW GENUS OF PROTEROTHERIINAE (MAMMALIA, LITOPTERNA) FROM THE PLEISTOCENE OF URUGUAY

ANDREA CORONA,* DANIEL PEREA, and MARTÍN UBILLA

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay, acorona@fcien.edu.uy; perea@fcien.edu.uy; martinubilla@gmail.com

ABSTRACT—We describe a new genus and species of Proterotheriinae from the Pleistocene of Uruguay. Several taxonomic, biostratigraphic, paleoecological, and paleoenvironmental analyses and interpretations have been performed in a detailed study of the Litopterna (Mammalia, ‘Meridiungulata’) of Uruguay. The Proterotheriidae is the most diverse family of the Litopterna. In Uruguay, the record of the Proterotheriidae, although in many cases fragmentary, includes interesting specimens in particular contexts and different ages in the late Oligocene–late Pleistocene. The aim of this work is to reassess the specimens primarily assigned four decades ago to ‘*Licaphrium*’ aff. *floweri*, redescribing them, evaluating their taxonomic status in the context of the Proterotheriidae, and establishing the characters that allow the determination of this taxon as a new genus and species of Proterotheriinae: *Uruguayodon alius*. We redescribe two specimens of this new taxon, which include dental and postcranial remains. The diagnostic element is the last lower molar, which shows, among other characters, paraconid and paralophid in a very lingual position, smoothed metaflexid, and absence of entoflexid. The individuals were excavated from a sandy level of the San José Member of the Raigón Formation, a unit that has an endemic fauna, a pattern discussed here in a paleogeographic framework. The provenance of the analyzed specimens from Pleistocene layers is indicated by mammalian content and absolute ages, which support the presence of another genus of Proterotheriidae surviving into the Quaternary, in addition to *Neolicaphrium recens*.

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:C0AAD0DA-E2CD-4549-9FEF-E08B1E2C0F48>

Citation for this article: Corona, A., D. Perea, and M. Ubilla. 2019. A new genus of Proterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI: 10.1080/02724634.2019.1567523.

INTRODUCTION

The Proterotheriidae Ameghino, 1887 (late Paleocene–?early Holocene), is one of the native South American hoofed mammal families included in the order Litopterna (Ameghino, 1889). This family consists of small to intermediate sized forms, lophoselenodont and brachyodont to mesodont, with a tendency toward the reduction of lateral digits and more developed central digit; in some cases, a functional monodactyly (convergent with that of some equids) is reached (Ubilla et al., 2011).

The Proterotheriidae are recorded in Colombia, Venezuela, Bolivia, Brazil, Argentina, and Uruguay (Villafañe et al., 2006; Scherer et al., 2009). Undoubtedly, Argentina has the largest and richest record. The recent revisions of this family in that country have shown a great diversity, reaching peaks in the middle Miocene (Santacrucian South American Land Mammal Age [SALMA]) and late Miocene (Huayquerian SALMA) (Soria, 2001; Villafañe et al., 2006; Schmidt, 2013, 2015).

In Uruguay, the record of the Proterotheriidae, although in many cases fragmentary, includes interesting specimens of different ages and in particular contexts: a Proterotheriinae mandible fragment in late Oligocene deposits (Fray Bentos Formation) (Perea et al., 2014); a complete skull recently assigned to *Brachytherium cuspidatum* and other remains of teeth and postcrania not yet taxonomically determined, all of them from late Miocene sediments (Camacho Formation) (Roland et al., 2010; Corona et al., 2018b); a humerus of cf. *Neolicaphrium recens* of probable Pleistocene

origin (Corona et al., 2018a); several specimens of *Neolicaphrium recens* in the Sopas Formation (late Pleistocene) (Bond et al., 2001; Ubilla et al., 2011; Corona et al., 2019) and cf. *Neolicaphrium* in the Dolores Formation (late Pleistocene–early Holocene) (Ubilla et al., 2018b); and the specimens that constitute the aim of this contribution, dental and postcranial elements of ‘*Licaphrium*’ aff. *floweri* (Langguth and Langguth, 1975), in deposits of Pliocene–Pleistocene age (Raigón Formation).

The aim of this work is to analyze the specimens assigned to ‘*Licaphrium*’ aff. *floweri* (Langguth and Langguth, 1975), redescribing them, evaluating their taxonomic status in the context of the Proterotheriinae, and establishing characters that allow the determination of this taxon as a new genus and species of the subfamily. Additionally, some paleoecological and paleogeographic considerations are provided.

Institutional Abbreviations—**FC-DPV**, Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay; **MACN-A**, Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘Bernardino Rivadavia,’ Colección Ameghino, Buenos Aires, Argentina; **MACN-PV**, Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘Bernardino Rivadavia,’ Colección Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; **MLP**, Museo de la Plata, La Plata, Argentina; **MMH-FMH**, Museo ‘Monte Hermoso,’ Colección Farola Monte Hermoso, Monte Hermoso, Argentina.

GEOLOGICAL SETTING, BIOSTRATIGRAPHY, PALEOENVIRONMENTS, AND AGE

The studied specimens were excavated from the Río de la Plata cliffs, San José Department, southern Uruguay, in the section named Barrancas de San Gregorio (Fig. 1). The stratigraphic section of those cliffs has been studied extensively (Kraglievich,

*Corresponding author.

Color versions of one or more of the figures in the article can be found online at www.tandfonline.com/ujvp.

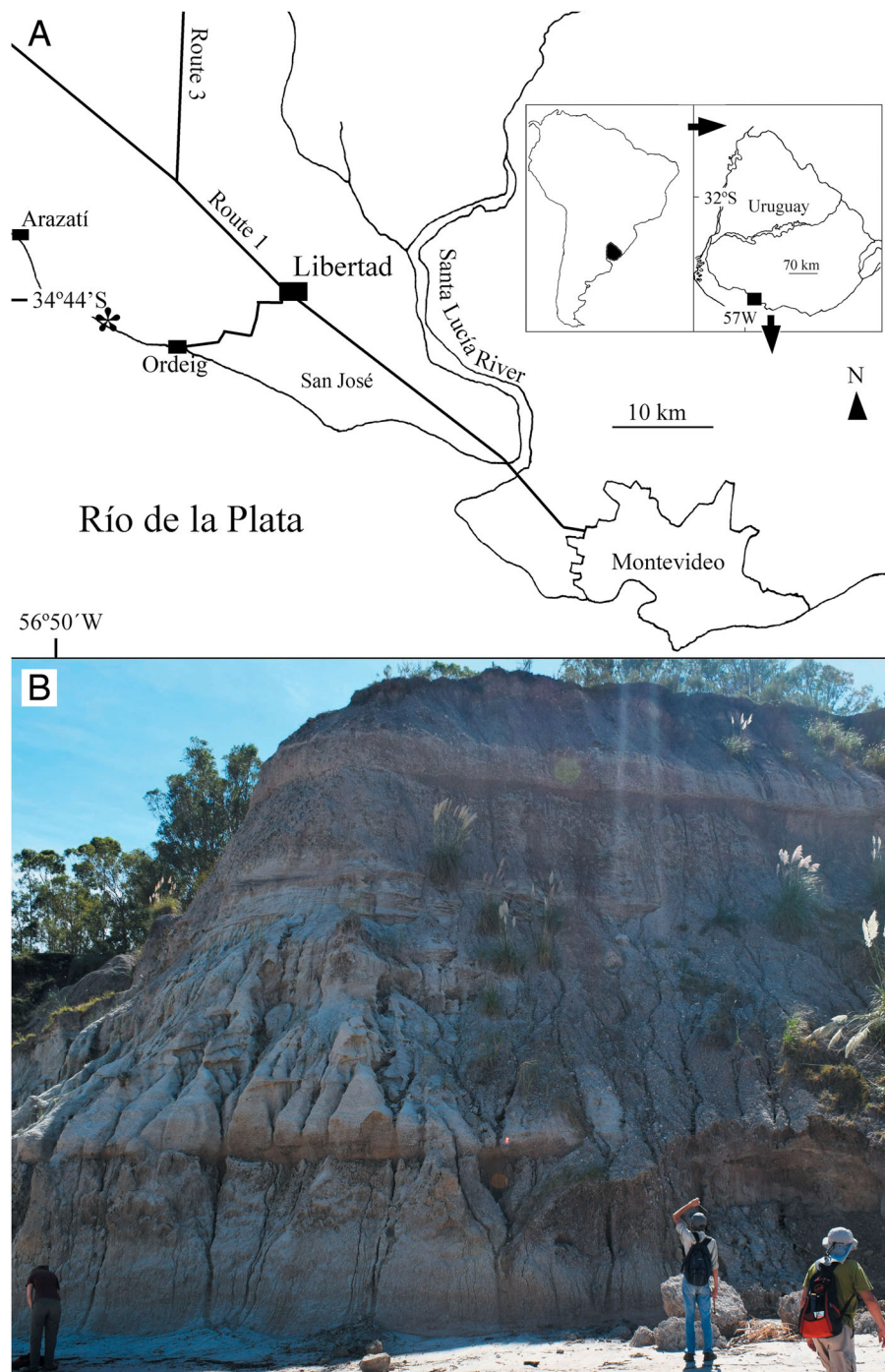


FIGURE 1. **A**, map showing the area in southern Uruguay where the specimens of *Uruguayodon alius*, gen. et sp. nov., were found. The asterisk indicates the approximate collection place at Punta de San Gregorio. **B**, outcrop at Punta de San Gregorio on the Río de la Plata coast.

1932; Castellanos, 1948; Francis and Mones, 1965; Bossi and Navarro, 1991; Bossi et al., 2009). The exposed deposits were formerly designated the Raigón Formation (Goso and Bossi, 1966) and include white-yellowish silt with lenses and levels of greenish clay and conglomerates. Calcareous crust and nodules are common. At the top, there is a tabular orange silty pack.

According to the most recent stratigraphic proposal (Bossi et al., 2009), the Raigón Formation comprises two members: the lower, and certainly the most fossiliferous, San José Member (from which most of the fossils come, including the specimens studied here), and the upper, San Bautista Member, which has very few fossils. The lithology and facies analysis of

the Formation enable us to propose a deposition in transitional and fluvial environments, with aeolian episodes, which are sometimes predominant (Perea and Martínez, 2004; Bossi et al., 2009).

The taphocenosis includes both marine and terrestrial taxa. The updated taxonomic list can be seen in Perea et al. (2013) and Ubilla and Martínez (2016). The Raigón Formation was traditionally considered to be Pliocene in age. However, some mammal records, in addition to some absolute ages, also indicate an early–middle Pleistocene age. Specifically, the ground sloth *Catonyx tarijensis* suggests an early–middle Pleistocene age (McDonald and Perea, 2002; Miño-Boilini and Carlini, 2009), as do the glyptodonts *Plaxhaplous* (Rinderknecht, 1999), *Glyptodon*, and *Doedicurus*

and the ungulates *Palaeolama* (Artiodactyla) and ?*Toxodon* (Notoungulata) (Perea et al., 2013). On the other hand, *Trigodon* (Notoungulata) is the only certainly neogenenous taxon from this unit (Perea et al., 2013). The peccary *Platygonus* is limited to the middle Pliocene–early Pleistocene in South America (Gasparini and Ubilla, 2011). Moreover, there are other fossils usually related to the Pliocene, such as large dinomyids of the genus *Josephoartigasia*, the chinchillid *Lagostomus* (*Lagostomopsis*), and large phorusrhacids (Perea et al., 2013). The available absolute ages (via thermo luminescence/optically stimulated luminescence [TL/OSL]) for sand levels of the San José Member are between 373,000 and 100,000 years before present, indicating at least middle to late Pleistocene. Minimum ages of 390 to 154 ka were also obtained (Ubilla and Martínez, 2016).

It is interesting to point out that there are a large number of endemic taxa (without chronostratigraphic connotations) indicating a particular biota that evolved over time, probably in complete, or at least partial, isolation from nearby areas. Among these endemic taxa are *Castellanosia* (Xenarthra) Kraglievich, 1931, *Cardiatherium talcei* (Rodentia) Francis and Mones, 1965, *Uruguayurus autochthonus* (Xenarthra) Mones, 1987, *Pronothrotherium figueirasi* (Xenarthra) Perea, 1988, *Josephoartigasia magna* (Rodentia) Mones, 2007, *Josephoartigasia monesi* Rinderknecht and Blanco, 2008, and a new genus of toxodontid (Notoungulata) (Ferrero et al., 2014). Perea et al. (2013) indicate, as a probable contributing factor to endemism, the isolation resulting from the development of the ‘Mar Entrerriense’ (or ‘Paranean Sea’) and the later pro-estuary of the Río de la Plata during the Miocene–Pliocene.

Langguth and Langguth (1975) showed a stratigraphic profile of a section of the coast, indicating the level from which the fossils described herein came. Detailed inspection of the outcrop enabled us to verify and adjust the stratigraphic origin of the specimens. The stratigraphic sequence at the recovery point (Punta de San Gregorio) is as follows (Fig. 2): from the base until up to 3.5 m of intercalated brownish pelite and greenish pelite levels. In direct contact, there is a thick package (ca. 6 m) of white to yellow fine to medium sand, tenacious to partially friable. Some gravel levels of variable thickness are visible. The sandstone shows very conspicuous cross-stratifications at different heights. The available TL/OSL ages are based on sandy samples from sections at nearby localities (Ordeig and Arazatí), and they are reliably correlated with the bearing of Punta San Gregorio (Ubilla and Martínez, 2016). The fossils described herein came from the top of this layer. The next upper level (2 m maximum thickness) is composed of a brownish to greenish silt, which is filled up by a massive hard-core carbonate layer of 0.5–1.0 m in thickness. At the top of the section, it clearly shows a tabular massive orange loess.

Materials Studied—The materials studied consist of a right ramus of mandible with left tibia, cervical and dorsal vertebrae, and fragments of pelvis in association (FC-DPV 267), and a fragment of a right dentary of another specimen (FC-DPV 268). Specimens used for the comparisons are listed in Appendix 1. The systematic paleontology is based on Soria (2001), with updates of Kramarz and Bond (2005), Schmidt et al. (2010), and Schmidt (2015). For the open nomenclature, we follow Bengtson (1988). Anatomical descriptions (tooth and postcranium) used in this paper agree with and follow Schmidt (2013, 2015); ‘m’ and ‘p’ refer to molars and premolars, respectively.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

LITOPTERNA Ameghino, 1889
 PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887
 PROTEROTHERIINAE Ameghino, 1887
URUGUAYODON, gen. nov.

Type Species—*Uruguayodon alius*.

Diagnosis—As for the type and only species.

Age and Distribution—Middle Pleistocene. Raigón Formation, San José Department, Uruguay.

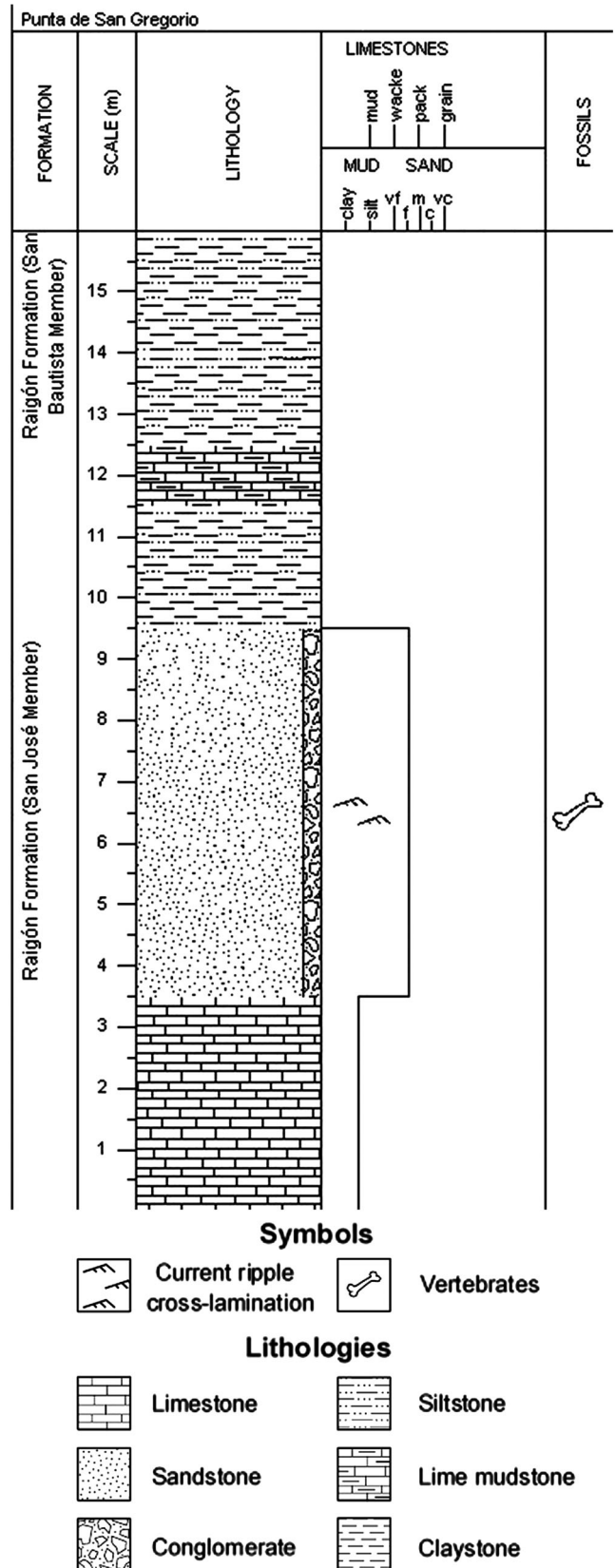


FIGURE 2. Stratigraphic profile of a section at Punta de San Gregorio.

Etymology—*Uruguay*, the country where the genus was found and where it has been recorded; *odon*, Greek, meaning ‘tooth,’ because the dentition is the most important element to distinguish this genus from the others of the subfamily.

URUGUAYODON ALIUS, sp. nov.
(Figs. 3–5)

‘*Licaphrium*’ aff. *floweri* Langguth and Langguth, 1975.

Holotype—FC-DPV 267, a right dentary with p1–m3, coronoid process, and condyle preserved. Seven cervical vertebrae, 10 dorsal vertebrae, left tibia, and pelvic fragments.

Paratype—FC-DPV 268, fragment of right dentary with partial p3, p4–m1, and partial m2.

Locality and Horizon—Punta de San Gregorio (34°41′14.72″S, 56°49′16.08″W), San José Department, Uruguay. Sandy layer of Raigón Formation, middle Pleistocene, Ensenadan–?Bonaerian SALMA.

Diagnosis—Same size as *Anisolophus floweri*. More massive (robust) and shorter dentition than in *Diadiaphorus majusculus*. The p3–p4 with a very developed lingual cingulum through the entire lingual face. The m1–m3 with lingual cingulum only on the mesial lobe. Paralophid in m3 thick, thicker than in *Eoauchenia primitiva*, and very lingually developed. Metaflexid of m3 scarcely developed. Lingual face of the distal lobe of m3 very convex and in a lingually oriented position with respect to the labial face of that lobe. Entoflexid in m1–m3 absent.

Etymology—From the Latin term ‘*alius*,’ meaning ‘different/distinct,’ referring to the morphology of the m3.

Comparative Description

The right mandibular ramus of the holotype (FC-DPV 267) is quite complete, lacking the end of the coronoid process and the angular process. It is slender in appearance, despite its large size (Table 1). The series p4–m3 is complete, showing advanced tooth wear. The corpus of the mandible is broken anterior to p1. The condyle is strongly transverse and is well preserved, oriented in the anterior direction (in occlusal view), differing from *Diadiaphorus majusculus* and *Tetramerorhinus mixtum*, in which the condyle is medially oriented. Immediately below the condyle, on the external face of the ramus, a strong depression can be seen, which corresponds to the masseter muscle scar. It is deep and extends upward until slightly before the inferior edge of the corpus and in anteroposterior position occupies two-thirds of the surface of the ramus. The preserved portion of the coronoid process extends about 2 cm above the condyle and shows signs of a subtle muscle impression corresponding to the temporal muscle.

The angle between the occlusal plane and the anterior border of the ramus is greater than 90°, quite different from *Diadiaphorus*, in which it is straight. The superior and inferior edges of the ramus diverge posteriorly. In this feature, FC-DPV 267 resembles *Diadiaphorus majusculus*, *Anisolophus minusculum*, and *Brachytherium cuspidatum* and differs from *Neolicaphrium recens*, in which the mandibular edges are parallel along the entire length of the ramus. The inferior edge of the ramus is slightly curved; in this feature, FC-DPV 267 is similar to *Thoatherium minusculum* and *Tetramerorhinus mixtum* and differs from *Neolicaphrium*, *Brachytherium*, and *Diadiaphorus*, in which this edge is almost straight.

The premolar-molar teeth are arranged in complete contact with each other, with high imbrication, especially between p3–p4 and m1–m2. The entire series shows advanced tooth wear (except m3, showing less wear), indicating an old individual. The p1 is fragmentary and shows much wear, without prominent

TABLE 1. Measurements (in mm) of the holotype and the paratype of *Uruguayodon alius*.

Dimension	FC-DPV 267	FC-DPV 268
Width p1	6	
Length p1	9	
Width p2	6.2	
Length p2	12.1	
Width p3	10.7	
Length p3	15.2	
Width p4	12.9	13.6
Length p4	15.3	15.5
Width m1	12.9	13.3
Length m1	13.4	14.2
Width m2	13.4	12.5
Length m2	18	17.9
Width m3	12	
Length m3	19.9	
Height of mandible at p1	20.1	
Height of mandible at m1	28	
Height of mandible at m3	35	
Tibia total length	180	
Proximal width	47.9	
Proximal depth	49.8	
Diaphysis width	20.2	
Diaphysis depth	23.5	
Distal width	29.1	
Distal depth	28.3	
Atlas width	79	
Atlas length	67.2	
Axis width	47	
Axis length	84	

cusps, although the cingulum is seen in part of the lingual surface of the tooth. The p2 is narrow and elongate, with developed labial and lingual cingula; the lingual cingulum is restricted to the mesial lobe. The p3 and p4 have similar morphology, with the mesial lobe shorter and narrower than the distal one. In both teeth, the lingual cingulum is very developed across the entire lingual face. The labial cingulum is conspicuous in p3 and slightly so in p4. In these last characters, *Uruguayodon* resembles *Diadiaphorus*.

The m1 shows the greatest wear of the series. It retains a rectangular shape, the mesial lobe being shorter (mesiodistally) than the distal lobe. No cingulum is present, but this could be because of the tooth wear. The m2 also has a mesial lobe that is a little shorter than the distal lobe, and very marked labial and lingual cingula, more so than in *Brachytherium cuspidatum* and much more than in *Diadiaphorus majusculus*. The ectoflexid is incipient.

Of all teeth of the series, m3 is the least worn and the one with the highest diagnostic value for Proterotheriinae. In the specimen FC-DPV 267, this tooth is the biggest and the longest relative to its width. It has two lobes, with the distal lobe being the largest. The paralophid and cristid obliqua are quite thick, thicker than in *Eoauchenia primitiva*. The ectoflexid is very acute, as in *Brachytherium cuspidatum* and *Eoauchenia primitiva*, and very different from that in *Thoatherium minusculum*, *Anisolophus floweri*, and *Diadiaphorus majusculus*. The labial and lingual cingula are not as strong as in the more anterior teeth and are distributed along the entire labial and lingual faces. The paraconid is conspicuous, very mesiolingually oriented, and at the same level as the metaconid. This character differentiates the specimen FC-DPV 267 from most of the genera (except *Diadiaphorus*, *Diplasiotherium*, and *Anisolophus*), in which the paraconid is always located vestibularly relative to the metaconid. The paralophid is thick and together with the paraconid is very mesiolingually displaced, giving it a selenodont look. The metaflexid is poorly developed, as in *Eoauchenia primitiva* and *Brachytherium*

TABLE 2. Measurements (in mm) of the most complete available tibias of Proterotheriinae.

Taxon	Collection ID	TL	PT	PW	DphT	DphW	DW
<i>Uruguayodon alius</i>	FC-DPV 267	180	49.8	47.9	23.5	20.2	29.1
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	MACN-A 9202	190	47.3	48.1	23	20	31
<i>Anisolophus floweri</i>	MACN-A 9008						26.1
<i>Anisolophus floweri</i>	MACN-A 9009						26.2
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	MACN-A 9176	140	29.8	26.7	18.8	16.1	26.1
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	MACN-A 9180	188	48.1	47.4	20.1	18.8	29.1
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN-A 8970/1	165	36.8	38.8	18.6	16	24.6
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	MACN-A 8970/2	158	37.9	41.1	15.8	17	25.4
Proterotheriinae indet.	MACN-A 2799				18.9	19.4	28.8
Proterotheriinae indet.	MACN-A 2719				19.2	19.5	30.7
Proterotheriinae indet.	MLP 48-XII-16-1	173	43.7	44	18.3	18	25.4

Abbreviations: **DphT**, thickness of diaphysis; **DphW**, diaphysis width; **DW**, distal width; **PT**, proximal thickness; **PW**, proximal width; **TL**, total length.

cuspidatum. The metaconid is independent of the metalophid but is linked to it.

The distal lobe of m3 is narrower than the mesial one, very triangular, with its lingual face very convex, lacking any inner fold. The hypoconulid is distally displaced, not lingually. The specimen FC-DPV 267 lacks an entoconid connected to the hypoconulid in m3, as in *Thoatherium minusculum*. However, the presence of a displaced small entoconid vestibularly cannot be excluded (see Discussion and Conclusions). The entoflexid is completely absent, which differentiates FC-DPV 267 from all other known genera of Proterotheriinae, where this posterior lingual valley of the talonid is always present (with different degrees of development and depth). Specifically, *Anisolophus floweri* (= *Licaphrium floweri* sensu Soria, 2001), the species with which the specimen FC-DPV 267 had originally been associated, is the species that has the most developed entoconid and entoflexid; therefore, it is the species that shows the morphology that is most different from that of FC-DPV 267 (see Discussion and Conclusions).

The tibia is a very conservative bone of the appendicular skeleton. However, some morphological differences from other litopterns can be seen. Specimen FC-DPV 267 has a shorter tibia than *Diadiaphorus* and a longer one than *Tetramerorhinus*. It is even more robust (wider) proximally and in the middle portion of the diaphysis. In fact, the tibia of FC-DPV 267 has the greatest thickness and transverse width in the diaphysis within the comparative set (Table 2). The diaphysis is straight in almost all its extent, with a tendency to become slightly curved and twisted toward the distal end. The tibial crest is very conspicuous, and it extends until the middle of the diaphysis. On the proximal epiphysis, the lateral position of the fibular facet, as well as its development, is remarkable (in most litopterns this facet is ventral). The distal end is very sharp, and it shows a conspicuous medial projection (tongue), not projected in other taxa. In caudal view, the facets for the astragalus are asymmetric, the medial one being smaller and deeper than the lateral one.

The vertebrae were found articulated and do not show significant morphological variation from those of other genera. The atlas is wide, with the lateral process somewhat developed. The axis is noticeably longer than wide, with the odontoid process brief and directed upward as in *Diadiaphorus*. The dorsal crest is short and not extremely dorsally expanded.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Comparative Anatomy and Taxonomy

The two specimens of *Uruguayodon alius* were preliminarily described and illustrated by Langguth and Langguth (1975). The authors indicate that left and right mandibular rami were

joined at the symphysis, with all the molariforms preserved. The left ramus could not be located in the repository, and it is curious that in the original publication it was not shown either. Langguth and Langguth (1975) tentatively assign both specimens (FC-DPV 267 and FC-DPV 268) to *Licaphrium* (= *Anisolophus* sensu Soria, 2001), based on a series of erroneously interpreted characters. They indicate the presence of a disto-lingual projection in m3, which, according to them, indicates the presence of the ‘third lobe.’ This inference is wrong because the third lobe is defined by the linguodistal displacement of the hypoconulid together with a constriction in the external (labial) wall of the distal lobe of the tooth. According to Ameghino (1887), the division of the third rudimentary lobe in the third molar is indicated by a slightly accentuated perpendicular depression placed behind the second lobe on its external face, not on the inner one.

In the comparisons, Langguth and Langguth (1975) omitted the diagnostic character of *Licaphrium* (= *Anisolophus*): the presence of a conspicuous entoconid in m3 (in fact, this is one of the genera in which the entoconid reaches the greatest development and robustness), which is a character that FC-DPV 267 does not show (Fig. 3). When Langguth and Langguth (1975) described the tibia, they indicated that it resembled, in dimensions and appearance, the one described and figured by Scott (1910) as belonging to *Licaphrium pyneanum* (= *Anisolophus floweri* sensu Soria, 2001). However, the description and the measurements given by Scott (1910) do not fit with those of our specimen. Langguth and Langguth (1975) also made the mistake of switching the dimensions of the epiphysis provided by Scott (1910) (transverse with anteroposterior diameter and vice versa).

Uruguayodon alius exhibits morphological particularities (listed in the diagnosis and in the above description) that involve drastic structural changes observable through conspicuous structures (or absence of other structures), and not simply gradual variants of other previously known morphologies (Fig. 5). It is important to point out that the dental morphology observed does not correspond to tooth wear due to the effect of the advanced age of the holotype specimen. This is justified because (1) FC-DPV 268 (the paratype) is not as old as the holotype and shows some of the diagnostic characters of *Uruguayodon alius* (especially on p4 and m2); and (2) the observation of a large comparative set of specimens of different species within Proterotheriinae (almost 70 individuals; Appendix 1) with different degrees of wear of the molar series indicates that it is not possible to reach the morphology exhibited by the specimens FC-DPV 267 and FC-DPV 268 by tooth wear as an effect of the advanced (old) age of the individual. In particular, all the genera of Proterotheriinae that have an entoconid show a concave lingual face (developed inner fold) and a well-marked

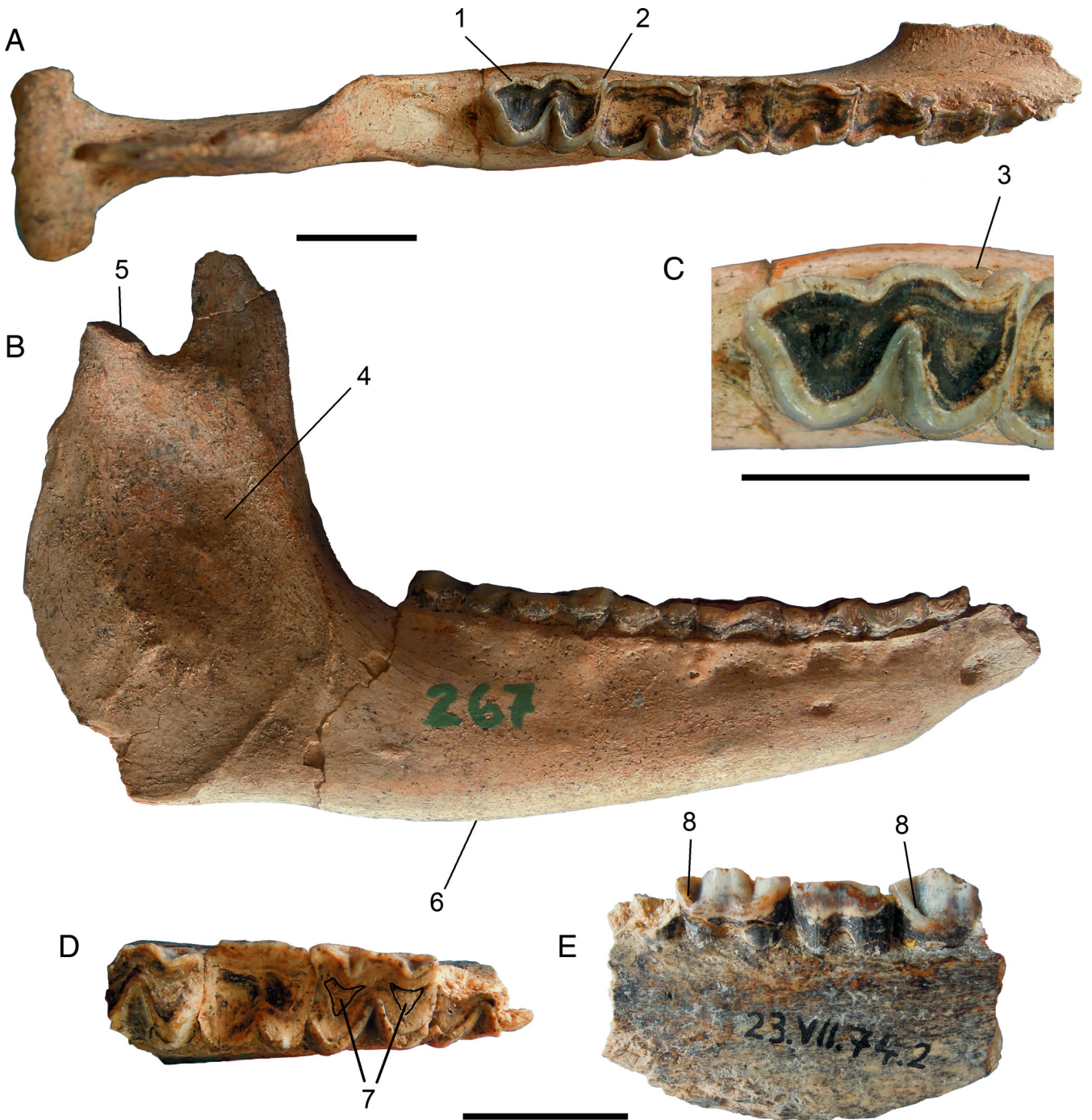


FIGURE 3. *Uruguayodon alius*, holotype and paratype. **A**, FC-DPV 267, right dentary in occlusal view. **B**, FC-DPV 267, mandible in labial view. **C**, FC-DPV 267, detail of m3. **D**, FC-DPV 268, part of right dentary with partial p3, p4–m1, and partial m2 in occlusal view. **E**, FC-DPV 268, part of right dentary with partial p3, p4–m1, and partial m2 in lingual view. **Key**: 1, entoflexid absent; 2, paraconid and paralophid very lingually developed; 3, lingual cingulum of m3 developed; 4, deep masseteric fossa; 5, mandibular condyle mesially projected; 6, curved and distally divergent inferior edge of mandible; 7, ?cement; 8, strong lingual cingulum in p4 and m2. Scale bar equals 2 cm.

border of the entoconid (even in specimens that are very worn). The holotype of *Uruguayodon alius* does not show this pattern, although it is not possible to exclude the presence of a small entoconid in a vestibular position, in which case it has been completely worn down. Therefore, the establishment of a new genus and species (based on the exposed particular anatomical features) to include both specimens described here is supported by the available characters.

Using as a basis the matrix of Schmidt (2015), the characters preserved in these new specimens were codified, in order to understand the relationships of *Uruguayodon alius* with other genera of the family. The result was not conclusive, because the large amount of missing data led to consensus trees with large polytomies. A future work will include the identification (and codification) of more informative characters that permit a better resolution of the phylogenetic framework.

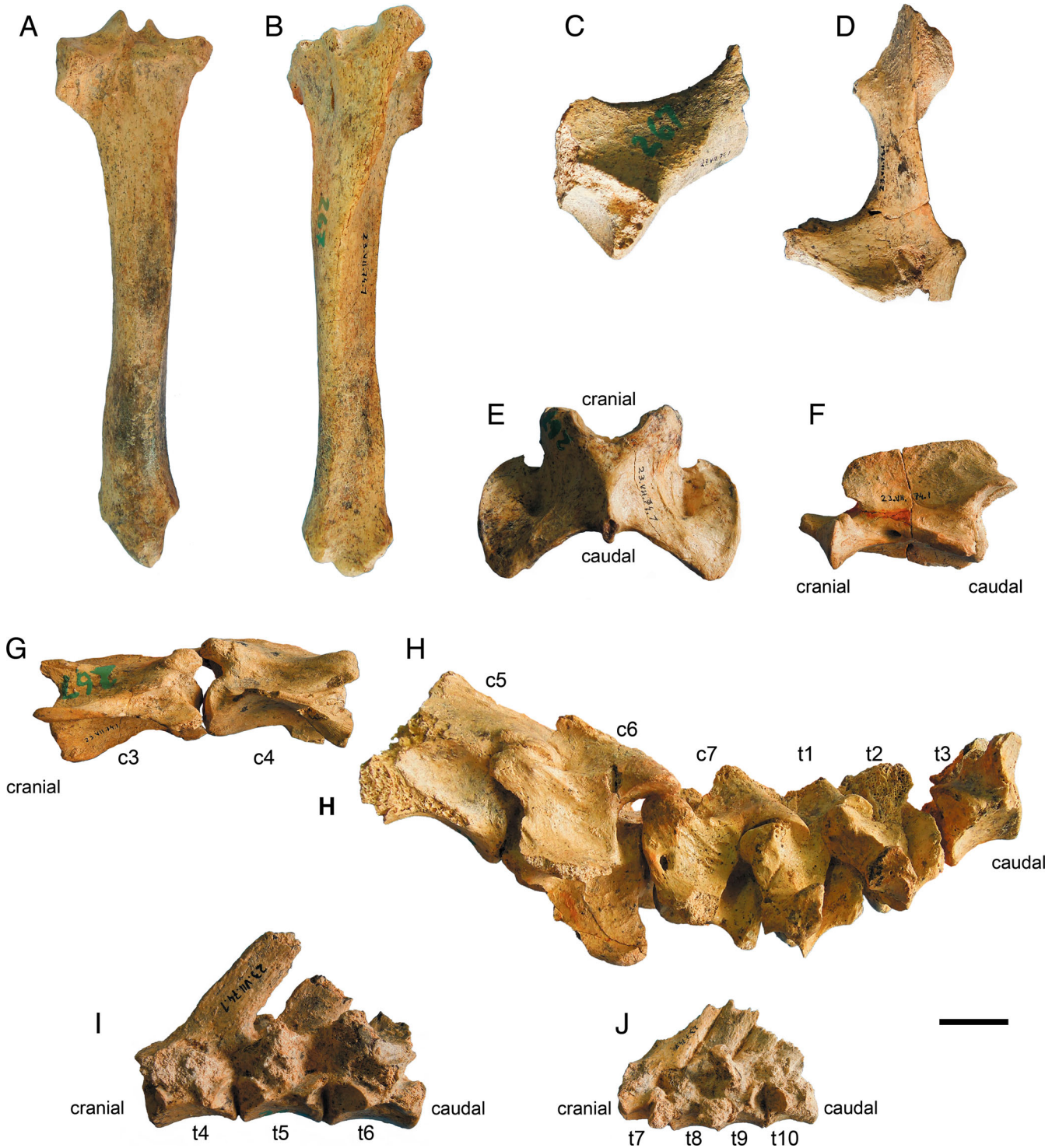


FIGURE 4. *Uruguayodon alius*, FC-DPV 267, holotype, postcranial elements. Tibia in **A**, dorsal and **B**, ventral views. **C–D**, fragments of pelvis. **E**, atlas and **F**, axis in lateral view. **G–J**, segments of vertebral spine preserved in partial articulation. **Abbreviations:** c, cervical vertebrae; t, thoracic vertebrae. Scale bar equals 2 cm.

It is important to point out that there are two species of Proterotheriinae for which jaws and lower dentitions are not known: *Thoatheriopsis mendocensis* and *Proterotherium cervioides*, both from the late Miocene (Huayquerian SALMA) of Argentina. Nevertheless, that the specimens described here would belong

to either of them is excluded because there are notable size differences. *Thoatheriopsis mendocensis* is comparable to *Neobrachytherium* in size, 30% smaller than *Diadiaphorus majusculus* (Villafañe et al., 2012). *Proterotherium cervioides* is even smaller.

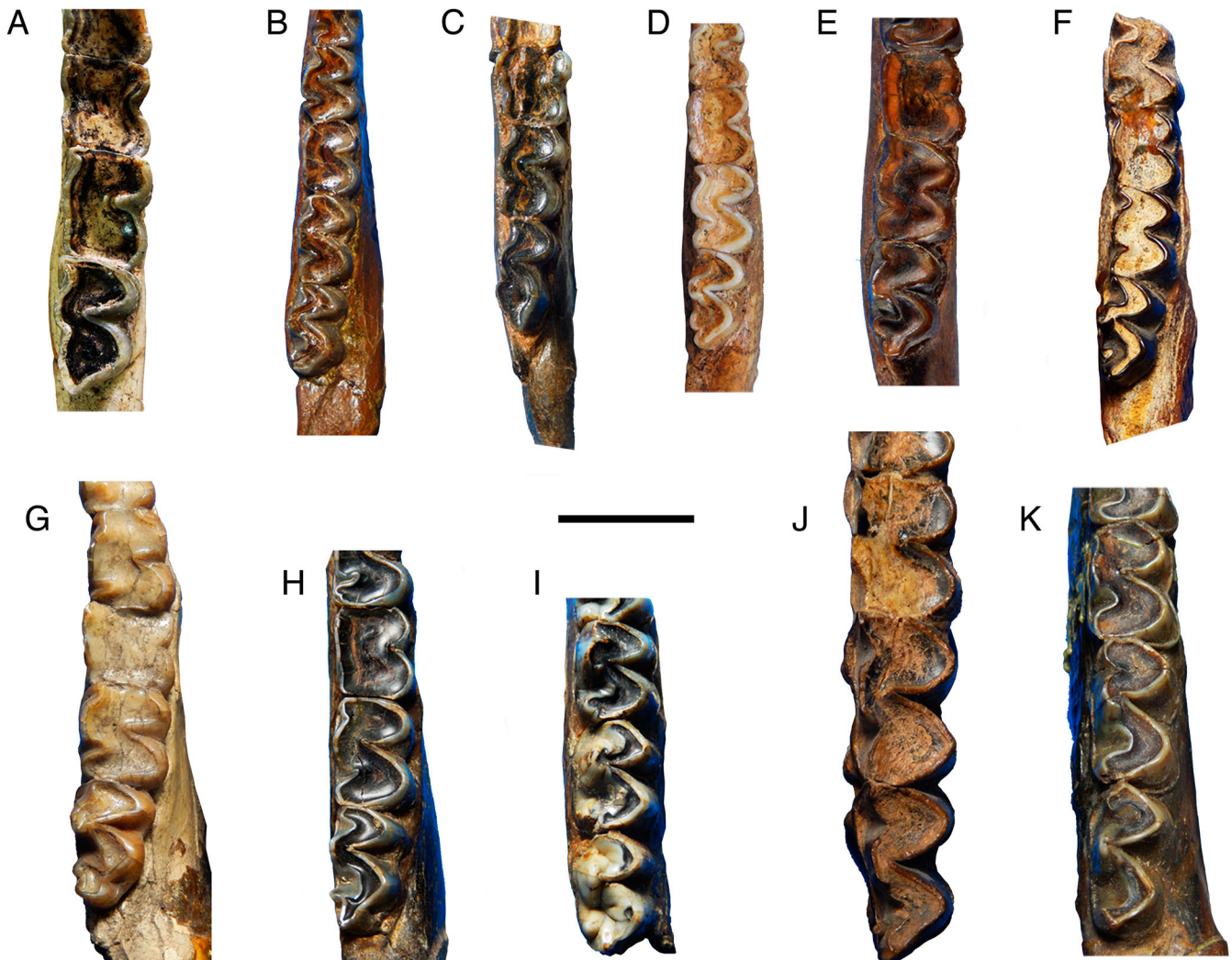


FIGURE 5. Mandibles of the most complete and well-preserved genera of Proterotheriinae in occlusal view, showing the diversity of morphological patterns in the molar series, especially that of m3. **A**, *Uruguayodon alius*, FC-DPV 267. **B**, *Thoatherium minusculum*, MACN-A 9081. **C**, *Eoauchenia primitiva*, MACN-PV 8003 (reversed). **D**, *Neolicaphrium recens*, FC-DPV 779. **E**, *Brachytherium cuspidatum*, MLP 70-I-10-3 (reversed). **F**, *Neobrachytherium ameghinoi*, MACN-PV 14308. **G**, *Prolicaphrium specillatum*, MACN-A 52-239. **H**, *Tetramerorhinus cingulatum*, MACN-A 8664 (reversed). **I**, *Anisolophus floweri*, MACN-A 10315. **J**, *Diadiaphorus majusculus*, MACN-A 9201. **K**, *Diplasiotherium robustum*, MACN-PV 7985. Scale bar equals 2 cm.

Paleogeography and Paleoecology

As mentioned above, the fauna of the Raigón Formation includes several endemic genera, so the record of this proterotherid is consistent with that paleobiogeographic framework. Therefore, it is possible to consider *Uruguayodon alius* a representative of a population that would have evolved under some degree of isolation. Particularly, *Uruguayodon alius* has features that link it to some early Miocene genera (Santacrucian SALMA) of Patagonia (Argentina), such as *Thoatherium* and *Diadiaphorus* (e.g., m3 without third developed lobe, absence of well-developed entoconid in m3). This suggests that it could be a more modern representative derived from that lineage that would have been distributed at lower latitudes during the middle Miocene, before the establishment of the late Miocene marine transgression that flooded several parts of the Argentinian and Uruguayan coasts (del Río et al., 2018), making a total or partial barrier for terrestrial vertebrates.

Within the Proterotheriinae, trends in dental evolution seem to start from lower crowns (brachyodont) and simple molars (selenodont) in the early–middle Miocene to more hypsodont forms, with a more complex pattern of cusps, with cement covering the crown surfaces (Bond et al., 2001; Soria, 2001; Cassini et al., 2012). *Uruguayodon alius* seems to have retained conditions such as the brachyodont and selenodont molars, visible especially in m3. However, the specimen FC-DPV 268 seems to retain cement in some valleys on the occlusal surface (Fig. 3D).

Stable carbon and oxygen isotopic results were obtained based on an enamel sample of one specimen (FC-DPV 268) (Table 3). According to the Cerling-Harris model (Cerling and Harris, 1999) for mammals, a C_3 diet is indicated by the range of $\delta^{13}C$ values from -19% to -8% , which is usually diagnostic of browsers. The specimen studied provides a $\delta^{13}C$ average of -12.08% and $\delta^{18}O$ is -3.83% . Although it is only one sample, at first glance a C_3 browser can be inferred to have probably lived in an open canopy environment. This pattern is partially in conflict with the information previously inferred from other taxa (e.g., *Platygonus*,

TABLE 3. Results of carbon and oxygen isotope analysis, performed at the Scottish Universities Environmental Research Centre (SUERC), University of Glasgow.

Specimen sampled	¹³ C (‰)	¹⁸ O (‰)
FC-DPV 268 a	-13.22	-3.01
FC-DPV 268 b	-11.71	-5.39
FC-DPV 268 c	-11.31	-3.09
FC-DPV 268 mean	-12.08	-3.83
FC-DPV 267	Failed	Failed

phorusrhacid birds, dinomyid rodents), which supports arid or semiarid climates and open or relatively open environments for the basal and middle levels of the Raigón Formation (Gasparini and Ubilla, 2011). However, Tófaló and Morras (2009) have suggested humid conditions during the genesis of the Raigón Formation. Nevertheless, the deposition of the Raigón Formation probably took place over a long period of time. The recent record of a large vampire bat (Chiroptera, Phyllostomidae) suggests at least a temperate climate (Ubilla et al., 2018a).

The survival of protheroherids into the Quaternary is again supported. Until now, only *Neolicaphrium* has been recorded in the Quaternary (middle-late Pleistocene–early Holocene) of Argentina, Uruguay, and probably Brazil. The available absolute ages allow us to limit the presence of *Uruguayodon alius* to the middle Pleistocene (Ensenadan–?Bonaerian SALMAs).

ACKNOWLEDGMENTS

A. Rojas, M. Reguero, A. Kramarz, and L. Chornogubsky allowed access to the collections under their care. E. Morosi performed and interpreted the isotopic analyses at the Scottish Universities Environmental Research Centre (SUERC), University of Glasgow. A. Batista kindly helped in the field work. P. Rosing Bull revised the language, greatly improving the manuscript. We thank two anonymous reviewers and editor M. Sánchez-Villagra for comments and insights. This work is a contribution to the Ph.D. project of Corona (PEDECIBA Biología; CAP grants 2014, 2017); it is further supported by grants to D. Perea (CSIC/UdelaR-C229-348) and M. Ubilla (C-211-348).

LITERATURE CITED

Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos Eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. Boletín del Museo de La Plata 1:1–26.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 6:1–1027.

Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology* 31:223–227.

Bond, M., D. Perea, M. Ubilla, and A. Tauber. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Protheroheriidae (Liptopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Paleovertebrata* 30:37–50.

Bossi, J., and R. Navarro. 1991. Geología del Uruguay. Departamento de Publicaciones Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, 966 pp.

Bossi, J., A. Ortiz, and D. Perea. 2009. Pliocene to Middle Pleistocene in Uruguay: a model of climate evolution. *Quaternary International* 210:37–43.

Cassini, G. H., E. Cerdeño, A. L. Villafañe, and N. A. Muñoz. 2012. Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata: Astrapotheria, Liptopterna, and Notoungulata); pp. 243–286 in S. F. Vizcaíno, R. F. Kay, and M. S. Bargo (eds.), Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Castellanos, A. 1948. Sedimentos Neógenos del SW del Uruguay (Nota Preliminar). Publicaciones de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional del Litoral, Serie Técnica y Científica 34:1–35.

Cerling, T. E., and J. M. Harris. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia* 120:347–363.

Corona, A., D. Perea, and M. Ubilla. 2018a. The humerus of Protheroheriidae (Mammalia, Liptopterna) and its systematic usefulness: the case of “*Protheroherium berroi*”. *Ameghiniana* 55:150–161.

Corona, A., M. Ubilla, and D. Perea. 2019. New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Liptopterna, Protheroheriidae). *Andean Geology*. doi: 10.5027/andgeoV46n1-3136.

Corona, A., A. Badín, D. Perea, and M. Ubilla. 2018b. Los Protheroheriidae (Mammalia, Liptopterna) del Neógeno y Cuaternario de Uruguay: sistemática, bioestratigrafía y paleoecología; pp. 58–59 in A. Ramos Franco (ed.), Libro de Memorias VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. 20–25 August 2018. Centro de Investigaciones Paleontológicas de Villa de Leyva – CIP, Villa de Leyva.

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

Ferrero, B., G. I. Schmidt, M. I. Pérez García, A. M. Ribeiro, and D. Perea. 2014. A new toxodontid from the Raigón Formation (Pliocene–Pleistocene) of Uruguay; p. 182 in Compiler E. Cerdeño (ed.), Abstract volume 4th International Palaeontological Congress. September 28–October 3, 2014. International Palaeontological Association and Conicet, Mendoza, Argentina.

Francis, J. C., and A. Mones. 1965. Sobre el hallazgo de *Cardiatherium talicei* n. sp. (Rodentia, Hydrochoeridae) en Playa Kiyú, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. *Kraglieviana* 1:1–44.

Gasparini, G. M., and M. Ubilla. 2011. *Platygonus* sp. (Mammalia: Tayassuidae) in Uruguay (Raigón? Formation; Pliocene–early Pleistocene), comments about its distribution and palaeoenvironmental significance in South America. *Journal of Natural History* 45:2855–2870.

Goso, H., and J. C. Bossi. 1966. Cenozoico; pp. 259–305 in J. C. Bossi (ed.), Geología del Uruguay. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Kraglievich, L. 1931. El despertar de los estudios paleontológicos en la República del Uruguay. *Archivos de la Sociedad de Biología de Montevideo* 3:32–39.

Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Anales del Museo de Historia Natural* 2:257–321.

Kramarz, A. G., and M. Bond. 2005. Los Liptopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia. *Ameghiniana* 42:611–625.

Langguth, V., and A. Langguth. 1975. Sobre un proterotérico de las barrancas de San Gregorio, Uruguay; pp. 529–537 in Actas Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. 12–16 August 1974. Asociación Paleontológica, Tucumán, Argentina.

McDonald, H. G., and D. Perea. 2002. The large scelidotherid *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:677–683.

Miño-Boilini, A., and A. Carlini. 2009. The Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Phyllophaga, Xenarthra) from the Ensenadan–Lujanian stage/ages (early Pleistocene to early-Middle Pleistocene–early Holocene) of Argentina. *Quaternary International* 210:93–101.

Mones, A. 1987. Sobre tres especies de gliptodontes del Uruguay (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae); pp. 500–515 in Mario Suárez Riglos and R. Suárez Soruco (eds.), Actas IV Congreso Latinoamericano de Paleontología. 27–30 July 1987. Asociación Boliviana de Paleontología, Bolivia.

Mones, A. 2007. *Josephoartigasia*, Nuevo nombre para *Artigasia* Francis and Mones, 1966 (Rodentia, Dinomyidae), non *Artigasia* Christie, 1934 (Nematoda, Thelastomatidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 36:213–214.

Perea, D. 1988. Dos Nothrotheriinae (Tardigrada, Megatheriidae) del Mio-Plioceno de Uruguay. *Ameghiniana* 25:381–388.

Perea, D., and S. Martínez. 2004. Estratigrafía del Mioceno–Pleistoceno en el litoral sur-oeste de Uruguay; pp. 105–124 in G. Veroslavsky,

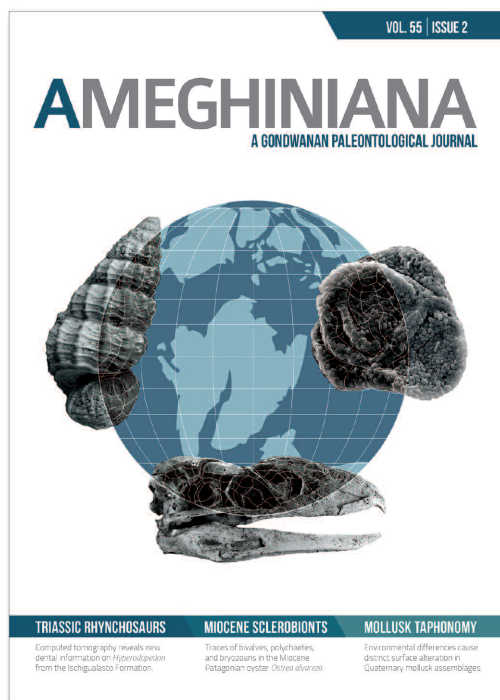
- M. Ubilla, and S. Martínez (eds.), Cuencas Sedimentarias de Uruguay, Cenozoico. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Perea, D., A. Corona, and M. Ubilla. 2014. Tertiary litopterns from Uruguay; p. 185 in Compiler E. Cerdeño (ed.), Abstract volume 4th International Palaeontological Congress. September 28–October 3, 2014. International Palaeontological Association and Conicet, Mendoza, Argentina.
- Perea, D., A. Rinderknecht, M. Ubilla, E. Bostelmann, and S. Martínez. 2013. Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay; pp. 192–206 in D. Brandoni and J. I. Noriega (eds.), El Neógeno de la Mesopotamia Argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Rinderknecht, A. 1999. Estudios sobre la familia Glyptodontidae Gray, 1869. I. Nuevos registros para el Uruguay y consideraciones sistemáticas (Mammalia: Cingulata) Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología 2:157–160.
- Rinderknecht, A., and R. E. Blanco. 2008. The largest fossil rodent. Proceedings of the Royal Society Biology 275:923–928.
- Roland, G., F. Montenegro, A. Batista, F. Cabrera, D. Perea, and M. Ubilla. 2010. Un cráneo de un Protheroheriidae (Mammalia: Litopterna) en el Mioceno Tardío de Uruguay; p. 123 in Actas Primer Congreso Uruguayo de Zoología. 5–10 December 2010. Sociedad Zoológica del Uruguay, Montevideo, Uruguay.
- Scherer, C. S., V. Gregis Pitana, and A. M. Ribeiro. 2009. Protheroheriidae and Macrauchenidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia 12:231–246.
- 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. Ph.D. dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 335 pp.
- 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 18:521–546.
- Schmidt, G. I., C. Oliva, and R. Tomassini. 2010. Nuevos registros de *Eoauchenia primitiva* Ameghino (Litopterna, Protheroheriidae) de la Formación Monte Hermoso (Mioceno superior-Plioceno inferior), Buenos Aires, Argentina; pp. 208–209 in S. Ballent, A. E. Artabe and M. F. Tortello (eds.), Actas X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología. September 20–24, 2010. Museo de La Plata, La Plata, Argentina.
- Scott, W. B. 1910. Part I: Litopterna of the Santa Cruz beds; in W. B. Scott (ed.), Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896–1899, Volume III Palaeontology 7. J. Pierpont Morgan Publication Fund, Stuttgart, 20 pls. + 156 pp.
- Soria, M. 2001. Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 1:1–167.
- Tófaló, O. R., and H. Morrás. 2009. Evidencias paleoclimáticas en sedimentitas continentales del Cenozoico de Uruguay. Revista de la Asociación Geológica Argentina 64:674–686.
- Ubilla, M., and S. Martínez. 2016. Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay; pp. 1–77 in G. Lohmann, L. A. Mysak, J. Notholt, J. Rabassa, and V. Unnithan (eds.), South America and the Southern Hemisphere. Springer Briefs in Earth System Sciences. Springer, New York.
- Ubilla, M., P. Gaudio, and D. Perea. 2018a. First fossil record of Chiroptera (Phyllostomidae) from Uruguay (Plio-Pleistocene): a giant desmodontine; p. 1083 in Abstract book 5th International Palaeontological Congress. July 9–13, 2018. CNRS-MNHN (Nat.Mus.Nat.Hist.), Paris, France.
- Ubilla, M., D. Perea, M. Bond, and A. Rinderknecht. 2011. The first cranial remains of the Pleistocene protheroheriid *Neolicaphrium Frenguelli*, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. Journal of Vertebrate Paleontology 31:193–201.
- Ubilla, M., A. Rinderknecht, A. Corona, and D. Perea. 2018b. Mammals in last 30 to 7 ka interval (Late Pleistocene-Early Holocene) in southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): last occurrences, climate, and biogeography. Journal of Mammalian Evolution 25:291–300.
- Villafañe, A. L., E. Ortiz-Jaureguizar, and M. Bond. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. Estudios Geológicos 62:155–166.
- Villafañe, A. L., G. I. Schmidt, and E. Cerdeño. 2012. Consideraciones sistemáticas y bioestratigráficas acerca de *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, 2001 (Litopterna, Protheroheriidae). Ameghiniana 49:365–374.

Submitted August 10, 2018; revisions received December 7, 2018; accepted December 14, 2018.

Handling editor: Marcelo Sánchez-Villagra.

APPENDIX 1. List of the specimens used in the comparisons. Systematics based on Soria (2001), with updates from Kramarz and Bond (2005), Schmidt et al. (2010), and Schmidt (2015).

Anisolophus floweri: MACN-A 1861, MACN-A 9004, MACN-A 9008, MACN-A 9009, MACN-A 3124, MACN-A 3126, MACN-A 3085, MACN-A 5970, MACN-A 10315, MACN-A 8669; *Anisolophus minusculum*: MACN-A 3122, MACN-A 3123, MACN-A 3032, MACN-A 9027, MACN-A 10316. *Brachytherium cuspidatum*: MLP 12-1483, MLP 41-XII-13-348, MLP 70-I-10-3, MACN-PV 4001, MACN-PV 4009, MACN-PV 4333, MACN-PV 4717, MACN-PV 4750, MACN-PV 16009, MLP 69-XII-2-3, MLP 69-XII-2-4, MACN-PV 3962, MACN-PV 4435, MACN-PV 13173. *?Diadiaphorus caniadensis*: MACN-PV SC4241; *Diadiaphorus majusculus*: MACN-A 2712, MACN-A 9176, MACN-A 9180, MACN-A 9182, MLP 12-320, MLP 12-319, MLP 12-333, MLP 12-332, MLP 12-417, MLP 12-300, MACN-A 9119, MACN-A 9138, MACN-A 9106, MACN-A 9201, MACN-A 9202. *Diplasiotherium robustum*: MACN-PV 7985. *Eoauchenia primitiva*: MACN 8003, MMH-FMH 83-6-7, MMH-FMH 84-1-6. *Epitherium laternarium*: MACN-A 211. *Lambdaconus suinus*: MACN-PV 18746, MACN-PV 18785. *Neobrachytherium ameghinoi*: MACN-PV 13212, MACN-PV 14308. *Neolicaphrium major*: MLP 52-X-5-94; *Neolicaphrium recens*: MLP 34-V-22-12, FC-DPV 776. *Paramacrauchenia scamnata*: MACN-A 52-256, MACN-A 11203. *Prolicaphrium specillatum*: MACN-A 52-239. Protheroheriinae indet: MLP 48-XII-16-1, MACN-A 2799, MACN-A 2719. *Tetramerorhinus lucarius*: MACN-A 1859, MACN-A 1845, MACN-A 1846, MACN-A 5986, MACN-A 2831, MLP 67-XII-3-4, MLP 67-XII-3-7; *Tetramerorhinus mixtum* MACN-A 3068, MACN-A 3069, MACN-A 8970, MACN-A 8971; *Tetramerorhinus cingulatum*: MACN-A 8664, MACN-A 8665; *Tetramerorhinus prosistens*: MACN-A 11626. *Thoatherium minusculum*: MACN-A 2958, MACN-A 2999, MACN-A 9081.



THE HUMERUS OF PROTEROTHERIIDAE (MAMMALIA, LITOPTERNA) AND ITS SYSTEMATIC USEFULNESS: THE CASE OF "*PROTEROTHERIUM BERROI*" KRAGLIEVICH, 1930

ANDREA CORONA
DANIEL PEREA
MARTÍN UBILLA

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay.

Submitted: August 23rd, 2017 - Accepted: December 10th, 2017 - Published online: December 19th, 2017

To cite this article: Andrea Corona, Daniel Perea, and Martín Ubilla (2018). The humerus of Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) and its systematic usefulness: the case of "*Proterotherium berroi*" Kraglievich, 1930. *Ameghiniana* 55: 150–161.

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.10.12.2017.3148>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Also appearing in this issue:

TRIASSIC RHYNCHOSAURS

Computed tomography reveals new dental information on *Hyperodapedon* from the Ischigualasto Formation.

MIOCENE SCLEROBIONTS

Traces of bivalves, polychaetes, and bryozoans in the Miocene Patagonian oyster *Ostrea alvarezii*.

MOLLUSK TAPHONOMY

Environmental differences cause distinct surface alteration in Quaternary mollusk assemblages.

THE HUMERUS OF PROTEROTHERIIDAE (MAMMALIA, LITOPTERNA) AND ITS SYSTEMATIC USEFULNESS: THE CASE OF "*PROTEROTHERIUM BERROI*" KRAGLIEVICH, 1930

ANDREA CORONA, DANIEL PEREA, AND MARTÍN UBILLA

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay.
acorona@fcien.edu.uy; perea@fcien.edu.uy; martinubilla@gmail.com

Abstract. Protheroheriidae constitute a group of small-medium native South American ungulates with high diversity during the early Miocene and the late Miocene (Santacrucian and Huayquerian SALMAs). Recent studies demonstrated the wide dental variability, useful in the discrimination of the species. The aim of this work is to analyze the humerus as a postcranial element that is usually not found in association with cranial remains, and to evaluate (qualitatively and quantitatively) its systematic usefulness. We used the only known specimen of "*Protheroherium berroi*", re-describing and re-illustrating it. The Principal Components Analysis resulted in 2 components explaining 86% of the variance. The PCA showed a differentiation between the largest species—*Diadiaphorus majusculus* and *Anisolophus floweri*—and the remaining ones (an intermediate group consisting of "*Protheroherium*", *Tetramerorhinus*, *Eoauchenia*, Protheroheriidae indet., and the smallest, *Thoatherium minusculum*). We establish that, although there are slight morphological differences in the distal epiphysis of the humeri of Protheroheriidae, they mostly correspond to gradual changes in characters with continuous variations not linked to any particular taxonomic entity. These are not enough to assure a generic or specific determination, except for *Eoauchenia*. The differences in humeri size are considerable and they could be used as a criterion for discriminating *Diadiaphorus* and *Anisolophus*, to which the largest specimens would belong. We consider "*P. berroi*" a probable synonym of *Neolicaphrium recens*, but we ratify that a reliable systematic determination is only possible if it is based on cranial or dental remains.

Key words. Litoptern. Protheroheriidae. Postcranial skeleton. Comparative anatomy.

Resumen. EL HÚMERO DE LOS PROTEROTHERIIDAE (MAMMALIA, LITOPTERNA) Y SU UTILIDAD SISTEMÁTICA: EL CASO DE "*PROTEROTHERIUM BERROI*" KRAGLIEVICH, 1930. Los Protheroheriidae constituyen un grupo de ungulados pequeños a medianos, nativos de Sudamérica, con alta diversidad en el Mioceno temprano y en el Mioceno tardío (Edades Mamífero Santacrucense y Huayqueriense). Los estudios recientes demostraron una amplia variabilidad dentaria, útil en la discriminación de especies. El objetivo de este trabajo es analizar el húmero como elemento postcranial que generalmente se encuentra no asociado a restos craneales y evaluar (cualitativa y cuantitativamente) su utilidad sistemática. Utilizamos como caso de estudio específico el único espécimen conocido de "*Protheroherium berroi*", describiéndolo e ilustrándolo nuevamente. El análisis de componentes principales arrojó 2 componentes, explicando el 86% de la varianza. El PCA muestra una diferenciación de las especies más grandes—*Diadiaphorus majusculus* y *Anisolophus floweri*—de las restantes especies (el grupo intermedio, que consiste en "*Protheroherium*", *Tetramerorhinus*, *Eoauchenia*, Protheroheriidae indet., y, por último, el pequeño *Thoatherium minusculum*). Se establece aquí que, aunque existen pequeñas diferencias morfológicas en la epifisis distal del húmero de los Protheroheriidae, corresponden a cambios graduales en caracteres con variación continua, no vinculados a ninguna entidad taxonómica particular. Estos cambios no son suficientes para asegurar una determinación genérica o específica, excepto para *Eoauchenia*. Las diferencias en el tamaño del húmero son considerables y podrían utilizarse como criterio para discriminar a *Diadiaphorus* y *Anisolophus*, a los que pertenecerían los ejemplares más grandes. Consideramos a "*P. berroi*" como probable sinónimo de *Neolicaphrium recens* y ratificamos que una determinación sistemática fiable sólo es posible si se basa en restos craneales o dentarios.

Palabras clave. Litopterna. Protheroheriidae. Esqueleto postcranial. Anatomía comparada.

THE family Protheroheriidae constitutes a group of small-medium litoptern ungulates with lopho-selenodont molars and equid-like limbs, and with reduction of the lateral toes and a well development central digit. Cifelli (1983) and Cifelli

and Villarroel (1997) recognized three subfamilies (arrangement with greater support) within Protheroheriidae: Anisolambdinae, Megadolodinae, and Protheroheriinae. The latter is the best represented and most diverse one,

recorded from the late Oligocene to the late Pleistocene and with high diversity during the early Miocene and late Miocene in Argentinean territory (Santacrucian and Huayquerian SALMAS) (Villafañe *et al.*, 2006). Recent studies have demonstrated a wide dental variability that is useful in the discrimination of the species, as opposite to the conservative postcranial skeletal morphology, which is limited in usefulness (Soria, 2001; Schmidt, 2015).

In 1930, Kraglievich described a species of *Proterotherium* Ameghino, 1883, "*Proterotherium berroi*", based on a distal portion of a humerus collected in the area of the Perico Flaco Creek, Soriano Department, Uruguay. The material was not found *in situ*, yet Kraglievich argued that the yellowish color of the bone and its mode of preservation enabled the interpretation of the deposit as of the Tertiary loessoid terrain, which he later called "Palmirensis Stage" (Kraglievich, 1932). These deposits correspond to the Fray Bentos Formation (late Oligocene) (Goso and Bossi, 1966). Based on comparisons with other available specimens in Argentinian collections and assuming that the material came from Tertiary layers, Kraglievich assigned it to a different species. Although he described the material appropriately, the morphological differences with other specimens did not seem to be conclusive and subsequent general contributions referred it to "*P. berroi*" (Kraglievich, 1931, 1932; Castellanos 1948; Mones and Francis, 1973; Mones, 1986). Rusconi (1949) cited the specimen as similar to one from the "Puelchense" (Mio-Pliocene, Buenos Aires Province, Argentina). Schmidt (2013, 2015) studied the record of the family in Argentina and, although she included the specimen of "*P. berroi*" in her work, she only acceded to Kraglievich's original draft. To date, the holotype has not been re-examined or properly studied, which we believe is necessary in the context of the diversity of the family and even more because it is a record outside of the Argentinean territory.

The aim of this work is to analyze the humerus as a postcranial element that is usually not found in association with cranial remains, and to evaluate its significance in the discrimination of genera or species within Proterotheriidae. We use, as a specific case study, the only known specimen assigned to "*P. berroi*", re-describing and re-illustrating it in a comparative framework. Qualitative and quantitative comparisons are performed and the taxonomic affinity is

discussed in the context of the Proterotheriidae. A stratigraphic profile of the recovery area of the specimen is presented and the probable stratigraphic origin of "*P. berroi*" is commented.

GEOGRAPHIC AND GEOLOGICAL CONTEXT

The Perico Flaco Creek and its tributaries (Cliffs of Perika *sensu* Darwin, 1846) extend about 15 km in SN direction until their flow into the Negro River, in the de los Claveles Hill, near the Town of Sacachispas (Darwin Town), Soriano Department, Uruguay (Fig. 1). The cliffs of the Perico Flaco Creek were visited and studied primarily by Charles Darwin during his expedition in 1833. Between 1920 and 1950, the naturalist Alejandro Berro made numerous expeditions to that area, studying its geology and collecting numerous fossils. Most of the fossils housed at Museo Paleontológico "Alejandro Berro" (Mercedes, Soriano) came from the Perico Flaco Creek and its many tributaries (Berro, 1929; Montenegro *et al.*, 2011).

The specimen herein analyzed (MPAB 1554) is labeled in the collection catalog as found in the Santa Rosa farm, in the bed of a glen. The review of this locality allowed us to corroborate that the fossil came from the bed of the de Tabárez Glen (33° 08.502' S; 57° 36.332' W), tributary of the Perico Flaco Creek (Fig. 1). The channels of these tributaries exhibit different deposits. Kraglievich (1928) showed a stratigraphic profile of one of the channels but did not indicate which one it corresponded to, and failed to relate the finding of "*P. berroi*" to that profile as well. In Kraglievich's scheme, two levels are shown: the "Araucanian loessoid Formation" and the "Upper Pampean" silt and gravel, with gravel in a greenish reddish brown matrix with freshwater mollusks (Fig. 2).

The deposits in the channel and the riverside of the de Tabárez Glen are herein reviewed (Fig. 2). The lithology comprises two levels: in the base of the channel and up to a little over 1 m above the surface of the water, there is a massive and tenacious pink reddish fine sand package with scattered but abundant intercalations of calcium carbonate in the form of crusts and nodules; it is overlain by a massive and silty argillaceous reddish-brown package, which also shows dispersed intercalations of carbonate nodules and conglomerate levels towards the top that are some centimeters-high. The contact between both levels is transitional.

The lithology of the basal level corresponds to a facies of the Fray Bentos Formation (Late Oligocene) and correlates well with the "Araucanian loessoid Formation" or the lower level of Kraglievich's profile. The described upper level unquestionably belongs to a deposit of the Dolores Formation (Late Pleistocene-Early Holocene) and resembles the upper stratum shown by Kraglievich. Due to the fact that specimen MPAB 1554 was recovered removed, the original hypothesis about its tertiary stratigraphic origin should be approached with caution. Even more, the mode of preservation (degree of consolidation and color) of specimen MPAB 1554 is similar to the typical one exhibited by fossils exhumed from sediments of the Dolores Formation of the same locality.

MATERIALS AND METHODS

The holotype and only specimen referred to "*P. berroi*" (MPAB 1554, distal portion of a humerus) was studied and compared with homologous specimens of Proterotheriidae from the main reference paleontological collections and with those referred and illustrated in the bibliography (Scott, 1910; Cifelli and Guerrero Díaz, 1989). We analyzed 23 specimens of proterotherids (all of them from Proterotheriinae), representing all known humeri of the family

due to descriptions of humerus for Anisolambdinae and Megadolodinae not being available. Almost half of those have associated cranial or dental remains possessing taxonomic determination; only five are complete (Tab. 1, Appendix). The humerus from the "Puelchense" of the Province of Buenos Aires cited by Rusconi (1949) as similar to that of "*P. berroi*" could not be located in the repository (Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Juan Cornelio Moyano", Mendoza). Cifelli and Guerrero Díaz (1989) reported a distal humerus of *Prothoatherium* (= *Lambdaconus sensu Soria, 2001*) but only presented a drawing and no measurements for it, so an accurate comparison was not possible. According to the data available in the MLP catalog, there are two other humeri referred to Proterotheriidae housed in the collection: MLP 57-X-10-113 (Proterotheriinae, La Pampa, Middle Pliocene) and MLP 55-XII-13-70 (*Thoatherium?* Santa Cruz, Santacrucian age); yet, these specimens could not be located.

A log-ratio diagram and a Principal Component Analysis (PCA) were performed as quantitative comparison methods using PAST (Hammer *et al.*, 2001). The variables used for these analyses (following Schmidt, 2013) were directly measured by the authors on the specimens, except for those that were taken from Scott (1910) for *Diadiaphorus*

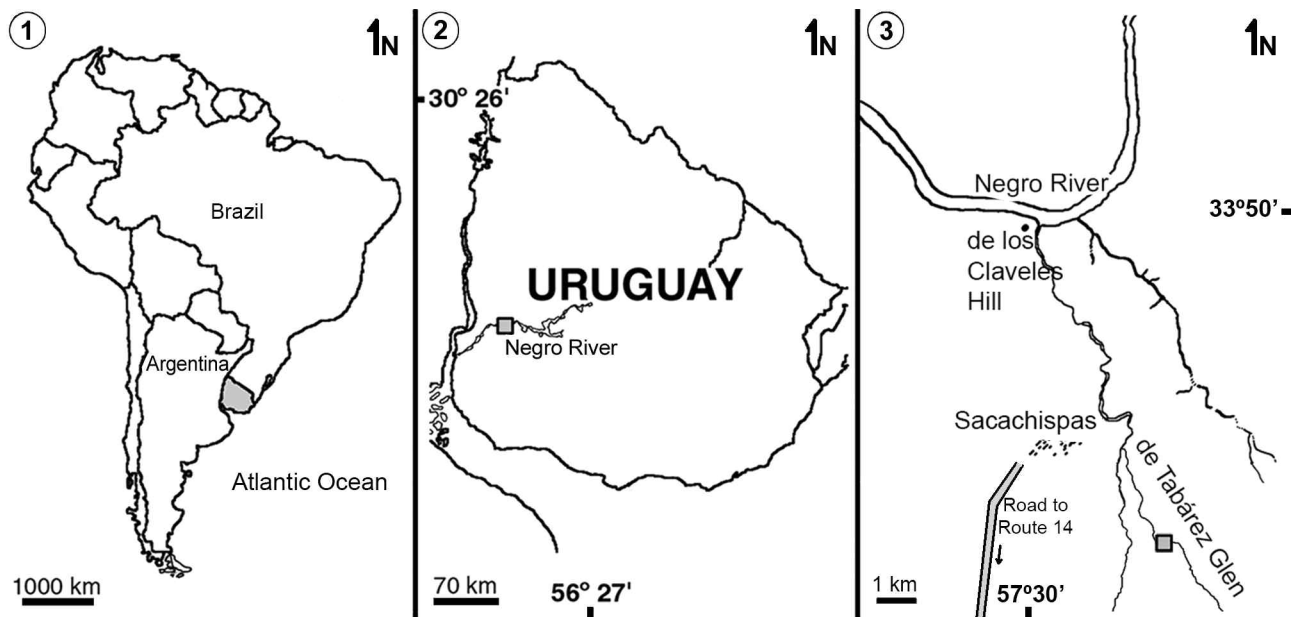


Figure 1. Map showing the location where "*Proterotherium berroi*" was found.

majusculus, *Tetramerorhinus mixtum*, and *Thoatherium minusculum*. We follow the open nomenclature (for some species of questionable validity or specimens with questionable assignment) according to Bengston (1988).

Institutional abbreviations. AMNH, American Museum of Natural History, New York; MACN-A, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Ameghino, Buenos Aires; MACN-PV, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires; MLP, Museo La Plata, La Plata; MPAB, Museo Paleontológico "Alejandro Berro", Mercedes; PM, Princeton Museum, Princeton.

Anatomical terms. *Trochlea sensu lato*, outer radial condyle + inner ulnar condyle (Romer and Parsons, 1977); **medial epicondyle**, internal (inner) distal face of the epiphysis; **lateral epicondyle**, external (outer) distal face of the epiphysis; **coronoid fossa**, depression on the anterior distal epiphysis above the trochlea; **olecranon fossa**, depression on the posterior distal epiphysis above the trochlea.

Measurement abbreviations. APDD, antero-posterior diameter of the diaphysis; APDLE, antero-posterior diameter of

the lateral epicondyle; **APDME**, antero-posterior diameter of the medial epicondyle; **AWT**, anterior width of the trochlea; **IWT**, inferior width of the trochlea; **MTW**, maximum transverse width of the distal epiphysis; **PDWSF**, proximo-distal width of the supratrochlear foramen; **PWT**, posterior width of the trochlea; **TL**, total length from the *caput* to the trochlea; **TLP**, total length preserved; **TWD**, transverse width of the diaphysis; **TWSF**, transverse width of the supratrochlear foramen.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

LITOPTERNA Ameghino, 1889

LOPHOLIPTERNA Cifelli, 1983

PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887

Cf. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921

1930 *Proterotherium berroi* Kraglievich.

Referred specimen. MPAB 1554, distal fragment of left humerus. Holotype of "*Proterotherium berroi*" Kraglievich, 1930 (Fig. 3, Tab. 1).

Locality and age. De Tabárez Glen, Soriano Department, Uruguay. ? Late Pleistocene.

Comparative morphological description. Specimen MPAB 1554 corresponds to a proterotheriid by the simple conformation of the trochlea and the presence of a thin bony sheet that partially closes the supratrochlear foramen (Scott, 1910). The preserved half-distal portion of the humerus MPAB 1554 resembles a small-medium sized proterotheriid (Tab. 1). In anterior view (Fig. 3), the trochlea is a little broken on the anterior-lateral part. It is rather symmetrical (with respect to both the transversal and the sagittal planes), with the medial and lateral ends sub-equal, and with proximal edges reaching the same height on the coronoid fossa as in the specimens MACN-PV 3673 (labeled as Proterotheriidae indet.) and MACN-PV 9532 (labeled as "*Proterotherium*"). This character differentiates MPAB 1554 from *Diadiaphorus majusculus* Ameghino, 1887, *Anisolophus floweri* (Ameghino, 1887), *Tetramerorhinus mixtum* (Ameghino, 1894), and *Eoauchenia primitiva* Ameghino, 1888 (Fig. 4, Appendix), in which the trochlea shows different degrees of asymmetry, very well. The coronoid fossa is wide and deep, and is delimited by lateral sharp edges that converge

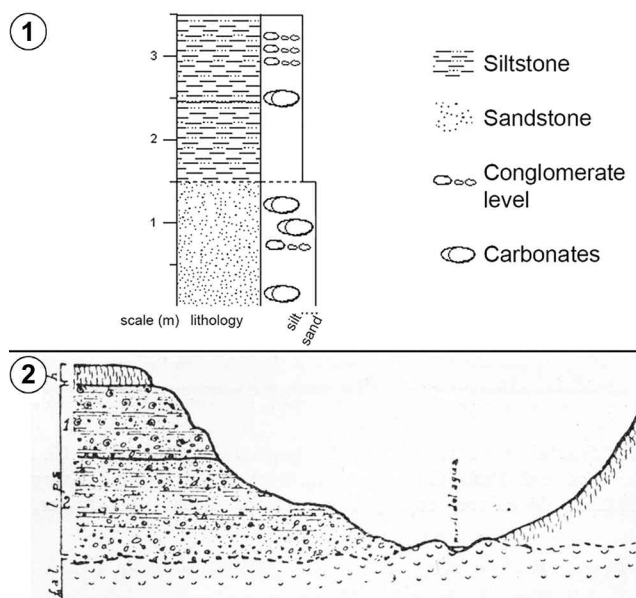


Figure 2. 1, Stratigraphic profile of the studied section in the collection area, de Tabárez Glen; 2, Stratigraphic section of a stream in approximately the same locality, taken from the original publication (Kraglievich, 1928). Abbreviations: f.a.l., Formación Araucana Loessoide; l.p.s., limo Pampeano Superior; h., humus.

TABLE 1 – Data and measurements of the studied specimens. All measurements in millimeters.

Taxon	Collection ID	TL	TLP	MTW	AWT	IWT	PWT	APDME	APDLE	TWSF	PDWSF	TWD	APWD
"Proterotherium berroi"	MPAB 1554	-	66	26.9	19.3	18.2	13.3	-	19.5	6.3	3.9	12.5	-
Eoauchenia primitiva	MLP 12-2401	-	55.9	30.1	21.7	22.5	13.9	29.3	33.3	7.2	5.4	-	-
Diadiaphorus majusculus	MACN-A 9122	-	67.9	39.3	23.4	24.2	18.4	-	27.8	12.6	8	-	-
Diadiaphorus majusculus	PM 15799	177	-	42.5	26.5	-	-	-	-	-	-	-	-
Diadiaphorus majusculus	AMNH 9270	176	-	43	27	-	-	-	-	-	-	-	-
Diadiaphorus majusculus	MACN-A 9106-17	-	43.8	37.2	24.7	24.3	14.4	-	27.4	9.9	3.6	-	-
Diadiaphorus majusculus	MACN-A 9175	-	74.4	36.6	22.6	21.6	16.1	33.1	26.3	13.5	7.6	-	-
Diadiaphorus majusculus	MACN-PV 7560	-	107.4	36.4	-	-	-	-	-	3.2	8.2	22.7	32.5
Diadiaphorus majusculus	MACN-PV 6198	-	62	52	37.2	34.5	24.7	49.2	36	-	-	-	-
Thoatherium minusculum	AMNH 15721	-	-	24	16	-	-	-	-	-	-	-	-
Thoatherium minusculum	MACN-A 9045	-	51.1	24.2	-	-	-	19.3	-	-	-	-	14.9
Tetramerorhinus mixtum	AMNH 15107	128	-	29.5	18	-	-	-	-	-	-	-	-
Tetramerorhinus mixtum	MACN-A 8970-98	168	-	31.7	17.7	17.1	16.6	27.2	23.2	9.3	4.2	14.7	21.6
Anisolophus floweri	MACN-A 9005	-	63.7	38.9	22.9	23.7	20.3	-	25.7	12.2	7.9	-	-
"Proterotherium"	MLP 68-VI-25-177	-	33.4	36.7	20.7	19.5	13.6	32.2	25.8	11.3	5.7	-	-
"Proterotherium"	MLP 68-VI-25-178	-	41.2	37.5	20.5	21	19.6	29.4	24.7	11.2	8	-	-
Proterotheriidae	MACN-PV 9532	142	-	32.6	23.7	21.8	15.8	30.2	24.6	8.8	6.4	14.6	20.7
Proterotheriidae	MACN-PV 3673	-	42.6	29.4	20.2	21	13.4	29.7	22.1	10.1	7.3	-	-
Proterotheriidae	MLP 48-XII-16-1	-	97.4	34	24.3	21	15.4	31	27.1	7.7	5	15	18.7
Proterotheriidae	MLP 55-XII-13-3	-	68	35.2	22.3	19.4	14.8	-	25.2	12.6	7.6	-	-
Proterotheriidae	MLP 55-XII-13-264	-	57.8	30.7	20.1	18.3	14	-	21	8.2	4.5	-	-
Tetramerorhinus lucarius	MACN-A 1847-50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
"Proterotherium"	MLP 41-XII-13-351	-	110	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

on the sagittal plane in a central ridge that is more or less conspicuous, like in *D. majusculus*. The supratrochlear foramen is half-closed by a well-developed screened bone, which obliterates the foramen and moves it slightly to a lateral position. This foramen is wider in its medio-distal diameter than it is in its proximo-distal length, as in almost all species except for "*Diadiaphorus robustum*" (MACN-PV 6198 and MACN-PV 7560). In posterior view, it shows a deep and distally wide olecranon fossa. The medial epicondyle is not completely preserved. The medial face is flat and practically smooth, unlike that of *Thoatherium* Ameghino, 1887 (which shows an important crest and deep scars),

while the lateral one is covered by a series of accidents and developed ridges. Referring to the distal epiphysis in general, *E. primitiva* has a lamina that obliterates the supratrochlear foramen and moves it very laterally; the trochlea is clearly asymmetric with a radial condyle delimited by sharp edges (internal and external) and a convex surface projected as wheel shape, and a great depression on its proximal-medial vertex. *E. primitiva* also has a conspicuous depression on the *capitulum* and the crests that limit the coronoid fossa do not converge on a sagittal humeral ridge (Fig. 4). As for *Thoatherium minusculum* Ameghino, 1887, the fragmentary remains show that it has a slenderer appearance, with more

asymmetric trochlea and a least laterally projected epicondyle with respect to that of MPAB 1554 (Fig. 4). The diaphysis of specimen MPAB 1554 is deeper (APDD) than wider (TWD) and it is traversed anteriorly by a subtle central humeral crest along the entire preserved length from the proximal edge of the coronoid fossa.

Quantitative comparisons. In order to complement the qualitative comparison, we performed a quantitative analysis that enabled the managing of a set of numeric variables. According to the PCA performed (Fig. 5), the two first principal components explain 86% of the variance (see Supplementary Online Information). The first component is explained by size and, according to the loading coefficients, MTW and APDME had the greatest contribution. In the second principal component, MTW is the variable with more weight, followed by APDLE. A clear differentiation of the largest taxa (*Diadiaphorus majusculus* and *Anisolophus floweri*) from a medium-sized group of taxa ("*Proterotherium*", *Tetramerorhinus*, *Eoauchenia*, Proterotheriidae indet.) and the smallest, *Thoatherium minusculum*, is evident (Fig. 4).

D. majusculus is the largest species, with individuals not interpreted, in this diagram, as outliers but as large-sized due to sexual dimorphism (see Discussion). According to this analysis, specimen MPAB 1554 falls in the size range of *Thoatherium* and *Eoauchenia* but separates very well in the second component as MPAB 1554 appears at the opposite quadrant of *Eoauchenia* and *Thoatherium*. These metrical differences are consistent with the different morphologies that were observed (see above).

The log-ratio diagram (Fig. 6) compares the most complete specimens of interest with respect to the reference specimen *Tetramerorhinus mixtum* (MACN-A 8970–98). The diagram shows that specimen MPAB 1554 is the smallest in the comparative set of specimens (the small *Thoatherium minusculum* is too incomplete to be included in the analysis). More precisely, MPAB 1554 is the smallest in all the analyzed dimensions, except for PWT. The characters APDLE and PWT are noteworthy. Regarding APDLE, MPAB 1554 and MACN-PV 3673 are the only specimens with a size smaller than that of the reference specimen, as opposed to



Figure 3. Holotype of "*Proterotherium berroi*", MPAB 1554. 1, anterior view; 2, medial view; 3, distal view; 4, lateral view; 5, posterior view. Scale bar= 1 cm.

Eoachenia primitiva, which has the largest APDLE. Regarding PWT, MPAB 1554 is one of the largest (along with MACN-PV 9532) specimens, even more than the largest species, *Diadiaphorus majusculus*. MPAB 1554 also shares the proportion of the trochlea (AWT/IWT) with MACN-PV 9532: the anterior diameter is greater than the inferior one while, in the other specimens, the IWT is greater than the AWT (Fig. 6).

Remarks. According to these comparative analyses, the holotype of “*P. berroi*” does not show a morphological pattern that allows its assignment to *Diadiaphorus*, *Anisolophus*, *Tetramerorhinus*, *Eoachenia*, or *Thoatherium*. Instead, MPAB 1554 has clear morphological and metric similarities (although it is a little smaller) with specimens MACN-PV 9532

(“*Proterotherium*”) and MACN-PV 3673 (Proterotheriidae), especially in the symmetrical form and the transverse diameters (anterior, posterior and inferior) of the trochlea (Figs. 4, 5 and 6). Moreover, it shares the well-marked lateral expansion of the lateral epicondyle with MACN-PV 9532 and, with MACN-PV 3673, the coronoid fossa distally wide and very deep. However, we do not know what species these two specimens correspond to because they do not have dental remains that enable such determination. If humeri similar to those of MACN-PV 9532 and MACN-PV 3673 were eventually found in association with cranial material, it could turn out that they correspond to variants of some of the already known species.

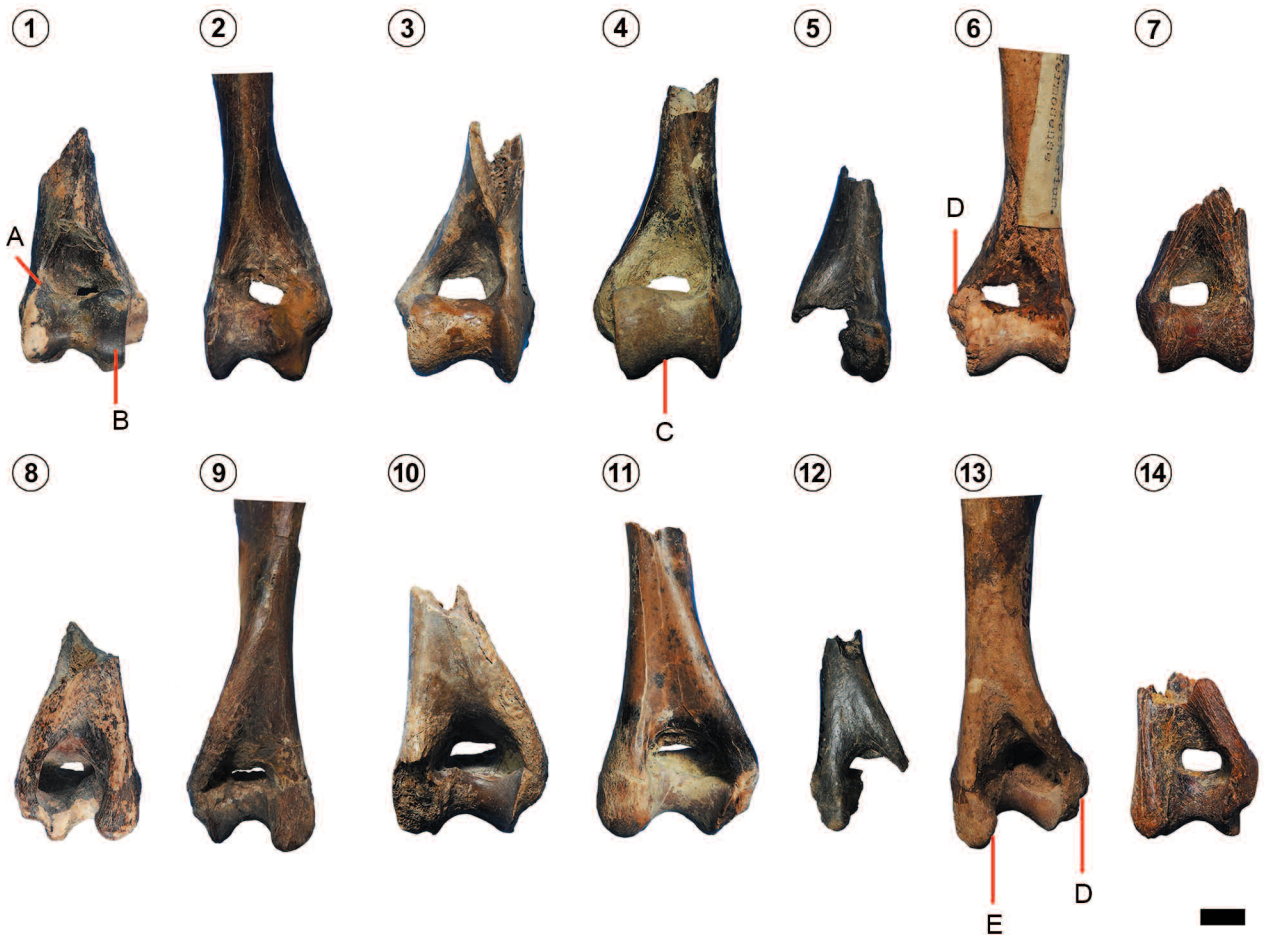


Figure 4. Best preserved humeri of Proterotheriidae in anterior (1–7) and posterior (8–14) views. 1, 8, *Eoachenia primitiva* MLP 12-2401; 2, 9, *Tetramerorhinus mixtum* MACN-A 8970-98; 3, 10, *Anisolophus floweri* MACN-A 9005; 4, 11, *Diadiaphorus majusculus* MACN 9175; 5, 12, *Thoatherium minusculum* MACN-A 9045; 6, 13, Proterotheriidae indet. MACN-PV 9532; 7, 14, Proterotheriidae indet. MACN-PV 3673. A, depression on the proximal-medial vertex of the trochlea; B, wheel-shaped radial condyle; C, very asymmetric trochlea; D, greatly projected lateral epicondyle; E, medial epicondyle projected towards the sagittal plane. Images of specimens depicted in 2, 6, 9 and 13 were cut only for illustration purposes. Scale bar= 1cm.

Specimen MPAB 1554 does not resemble the humeri of the known species; yet, a more precise determination is not possible due to the currently available sample. Besides, our specimen differs from the comparative set of taxa by a series of exclusive characters: more graceful appearance with a narrower diaphysis and a proportionally wider epiphysis; a greatly projected lateral epicondyle and a smaller thickness of this epicondyle.

DISCUSSION

Soria (2001) and Schmidt (2013) pointed out that there are no significant intergeneric variations of the Proterotheriidae humeri, so a precise taxonomic determination is not possible without the existence of associated dentition and/or cranial remains. This study has allowed us to establish that, although there are some morphological differences in the distal epiphysis of the humeri of Proterotheriidae, they can be mostly considered as gradual changes in characters with continuous variation and not linked to any particular taxonomic entity. It is not possible, with a few exceptions, to discretize characters whose indefectible presence enables the determination of the species to which it would correspond. We ratify that a reliable systematic determination is only possible (at least in most cases) if it is based on cranial or dental remains. Paradoxically, this was not the case of *Eoauchenia primitiva*: the holotype of *E. primitiva* (MLP 12-2401) includes a few elements of the post-

cranium (astragalus, metatarsal and phalanges of digit III, proximal of ulna and radius, and distal portion of humerus). According to Soria (2001), the association of a skull (MACN-A 8004) with a metatarsal III identical to the metatarsal III of the holotype allowed Ameghino to attribute that skull to *E. primitiva*. Soria endorsed Ameghino's action although, as in the case of the humeri, the morphological variability of metatarsal III does not suffice for a specific determination. Besides, Soria (2001) assigned a part of lot MLP 48-XII-16-1 (only metatarsal II, III and IV, and phalanges) to *E. primitiva* although no indication was provided as to the characters on which such assignation was based. Lot MLP 48-XII-16-1, reviewed in this work, contains remains of more than one individual (3 femurs, 4 tibias, tarsals, metatarsals, phalanges, and a distal end of a humerus). Although we consider Soria's attribution risky, it is surprising that he did not refer the humerus from the lot to *E. primitiva*, as it is identical (in morphology and dimensions) to that of the holotype MLP 12-2401. Both specimens show a very deep olecranon fossa, an asymmetric trochlea with a wheel-shaped radial condyle and the presence of very marked veneers at the *capitulum* level. Therefore, *E. primitiva* is the only case in which the determination, although later supported by cranial material, was based on a humerus.

Recognizing that the few morphological differences in the distal epiphysis of the humerus are not enough to assure a generic or specific determination, the assignment of specimens MACN-PV 9532, MLP 68-VI-25-177, MLP 68-VI-25-178, and MLP 41-XII-13-351 to *Proterotherium* (according to the record cards of the collections) is not valid; neither are "*Diadiaphorus robustum*" (MACN-PV 7560 and MACN-PV 6198, Soria 2001, p. 121) and *Tetramerorhinus lucarius* (MACN-A 1847-50, Soria, 2001, p. 42).

This work has allowed us to corroborate that the differences in the size of the humeri are certainly considerable and could be used (and has been used) as a criterion for discriminating *Diadiaphorus* and *Anisolophus* from the remaining genera due to their great size. However, size should be taken with caution given that any individual variation could lead to an erroneous classification of the specimen. Soria (2001) referred MACN-PV 6198 and MACN-PV 7560 to "*Diadiaphorus robustum*" Ameghino, 1894 based on their large size. We believe that this is a *lapsus* since Soria con-

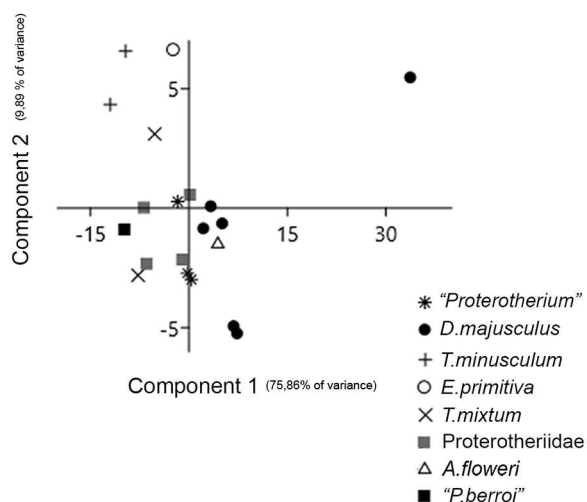


Figure 5. Biplot of the two first components of the principal components analysis (PCA). Data from table 1.

sidered "*D. robustum*" an invalid taxon and a junior synonym of *D. majusculus* in the same contribution, and indicated that size differences can be interpreted as possible sexual dimorphism. Sexual dimorphism based on different sizes has already been suggested for other species of Proterotheriinae (Schmidt, 2015).

Another character, in addition to size, considered by Soria for discriminating species is the tendency of the supratrochlear foramen to close by a bone sheet, which closes completely in "*D. robustum*", and just a little in *Eoauchenia primitiva* and *Epitherium laternarium* (Soria, 2001, p.121). This last mention is erroneous since no humerus is known for *E. laternarium*. The examination of the studied sample of humeri allows us to propose that this character is very variable and therefore lacks diagnostic value.

Specimen MACN-PV 9532 has a slightly laterally inclined trochlea (as Schmidt, 2013 pointed out) and the most distal end of the medial epicondyle projected towards the sagittal plane, both of which are features that could be

evaluated in terms of their taxonomic value. Besides, the depression on the proximal medial vertex of the trochlea and the conspicuous radial condyle has been seen only in *Eoauchenia primitiva*. These two characters seem to be useful to characterize this taxon, in the understanding that they represent (unlike other characters in other genera) conspicuous and discrete morphological features that are only observable in this species.

Regarding the case of "*Proterotherium berroi*", although Kraglievich (1930) gave an adequate description of the material, no elements clearly enough differentiating this supposed new species from the known ones were offered. Differences were only established concerning the dimensions of the epicondyle and the trochlea. Kraglievich emphasized the lack of proximal limitation of the olecranon fossa, which indicates that it is rare in litopterns and exclusive of "*Proterotherium*". Therefore, he assigned the specimen to this genus based on this character and indicated that it should be one of the smallest species of the genus,

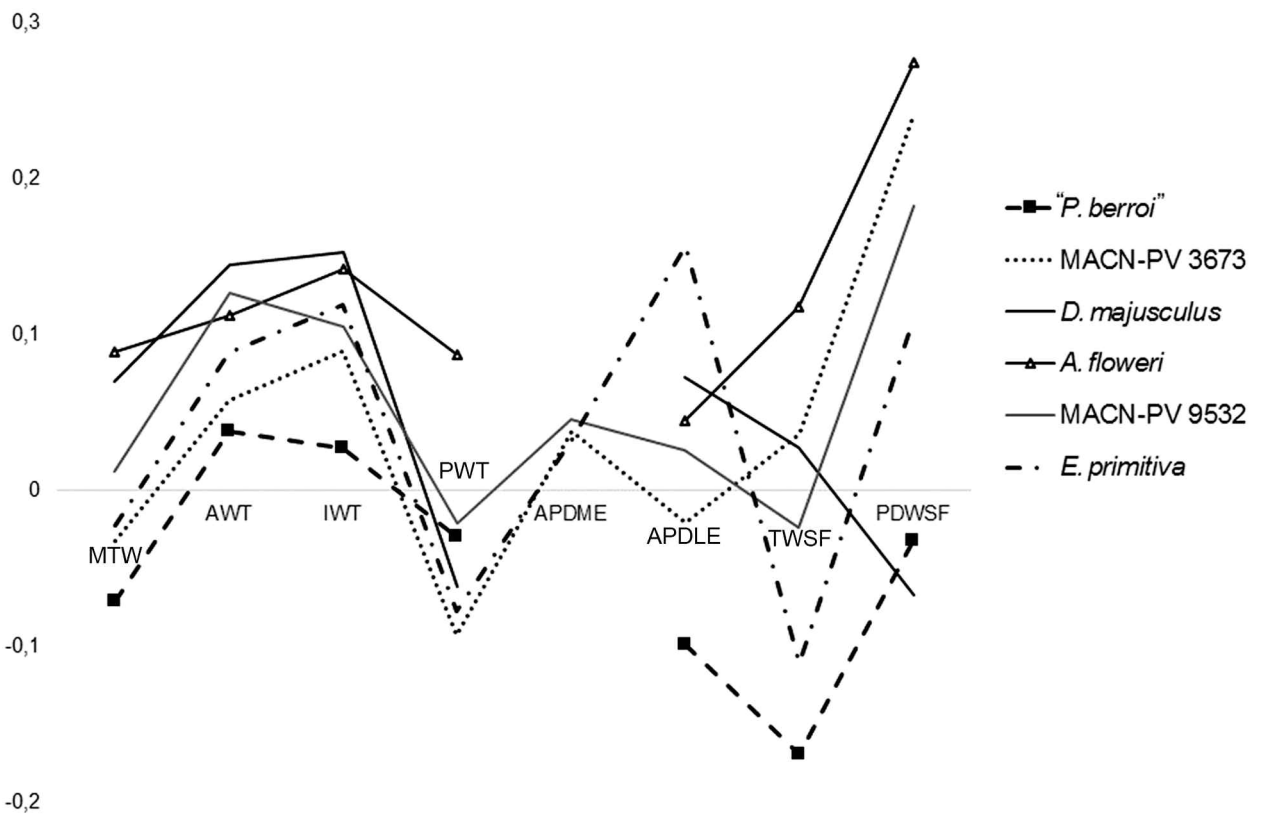


Figure 6. Log-ratio diagram based on the most complete humeri that were analyzed. Reference specimen: *Tetramerorhinus mixtum* (MACN-A 8970-98). Data from table 1.

with a size comparable to that of "*P. dodgei*" (in Scott 1910) although there are some metrical differences. This comparison was based only on published drawings and measures. Soria (2001) assigned the material, originally referred to "*P. dodgei*" by Scott, to *Tetramerorhinus mixtum*. Delupi de Bianchini and Bianchini (1971), Soria (2001) and Schmidt (2013) agreed that the genus *Proterotherium* includes the single species *P. cervioides*, known only by scarce dental remains yet no humerus.

The comparison of MPAB 1554 with similar ones allowed us to discern that it is neither attributable to the largest species of the family, *Diadiaphorus majusculus*, nor is it to *Anisolophus floweri*, *Tetramerorhinus mixtum*, *Eoauchenia primitiva* or *Thoatherium minusculum*. At least in most of them, the differences are qualitative variants linked to size and their slenderer or more robust configuration. Furthermore, it shows greater morphological and metric affinity with specimens MACN-PV 9532 and MACN-PV 3673, both of which were referred to an indeterminate Proterotheriidae. Moreover, our specimen differs from the rest with which it was compared by a series of exclusive stages of continuous characters that were commented in the comparative description (see above). This unique combination of characters (features shared with a few specimens and others that are exclusive), along with the assumption that the specimen comes from Pleistocene layers, suggests that MPAB 1554 could probably belong to *Neolicaphrium recens*. *N. recens* is the only proterotheriid known from the Quaternary and already previously recorded in Uruguay (Ubilla et al., 2011; 2017).

CONCLUDING REMARKS

1. There are subtle morphological differences in the distal epiphysis of the humeri of Proterotheriidae corresponding to gradual changes in characters with continuous variation and not linked to any particular taxonomic entity.

2. An accurate systematic determination is only possible if it is based on cranial or dental remains. For that reason, the assignment of specimens MACN-PV 9532, MLP 68-VI-25-177, MLP 68-VI-25-178, and MLP 41-XII-13-351 ("*Proterotherium*"), and MACN-PV 7560, MACN-PV 6198 ("*Diadiaphorus robustum*"), and MACN-A 1847-50 ("*Tetramerorhinus lucarius*") should be discarded.

3. An exception is *Eoauchenia primitiva*, which present

putative diagnostic characters in the humerus.

4. We consider "*P. berro*" a probable synonym of *Neolicaphrium recens* after taking into account its morphological peculiarities and its probable relation with Pleistocene beds. The recovery of new specimens, with humerus and dentition in association, is necessary to confirm or reject this hypothesis.

5. The size *per se* does not allow a specific assignment. It discriminates the largest taxa *Diadiaphorus* and *Anisolophus* from medium and small sized ones, and sexual dimorphism should be considered.

ACKNOWLEDGMENTS

A. Arcaus, A. Kramarz, and M. Reguero allowed us to access the collections. P. Toriño, J. Frogoni, and L. Cruz provided bibliography and valuable complementary information. J. Arabeity kindly allowed us to access the outcrop within his property. A. Batista and A. Manzuetti helped with fieldwork. We thank the two anonymous reviewers that substantially improved this manuscript with their comments. This is a contribution to the PhD Project of one of the authors (AC). This work was supported by Comisión Académica de Posgrado (CAP, grants 2014, 2017) and Comisión Sectorial de Investigación Científica (Ubilla C211 348, Perea C229-348).

REFERENCES

- Ameghino, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la Formación patagónica recogidos por el Prof. Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 101–116.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia Austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo La Plata* 1: 1–26.
- Ameghino, F. 1888. *Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno superior de Monte-Hermoso, hasta ahora conocidas*. P.E. Coni, Buenos Aires, 21 p.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–1027.
- Ameghino, F. 1894. Ennumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259–445.
- Bengston, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology* 31: 223–227.
- Berro, A.C. 1929. *Catálogo de cuatro pequeñas colecciones paleontológicas del Uruguay (Formación Pampeana)*. Marzoa & Cia., Mercedes, 12 p.
- Castellanos, A. 1948. Sedimentos neógenos del SW del Uruguay (nota preliminar). *Publicaciones Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales Aplicadas a la Industria* 34: 1–35.
- Cifelli, R.L. 1983. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Liptopterna (Mammalia). *American Museum Novitates* 2772: 1–49.
- Cifelli, R.L., and Guerrero Díaz, J. 1989. New remains of *Prothoatherium colombianus* (Liptopterna, Mammalia) from the Miocene of Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 222–231.
- Cifelli, R.L., and Villarreal, C. 1997. Paleobiology and affinities of *Megadolodus*. In: R. Kay, R.H., Madden, R.L. Cifelli, and J.J. Flynn

- (Eds.), *Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington and Londres, p. 265–288.
- Darwin, C. 1846. *Geological observations on South America. Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836*. Smith, Elder and Co., London, p. i–vii, 1–279.
- Delupi de Bianchini, L.H., and Bianchini, J.J. 1971. Revisión de los Proterotheriinae (Mammalia, Litopterna) del Mesopotamiense. *Ameghiniana* 8: 1–24.
- Freguelli, J. 1921. Sobre un proterotérico del Pampeano superior de Córdoba, *Neolicaphrium recens*, nov. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 7: 7–23.
- Goso, H., and Bossi, J. 1966. Cenozoico. In: J. Bossi (Ed.), *Geología del Uruguay*. Universidad de la República, Montevideo, p. 259–301.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- 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. 1930. Hallazgo de un proterotérico en la República Oriental del Uruguay (*Proterotherium berroi* n. sp.). *Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología* 4: 197–203.
- Kraglievich, L. 1931. El despertar de los estudios paleontológicos en la República del Uruguay. *Archivos de la Sociedad de Biología de Montevideo* 3: 32–39.
- Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Anales Museo Historia Natural* 2: 257–321.
- Mones, A. 1986. *Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur Parte I. Lista Preliminar y Bibliografía*, Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 82, Frankfurt, 625 p.
- Mones, A., and Francis, J.C. 1973. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay II, Mammalia. *Comunicaciones paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 4: 39–96.
- Montenegro, F., Roland, G., García, G., Rinderknecht, A., Ubilla, D., Lecuona, G., and Jones, W. 2011. Los vertebrados fósiles del Arroyo Perico Flaco, Pleistoceno-Holoceno del Departamento de Soriano, Uruguay. *Ameghiniana* 48: R184.
- Romer, A.S., and Parsons, T. 1977. *The Vertebrate Body*. W.B. Saunders Company. Philadelphia, London, Toronto, 624 p.
- Rusconi, C. 1949. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno Medio) segunda parte. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 36: 100–242.
- 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*, tomo I. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 335 p. Unpublished.].
- Schmidt, G.I. 2015. Actualización sistemática y filogenia de los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Revista de la Sociedad Brasileira de Paleontologia* 18: 521–546.
- 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.
- Soria, M. 2001. Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1–167.
- Ubilla, M., Perea, D., Bond, M., and Rinderknecht, A. 2011. The first cranial remains of the Pleistocene proterotheriid *Neolicaphrium* Freguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 193–201.
- Ubilla, M., Rinderknecht, A., Corona, A., and Perea, D. 2017. Mammals in last 30 to 7 ka interval (Late Pleistocene–Early Holocene) in southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): last occurrences, climate, and biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*. DOI: 10.1007/s10914-017-9380-2.
- Villafañe, A.L., Ortiz-Jaureguizar, E., and Bond, M. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos* 62: 155–166.

doi: 10.5710/AMGH.10.12.2017.3148

Submitted: August 23rd, 2017Accepted: December 10th, 2017Published online: December 19th, 2017

APPENDIX. Complementary information of the studied specimens. Provenance data according to the collections cards or specimens labels.

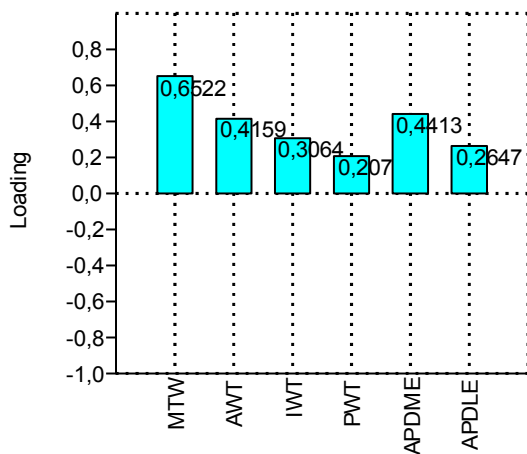
<i>Taxon</i>	<i>Collection ID</i>	<i>skull/dentition/comments</i>	<i>Provenance</i>
"Proterotherium berroi"	MPAB 1554	no	de Tabárez Glen, Soriano, removed
Eoauchenia primitiva	MLP 12-2401	no	Monte Hermoso, Buenos Aires, Montehermosan
Diadiaphorus majusculus	MACN-A 9122	yes	La Cueva, Santa Cruz, Santacruccian
Diadiaphorus majusculus	PM 15799	yes	Santa Cruz
Diadiaphorus majusculus	AMNH 9270	yes	Santa Cruz
Diadiaphorus majusculus	MACN-A 9106-17	yes	La Cueva, Santa Cruz, Santacruccian
Diadiaphorus majusculus	MACN-A 9175	yes	-
Diadiaphorus majusculus	MACN-PV 7560	no	Monte Hermoso, Buenos Aires, Araucanian Formation
Diadiaphorus majusculus	MACN-PV 6198	no	Monte Hermoso, Buenos Aires, Araucanian Formation
Thoatherium minusculum	AMNH 15721	yes	Santa Cruz
Thoatherium minusculum	MACN-A 9045	yes	La Cueva, Santa Cruz, Santacruccian
Tetramerorhinus mixtum	AMNH 15107	yes	Pueyrredon Lake, Santa Cruz
Tetramerorhinus mixtum	MACN-A 8970-98	yes	Corpen Aike, Santa Cruz, Santacruccian
Anisolophus floweri	MACN-A 9005	yes	Yegua Quemada, Santa Cruz
"Proterotherium"	MLP 68-VI-25-177	no	Santa Cruz, Santacruccian
"Proterotherium"	MLP 68-VI-25-178	no	Santa Cruz, Santacruccian
<i>Proterotheriidae</i>	MACN-PV 9532	no	Monte Hermoso, Buenos Aires, Montehermosan
<i>Proterotheriidae</i>	MACN-PV 3673	no	Paraná River, Entre Ríos, Entrerriana Formation
<i>Proterotheriidae</i>	MLP 48-XII-16-1	no	Monte Hermoso, Buenos Aires
<i>Proterotheriidae</i>	MLP 55-XII-13-3	no	Monte León, Santa Cruz, Santacruccian
<i>Proterotheriidae</i>	MLP 55-XII-13-264	no	Monte León, Santa Cruz, Santacruccian
Tetramerorhinus lucarius	MACN-A 1847-50	no, fragmentary	-
"Proterotherium"	MLP 41-XII-13-351	no, poorly preserved	Paraná River, Entre Ríos

SUPPLEMENTARY MATERIAL: PCA eigenvalues, % of variance, loadings and PC scores.

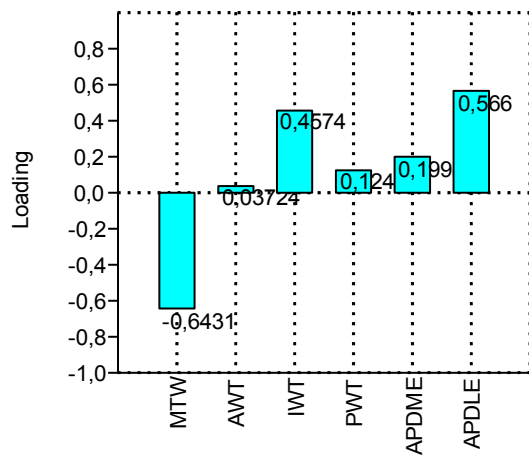
PC	Eigenvalue	% variance
1	95.5001	75.864
2	12.4487	9.889
3	9.46318	7.5174
4	4.18427	3.3239
5	3.54575	2.8167
6	0.741968	0.58941

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5	Axis 6
MTW	0.6522	-0.6431	0.154	0.1055	-0.2984	-0.1928
AWT	0.4159	0.03724	0.3191	-0.5047	0.5825	0.3601
IWT	0.3064	0.4574	0.1152	0.1475	0.2873	-0.7612
PWT	0.2073	0.1249	0.09168	0.8299	0.2489	0.427
APDME	0.4413	0.1998	-0.8573	-0.1052	-0.03294	0.1351
APDLE	0.2647	0.566	0.3433	-0.112	-0.6528	0.2305

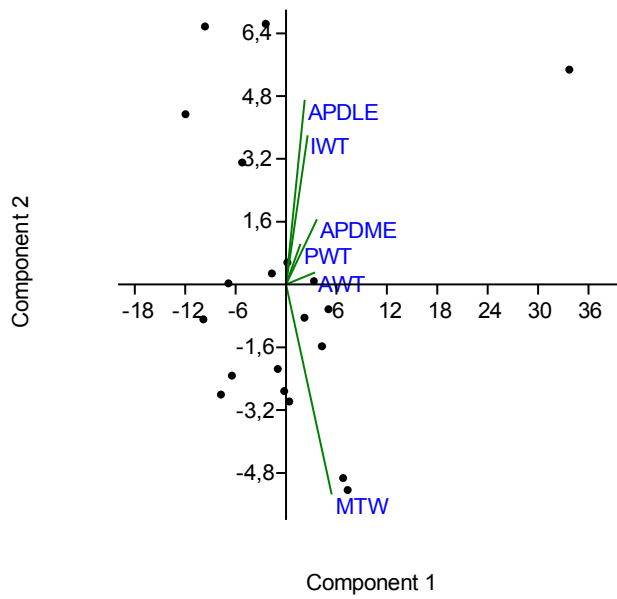
PC 1 (75.864% variance)



PC 2 (9.889% variance)



Loadings biplot



CAPÍTULO 4

PALEOECOLOGÍA I:

HÁBITOS ALIMENTICIOS INFERIDOS A PARTIR DEL MICRODESGASTE DENTARIO

El microdesgaste dentario (*dental microwear*) es la abrasión de la superficie dentaria producida durante la masticación por los distintos ítems alimentarios en momentos previos a la muerte del animal (días o incluso horas) (Teaford & Oyen, 1989; Fortelius & Solounias, 2000; Solounias & Semprebon, 2002; Merceron et al., 2004a,b; 2005a,b; 2007). Las características de esta abrasión generalmente se visualizan como *pits* (hoyos), *scratches* (estriás) y *gouges* (hoyos profundos) (Townsend & Croft, 2008).

El microdesgaste es un *proxy* muy utilizado para inferir paleodietas (Gordon 1982, 1984, 1988). Lo interesante y a la vez complejo de su uso, es que desde su surgimiento y, sobre todo en los últimos 15 o 20 años, han proliferado las técnicas específicas para la obtención y el análisis de los datos. A su vez, cada técnica tiene varios factores que la controlan: la posición del diente en la serie dentaria, el tipo de faceta de desgaste, la amplificación, las características del instrumental (SEM, lupa), el grado de alteración (en el caso de los fósiles), entre otros. Por lo tanto, es necesario conocer estos factores para poder minimizar su efecto y así lograr reconstrucciones fidedignas de los hábitos alimentarios.

En el contexto de esta tesis, fue necesario primero adquirir un conocimiento cabal de la metodología y las distintas variantes de análisis, para luego poder definir con cuál de ellas tendríamos mayor chance de éxito. Así, se tuvieron en cuenta nuestras circunstancias particulares, como la inversión logística y económica, el número de especímenes viables con que se contaba, la información asociada a éstos (abundante y de fuentes independientes: isótopos, fauna acompañante, contexto geológico), para delimitar el trabajo. Con base en lo anterior, se realizó el análisis del patrón de microdesgaste dentario en la especie cuaternaria *Neolicaphrium recens*. Con esto se logró cumplir con dos objetivos fundamentales: el adiestramiento metodológico y la obtención de datos de la dieta del taxón considerado.

4.1 Antecedentes y fundamentación

Entre los primeros estudios de microdesgaste se destaca el de Walker et al. (1978), quienes intentaron correlacionar el patrón de abrasión con los tipos de dieta en especies de Hyracoidea y otros grupos de mamíferos actuales, para luego establecer hipótesis acerca de la dieta de los fósiles. En este trabajo pionero se estudiaron especies con hábitos alimentarios conocidos fielmente por observación directa, se utilizaron especímenes salvajes de tamaño corporal y aparatos masticatorios similares y que coexistían en la misma área (para evitar diferencias debidas a variaciones locales). Se incluyó también una identificación y conteo de especies vegetales del área de estudio, así como índices de diversidad y abundancia. Walker et al. (1978) encontraron una alta densidad de estrías en organismos pastadores y una baja densidad en ramoneadores (siendo incluso cuantificada: 300 y 5 estrías/mm², respectivamente) y tras hallar esta correlación, esta herramienta se transformó en uno de los *proxies* más usados para inferir dietas en mamíferos fósiles. Este estudio también mostró que las señales de microdesgaste pueden cambiar estacionalmente, como consecuencia de los cambios estacionales de la vegetación.

El análisis del patrón de microdesgaste consiste en la observación, identificación y conteo (directamente sobre la pieza dentaria en estudio o sobre una micrografía —o imagen 2D) de marcas (particularmente hoyos y estrías). Esto requiere de cierto entrenamiento por parte del observador, como así también de criterios claros y estandarizados, como la delimitación de la superficie donde se realizará el conteo y la definición que permitirá discriminar las distintas señales. Una vez obtenido el número de cada una de las marcas y algunas dimensiones, se evalúa si los datos tienen soporte estadístico para así poder asignar casos o grupos a categorías dietarias o preferencias alimentarias.

Típicamente, en herbívoros, una alta proporción de estrías sobre hoyos indica el consumo de alimentos con un mayor contenido de sílice (pastadores o *grazers*); las estrías son producidas por el alto contenido de silicofitolitos presente en las paredes de las gramíneas, principal fuente de alimento de los pastadores, *sensu* Solounias & Semprebon (2002). No solo el consumo de gramíneas puede provocar estrías, sino también la ingesta de pequeñas partículas de detritos que se incorporan con el alimento, sobre todo si el consumo se realiza cerca del suelo (Damuth & Janis, 2011). Por el contrario, una mayor frecuencia de hoyos indica el consumo de alimentos más frágiles o quebradizos y el procesamiento potencial de semillas y/o carozos (ramoneadores o *browsers*). A diferencia de las monocotiledóneas (gramíneas), las

dicotiledóneas tienen pocos silicofitolitos, por lo cual los ramoneadores poseen proporcionalmente pocas estrías.

Más allá de la dicotomía pastador/ramoneador, el micro-desgaste dental ha sido utilizado para detectar preferencias de alimentación más sutiles. Por ejemplo, los ramoneadores cuyas dietas contienen una gran cantidad de frutos y semillas (ramoneadores “frugívoros”) tienen más estrías que los ramoneadores tradicionales que se alimentan principalmente, o en su totalidad, de hojas (Solounias & Semprebon, 2002; Merceron et al., 2007). Además, tanto pastadores como ramoneadores pueden mostrar una distribución bimodal de las variables de microdesgaste, producto del cambio de un modo de alimentación a otro en respuesta a cambios estacionales de la vegetación (Solounias & Semprebon, 2002). Así definidas, las categorías dietarias de los herbívoros determinan un “triángulo trófico” como resultado del ploteo del número de hoyos y estrías en un espacio bidimensional (Figura 4.1).

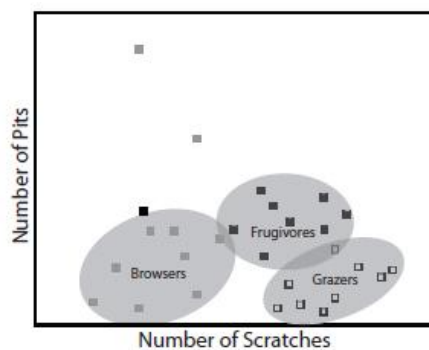


Figura 4.1. “Triángulo trófico” que resulta de plotear el número de estrías (x) versus el número de hoyos (y). Las áreas sombreadas son las categorías dietarias. Tomado de Muhlbachler et al. (2012).

4.2 Breve revisión de métodos

Como se comentó más arriba, fue necesario para este trabajo conocer las distintas variantes metodológicas que han proliferado en las últimas décadas. Estas variantes son a veces sutiles y tienen que ver más que nada con el instrumento (lupa binocular o microscopio electrónico de barrido -SEM) y el grado de amplificación (30X, 35X, 100X, 500X), lo que implica un compromiso entre la escala a la que se desea trabajar, la superficie a abarcar y las características que se pretenden relevar. Además, recientemente comenzó a desarrollarse el análisis en tres dimensiones y a través de software específicos. Esta diversidad metodológica (ver Ungar et al., 2008; Green & Croft, 2018) justifica su revisión (Tabla 4.1) para evaluar

cuál/cuáles se ajusta/n mejor tanto a los objetivos de esta tesis como a los especímenes de los que se parte. En función de esto, se desarrollan más profundamente algunos.

La tabla 4.1 solo reúne los principales antecedentes ya que esta es una línea que muestra un importante crecimiento, desarrollándose rápida y eficazmente en la actualidad. Si se quisiera profundizar, basta con realizar una rápida búsqueda en *Scopus* con las palabras clave “microwear” y “ungulates”, para obtener decenas de resultados, solo de los últimos años (Ver Apéndice: A2).

Los primeros estudios de microdesgaste, meramente descriptivos, realizados en primates, hyracoideos y marsupiales (Walker et al., 1978; Ryan, 1979a,b; Covert & Kay, 1981; Gordon, 1982) permitieron obtener imágenes de gran aumento (de 100X a 5000X) y excelente definición. No obstante, el método tenía la limitante de ser muy costoso y en algunos casos se trabajó directamente sobre los ejemplares originales, lo cual no es muy recomendable. En general, en ungulados se utiliza para los análisis el segundo molar, por tener un grado de desgaste intermedio entre el primero y el tercero. El paracono del M2 y el protocónido del m2 presentan un patrón similar de microdesgaste y oclusionan en determinada fase de la masticación, por lo que pueden usarse incluso combinados en una única muestra (Gordon, 1982).

Una innovación interesante fue la introducida por Teaford & Oyen (1989), quienes estudiaron el patrón de microdesgaste *in vivo* e *in vitro* en varios primates y demostraron que tras 72 horas ocurre un reemplazo total de las marcas iniciales de microdesgaste por nuevas marcas. Además, en aquellos animales cuyas dietas son más blandas, la tasa de reemplazo de las marcas es más baja que la de aquellos con dietas duras. Por lo tanto, dado que la tasa de recambio de las señales de abrasión es del orden de días, el patrón de microdesgaste solo nos brinda información acerca de los alimentos ingeridos unos días antes de la muerte del organismo.

Solounias & Moelleken (1992) analizan un gran número de especímenes y relevan 17 variables de microdesgaste. Llegan a la conclusión de que el número de estrías es mejor para discriminar ramoneadores de pastadores y que los primeros, además del mayor número de hoyos que de estrías, registran *cross scratches* (estrías transversales al movimiento predominante de la mandíbula durante la masticación). En este trabajo, se plantea también la importancia de tener un N suficiente para arribar a conclusiones certeras, esto es, al menos 5 individuos de cada especie. Una vez más, ratifican lo planteado por Teaford & Oyen (1989) acerca de la

*Los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución estratigráfica y paleoecología*

ocurrencia de recambios de marcas de microdesgaste, incluso de una ingesta a la siguiente, en cuestión de horas.

Solounias & Hayek (1993) comparan 3 posibles métodos para encarar el análisis de microdesgaste. Método 1: si la relación largo/ancho de la marca es menor que 4, se clasifica como un hoyo, de lo contrario es una estría; esta definición ya había sido usada previamente por varios investigadores. Método 2: en lugar de solo 2 marcas, se definen 5: *pit*, *tiny scratch*, *small scratch*, *scratch* and *gouge*. El tercer método no divide las marcas *a priori* según algún criterio, sino que solo toma en cuenta sus largos, anchos y la relación entre ambas dimensiones. Los autores logran diferenciar bien pastadores y ramoneadores por cualquiera de estos métodos.

Tras varios otros estudios de por medio, todos ellos utilizando SEM, Solounias & Semprebon (2002) desarrollaron un nuevo método (de baja amplificación, 35X) que permite utilizar una lupa binocular para hacer los conteos. Esto significó una verdadera revolución, ya que esta metodología es mucho más accesible desde el punto de vista de los costos y del tiempo que insume, lo que redundó en un incremento del número potencial de especímenes a analizar. Además de las clásicas variables analizadas (número de hoyos y estrías), introdujeron cuatro variables cualitativas: *scratch texture*, *cross scratches*, *large pits*, and *gouges* para obtener subdivisiones más sutiles dentro de las categorías dietarias clásicas. Todo el procedimiento se realiza sobre moldes de resina de alta fidelidad, perpetuando así los materiales originales.

Tras esta iniciativa, Merceron et al. (2004a, b; 2005a) impulsaron una nueva variante en lo que tiene que ver con la amplificación de la imagen (estandarizada a 30X), con toma de fotografías (a través de una cámara conectada a la lupa) que luego se amplifican en la computadora hasta 120 veces. Esto permitió respaldar la información del microdesgaste a través de las imágenes, a las que se podía recurrir siempre que fuera necesario. Se estandarizó también una superficie para el conteo de las marcas de 0,09 mm² (un cuadrado de 300 micras de lado). Esta delimitación no es tan arbitraria, ya que esta superficie siempre es más pequeña que la más pequeña de las facetas dentales del unglado de menor tamaño. En cuanto a la definición de las marcas, es estrictamente métrica: si la relación entre los diámetros menor/mayor es mayor a ¼ es un hoyo y si es menor es una estría. Si el diámetro de un hoyo es mayor a 15 micras se trata de un *large pit*, y si el ancho de una estría es mayor a 15 micras es una *wide scratch*. Merceron et al. se basan en el trabajo de Solounias & Semprebon (2002) y mantienen los rangos de estrías de estos para determinar las categorías alimentarias, a pesar de que los

*Los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución estratigráfica y paleoecología*

métodos de cuantificación y los aumentos son diferentes. Por este mecanismo se generó una extensa base de datos, cuyos autores afirman puede ser usada en estudios futuros.

Tabla 4.1. Resumen de los análisis de microdesgaste más relevantes realizados en ungulados. Se muestran los distintos taxa, métodos utilizados y principales resultados.

Autor	Grupo taxonóm.	N	Pieza dentaria	Técnica	Obs.	Resultados
Walker et al. 1978	Hyracoidea Perissodactyla Artiodactyla Primates	42	M1, M2	Metalizado y observación en SEM, bajo y gran aumento	Determinación, conteo y análisis de vegetación, variación estacional	Correlación entre dieta observada y patrón de desgaste
Taylor & Hanman 1987	Viverridae	32	P4, metacono	Réplicas en epoxy, metalizado y observación en SEM		Patrón de surcos (ingesta de vertebrados) y hoyos (ingesta de insectos)
Solounias et al. 1988	<i>Giraffa</i> , <i>Gazella</i> , <i>Connochaetes</i> <i>Samotherium</i>	22 40 26 19	M2, paracono	Réplicas en epoxy, metalizado y observación en SEM a 500X	Análisis de la forma (shape) de la premaxila	Aumento de microdesgaste de formas ramoneadoras a pastadoras
Solounias & Moelleken 1992	Ruminantia	313	M2, paracono	Réplicas en epoxy, metalizado y observación en SEM a 500X	17 variables de microdesgaste	Número de estrías discrimina mejor que número de hoyos, estrías cruzadas en ramoneadores
Solounias & Moelleken 1993	Ruminantia	393	M2, paracono	Réplicas en epoxy, metalizado y observación en SEM a 500X	Análisis de la forma (shape) de la premaxila	Resultados "contradictorios" MW/shape, escalas temporales diferentes
Solounias & Hayek 1993	Ruminantia	245	M2, paracono	Réplicas en epoxy, metalizado y observación en SEM a 500X	3 métodos: dicotómico, politómico y continuo	Ramoneadores y pastadores se separan bien por cualquiera de los métodos
Solounias & Semperebon 2002	Artiodactyla Perissodactyla	809	M2, paracono	Réplicas en epoxy y observación en lupa binocular a 35X	Réplicas metalizadas de trabajos previos fueron reexaminadas en lupa a 35X	Ramoneadores mayor % hoyos, pastadores mayor % estrías; 5 cat. dietarias

*Los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución estratigráfica y paleoecología*

Merceron et al. 2004	Ungulados	252	M2, paracono; m2 protocónido	Réplicas en epoxy y observación en lupa binocular a 30X, micrografías	Amplificación de micrografías hasta 120 veces en PC. Cuantificación a través de software Optimas	Ramoneadores mayor % de hoyos, pastadores mayor % estrías
Semprebon et al. 2004	Ungulados primates act. primates fós.	544 440 130	M2, paracono; m2 protocónido	Réplicas en epoxy y observación en lupa binocular a 35X	Réplicas metalizadas de trabajos previos fueron reexaminadas en lupa a 35X	Bajo error intra e inter observadores; altamente replicable
Billet et al. 2009	Notoungulata (Bolivia)	36	M2, m2	Réplicas en epoxy y observación en lupa binocular a 30X, micrografías	Amplificación de micrografías hasta 120 veces en PC. Cuantificación a través de software Optimas	Patrón de estrías similar a especies pastadoras actuales

Semprebon et al. (2004) sostienen que es posible (con respaldo estadístico robusto) la reproducción del método de identificación y conteo de las marcas de microdesgaste a bajo aumento (35X). Esto implica tanto la reproducción seriada por parte de un único investigador, como también los trabajos desarrollados por varios investigadores independientes.

En los últimos años, comenzó a proliferar una nueva forma de obtener los datos, a través de los métodos de análisis de la textura del microdesgaste (DMTA) y de análisis fractal escala sensible (SSFA) (Calandra & Merceron, 2016 y referencias allí citadas), que fue posible gracias al desarrollo de sistemas de adquisición y procesamiento de imágenes 3D. Esta técnica permite la cuantificación automática del microdesgaste, a través del análisis de la textura de toda la superficie de interés. La principal ventaja de este método es que es automático, analizándose el grado de anisotropía y complejidad de la faceta, tratada como una unidad y no como la sumatoria de hoyos y estrías aislados. Por lo tanto, no es propenso a los errores que pueda cometer el observador durante la identificación y el conteo de marcas. No obstante, una de las desventajas es que no puede aplicarse en ejemplares que muestren indicios de alteración tafonómica, o que hayan sido parcialmente cubiertos de sedimento o tratados con lacas o consolidantes durante su preparación (Calandra & Merceron, 2016).

4.3 El problema de los fósiles

Una de las primeras cuestiones que deben ser tenidas en cuenta previamente al análisis, es la forma en que los diversos procesos tafonómicos (abrasión, meteorización y exposición a medios ácidos), pueden afectar a la dentición y, por lo tanto, interferir con las señales de microdesgaste y su interpretación.

King et al. (1999) experimentó sometiendo molares humanos a diferentes condiciones que simulaban diferentes procesos *post mortem*. Encontró que, tras el contacto con ácido clorhídrico, la mayoría de las señales de microdesgaste desaparecían. Toda la superficie de esmalte aparecía obliterada de forma homogénea. Con el ácido cítrico, las marcas más ligeras de microdesgaste también desaparecían y la superficie toda se mostraba obliterada también, pero las marcas más fuertes continuaban permaneciendo aun después de una exposición prolongada al ácido. El efecto de un agente alcalino, no afecta la superficie del esmalte, más aun, permite reconocer mejor las marcas ya que se ven más definidas. El sometimiento de los materiales a granos de tamaño grueso (\geq arena gruesa), no mostró cambios en la superficie dentaria, ni afectó las señales de microdesgaste. En cambio, se produjeron alteraciones cuando los dientes se sometieron a abrasión por arena media, lo que generaba una superficie obliterada, un patrón homogéneo de pequeños *pits* de tamaño de hasta 5 micras (muy pequeños). La superficie dental aparecía abradida, sin señales de pulimiento.

En suma, existen diversos factores que pueden afectar la preservación de las marcas de microdesgaste, pero este hecho puede salvarse rápidamente con una simple observación previa de los materiales bajo lupa. Esto permite detectar estas alteraciones en el esmalte previo al moldeado y, eventualmente, descartar los especímenes problemáticos.

4.4 Incertidumbre asociada al método

Los procedimientos semiautomáticos arriba descritos para contar y medir rasgos de desgaste, se acompañan de errores inevitables intra e interobservador. Éstos dependerán de muchos factores, entre los que pueden listarse: errores propios de los equipos (Lupa, SEM, cámara); el solapamiento de las señales de microdesgaste; presencia de arena o polvo exógeno que influyen sobre el microdesgaste; abrasión y erosión postmortem; problemas en los métodos de limpieza y moldeado del material; el conocimiento de la biología del ejemplar (que podría llevar a sesgar los datos); la experiencia y la fatiga del investigador durante el análisis; y las

condiciones del contexto de la observación (habitación, iluminación, temperatura, tranquilidad, etc.) (Galbany et al., 2005).

Existen varios trabajos que buscan cuantificar el error, sobre todo para evaluar si los métodos pueden replicarse por investigadores independientes y luego ser comparables o intercambiables. Los resultados son diametralmente opuestos: Semprebon et al. (2004) garantizan que, siguiendo estrictamente el protocolo, el error interobservador es bajo y el método es confiable y reproducible. Mihlbachler et al. (2012) comprobaron que la experticia del observador es muy importante y sugieren que cada grupo de investigación genere y maneje sus propias bases de datos.

No se desarrollará extensamente aquí este aspecto, dado que el N que manejamos en nuestro caso de estudio es demasiado bajo y, por lo tanto, no tenemos forma de testear si las diferencias observadas entre agrupaciones de individuos son estadísticamente significativas. Por esto, tampoco es demasiado confiable la incorporación de nuestros resultados a una base de datos de microdesgaste preexistente para plotear su posición en el “triángulo trófico” (Figura 4.1) y evaluar así su cercanía o semejanza (ecológica o funcional) con otras especies. En este trabajo solo podemos manejar un número o proporción de hoyos y estrías simplemente de modo indicativo. De todas formas, en nuestro caso, se controlaron muchas fuentes de error ya que todo el procedimiento (limpieza, moldeado, observación, fotografiado y análisis) fue realizado por un único investigador (AC). Todos estos aspectos se discuten en profundidad en el artículo adjunto (Corona et al., 2019).

4.5 Caso de estudio: *Neolicaphrium recens*

En esta tesis se sigue la metodología descrita por Merceron et al. (2004; 2005) y Semprebon (2004). Los detalles de esta y las particularidades de este caso, están especificadas en el artículo adjunto (Corona et al., 2019). Los ejemplares utilizados corresponden a 7 especímenes adultos de *Neolicaphrium recens* provenientes de colecciones de Uruguay y Argentina. Ya se comentaron las razones que motivan el uso del taxón.

Los resultados obtenidos fueron promisorios y se puede ver en el artículo una extensa y crítica discusión, considerando variaciones individuales, factores locales y procesos ecológicos a mayor escala.

4.6 Referencias

- Billet, G., Blondel, C. & Muizon, C., 2009. Dental microwear analysis of notoungulates (Mammalia) from Salla (Late Oligocene, Bolivia) and discussion on their precocious hypsodonty. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274:114-124.
- Calandra, I. & Merceron, G., 2016. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal review*: 46:215-228.
- Covert, H.H. & Kay, R.F., 1981. Dental Microwear and Diet: Implications for Determining the Feeding Behaviors of Extinct Primates, With a Comment on the Dietary Pattern of *Sivapithecus*. *American Journal of physical anthropology* 55:331-336.
- Damuth J. & Janis, C.M., 2011. On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals and its utility in palaeoecology. *Biological reviews* 86:733-758.
- Fortelius, M., & Solounias, N., 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing diets. *American Museum Novitates* 3301:1-36.
- Galbany J., Martínez L.M., López-Amor H.M., Espurz, V., Hiraldo, O., Romero, J., & Pérez-Pérez, A., 2005. Error rates in buccal-dental microwear quantification using scanning electron microscopy. *Scanning* 27:23-29.
- Gordon, K.D., 1982. A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis. *American journal of physical anthropology* 59:195-215.
- Gordon, K.D., 1984. The assessment of jaw movement direction from dental microwear. *American journal of physical anthropology* 63:77-84.
- Gordon, K.D., 1988. A review of methodology and quantification in dental microwear analysis. *Scanning microscopy* 2:1139-1147.
- Green, J. & Croft, D., 2018. Using Dental Mesowear and Microwear for Dietary Inference: a Review of Current Techniques and Applications. En: Croft, D. et al. (eds.). *Methods in Paleocology: Reconstructing Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, https://doi.org/10.1007/978-3-319-94265-0_5. Springer, 53-73.
- King, T., Andrews, P. & Boz, B., 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 108: 359-373.

*Los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución estratigráfica y paleoecología*

- Merceron, G., Blondel, C., Brunet, M., Sen, S., Solounias, N., Viriot, L. & Heintz, E., 2004a. The late Miocene palaeoenvironment of Afghanistan as inferred from dental micro-wear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207:143-163.
- Merceron, G., Viriot, L. & Blondel, C., 2004b. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Chizé (western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Research* 53:125-132.
- Merceron, G., Blondel, C., Bonis, L. de, Koufos, G.D. & Viriot, L., 2005a. A new method of dental micro-wear analysis: application to extant Primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaios* 20:551-561.
- Merceron, G., Bonis, L. de, Viriot, L., & Blondel, C., 2005b. Dental micro-wear of fossil bovids from Northern Greece: palaeoenvironmental conditions in the Eastern Mediterranean during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217:173-185.
- Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L. & Kaiser, T.M., 2007. Palaeoenvironment of *Dryopithecus branchoi* at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *Journal of Human Evolution* 53:331-349.
- Mihlbachler M.C., Beatty B.L., Caldera-Siu A., Chan D., & Lee, R., 2012. Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy. *Paleontología Electrónica* 15:12A, 22pp.
- Ryan, A., 1979a. Wear Striation Direction on Primate Teeth: A Scanning Electron Microscope Examination. *American journal of physical anthropology* 50:155-168.
- Ryan, A., 1979b. A Preliminary Scanning Electron Microscope Examination of Wear Striation Direction on Primate Teeth. *Journal of dental research* 58:525-530.
- Semprebon G.M., Godfrey L.R., Solounias N., Sutherland M.R., & Jungers W.L., 2004. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of human evolution* 47:115-144.
- Solounias, M., Teaford, M. & Walker, A., 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14:287-300.
- Solounias, N. & Moelleken, S., 1992. Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12:113-121.
- Solounias, N. & Hayek, L.A., 1993. New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology* 229:421-445.

*Los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución stratigráfica y paleoecología*

- Solounias, N. & Moelleken, S.M.C., 1993. Dietary adaptation of some extinct ruminants determined by premaxillary shape. *Journal of mammalogy* 74:1059-1071.
- Solounias N. & Semprebon, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366:1-49.
- Taylor, M. & Hannam, A., 1987. Tooth microwear and diet in the African Viverridae. *Canadian Journal of Zoology* 65:1696-1702.
- Teaford, M.F. & Oyen, O.J., 1989. In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of physical anthropology* 80:447-460.
- Townsend, K.E. & Croft, D., 2008. Diets of notoungulates from the Santa Cruz Formation, Argentina: new evidence from enamel microwear. *Journal of vertebrate paleontology* 28:217-230.
- Ungar, P.S., Scott, R.S., Scott, J.R. & Teaford, M., 2008. Dental microwear analysis: historical perspectives and new approaches. En: Irish, J.D. & Nelson, G.C (eds.). *Technique and application in dental anthropology*. Cambridge University Press. 389-425.
- Walker A., Hoeck H.N. & Pérez, L., 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201:908-910.

New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Proterotheriidae)

***Andrea Corona¹, Martín Ubilla¹, Daniel Perea¹**

¹ *Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay.*

acorona@fcien.edu.uy; martinubilla@gmail.com; perea@fcien.edu.uy

* *Corresponding author: acorona@fcien.edu.uy*

ABSTRACT. *Neolicaphrium recens* is the only survivor proterotherid in the Quaternary of South America, of which few fossil records from Argentina, Uruguay and probably Brazil are known. In this paper we describe new cranial remains with teeth series of *N. recens* from Artigas Department, Uruguay (Sopas Formation, Late Pleistocene), and previously published remains were reinterpreted and assigned to *N. recens*. We performed a dental microwear study of the seven most complete adult specimens from Argentina and Uruguay. The dental facets of interest were molded with silicone dental impression; the moulds were filled with epoxy resin and observed in a stereomicroscope. The paracone of M2 and the protoconid of m2 were photographed and the images digitally processed and studied. The results showed a high relative percentage of pits (scars of soft plants) on scratches (grooved pattern caused by silicophytoliths of grasses), indicating that the analyzed specimens were browsers, and their diet probably included fleshy leaves, buds and stems of trees and shrubs. These new data are consistent with previous results of carbon and oxygen isotopes studies and with inferences based on the associated fauna of *N. recens* in Uruguay, indicating for the Sopas Formation open to semi open grassland with forested areas, resembling a savanna. This study suggests some woodland environments for all the range of geographical distribution of the taxon.

Keywords: Feeding ecology, Paleoenvironment, Microwear, Quaternary, Sopas Formation, Uruguay.

RESUMEN. Nuevos registros y reconstrucción de dieta a través de análisis del microdesgaste dentario de *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Proterotheriidae). *Neolicaphrium recens* es el único proterotérido registrado en el Cuaternario de Sudamérica, del cual se conocen pocos ejemplares de Argentina, Uruguay y probablemente Brasil. En este trabajo se describen nuevos restos craneales con dentición de *N. recens* proveniente del departamento de Artigas, Uruguay (Formación Sopas, Pleistoceno Tardío), y restos fósiles previamente publicados fueron reinterpretados y asignados a *N. recens*. Se realizó un estudio del patrón de microdesgaste dentario de los siete especímenes adultos más completos de Argentina y Uruguay. Las facetas de interés se moldearon con silicona para impresión dental; los moldes se rellenaron con resina epoxi y se observaron en estereomicroscopio. El paracono de M2 y el protocónido de m2 fueron fotografiados y las imágenes estudiadas digitalmente. Los resultados mostraron un mayor porcentaje relativo de hoyos (cicatrices de vegetales blandos) sobre estrías (patrón de surcos causado por silicofitolitos de gramíneas), lo que indica que los ejemplares analizados fueron ramoneadores y su dieta probablemente incluyó hojas carnosas, yemas y tallos de árboles y arbustos. Estos nuevos datos son consistentes con los resultados previos de estudios de isótopos de carbono y oxígeno y con inferencias basadas en la fauna asociada a *N. recens* en Uruguay, indicando para la Formación Sopas, pastizales abiertos a semiabiertos, con áreas forestadas, semejante a una sabana. Este estudio permite sugerir ambientes con áreas boscosas para todo el rango de distribución geográfica del taxón.

Palabras clave: Ecología alimentaria, Paleambiente, Microdesgaste, Cuaternario, Formación Sopas, Uruguay.

1. Introduction

The Litopterna Ameghino, 1889 is one of the native mammalian groups of South America with a wide distribution limited to this continent. They are diverse ungulates that appear in the Early Paleocene, showing a great diversification until the Pliocene when they dramatically decline. They got extinct during the Late Pleistocene/Early Holocene (Prado *et al.*, 2015). The Protheroheriidae is the most diverse family of litopterns, represented by small to medium size cursorial ungulates, with a “horse-like” tendency to the monodactyly - long metapod III, digits II and IV reduced and digit I and V lost. Despite the fact that Frenguelli (1921) described *Neolicaphrium recens* found in Pleistocene sediments from Argentina, at that time this family was believed extinct in the Pliocene. New findings in Uruguay (Perea *et al.*, 1995) suggested the presence of *Neolicaphrium recens* in the Quaternary, later confirmed by more collected and reviewed material from north center Argentina, northern Uruguay and probably in southern Brazil (Tauber, 2000; Bond *et al.*, 2001; Scherer *et al.*, 2009; Vezzosi *et al.*, 2009; Ubilla *et al.*, 2011; Luna *et al.*, 2015; Schmidt *et al.*, 2016; Vezzosi, 2016; Gaudioso *et al.*, 2017).

Fossils attributed to *N. recens* are scarce and fragmented and most of them correspond to mandible remains. Ubilla *et al.* (2011) described the first cranial remains for the taxon, making progress in the cranial anatomy and expanding the diagnosis. Despite this, the knowledge of its paleobiology is poor. Indirect evidence from the faunal associations that *N. recens* integrated in Uruguay, indicate that the species was restricted to relative humid and forested environments linked to climatic conditions related to the Marine Isotopic Stage 3 (MIS-3, Late Pleistocene) (Ubilla *et al.*, 2016). In this context, the tooth microwear pattern in *N. recens* provides the first and novel information in paleoenvironmental interpretations in Pleistocene endemic ungulates.

The aim of this study is to describe a new specimen of *N. recens*, improving the knowledge of this protheroherids. Furthermore, we analyze the dental microwear pattern of *N. recens* in order to recognize its dietary preferences. We analyze the congruence with results of previous carbon and oxygen isotopic studies (Morosi and Ubilla, 2017), but expanding the sample and with a greater coverage of the known geographical distribution for the taxon.

2. Geographical and geological settings

Neolicaphrium recens have been recorded for the first time in Córdoba Province, Argentina (Frenguelli, 1921), although the finding of this protheroherid in Quaternary deposits, which was believed extinct in the Pliocene, was not accepted definitely until the current century (Bond *et al.*, 2001). Álvarez (1974) found a mandibular remain that is certainly similar to the specimen described by Frenguelli, which came from Pleistocene beds of the Toropí Creek, Corrientes Province, but she interpreted this fossil as removed within those deposits. Tauber (2000) described carpal and metacarpal bones of *N. recens* from Pleistocene deposits of Córdoba and Vezzosi *et al.* (2009) indicated evidence of an immature specimen of *N. recens* in Santa Fe Province (Tezanos Pinto Formation, Late Pleistocene-Early Holocene). Later, Luna *et al.* (2015) communicated the finding of dental remains in Córdoba but, unfortunately, there is no precise stratigraphic provenance. Schmidt *et al.* (2016) shown new materials from Pleistocene deposits of Córdoba, including postcranial remains, and Gaudioso *et al.* (2017) present the first record for Santiago del Estero Province, from layers of the same age. In southern Brazil (Rio Grande do Sul State) there are some postcranial materials from Pleistocene deposits that probably correspond to *N. recens*, although more findings are necessary to confirm this hypothesis (Scherer *et al.*, 2009).

The specimens from Uruguay (Bond *et al.*, 2001; Ubilla *et al.*, 2011; and the new material here described) have been found in Late Pleistocene sediments of the Sopas Formation (Anton, 1975) (Fig. 1). In recent years, the knowledge of the fossil content of this lithostratigraphic unit has been increased, as well as the mammal associations, and its value as biostratigraphic, paleoecological and paleoenvironmental source of information. The Sopas Formation crops out in northern Uruguay (Artigas, Salto, Tacuarembó, Paysandú and Río Negro Departments) alongside creeks and rivers (Ubilla *et al.*, 2004). The deposits includes medium to coarse-grained sandy and conglomerate basal levels belonging to fluvial facies overlaid by mudstones and siltstones linked to floodplains and paleosoils. An update of the fossiliferous content of the Sopas Formation and the numerical ages obtained until now, linked to the stratigraphic columns of main localities, can be found in Ubilla and Martínez

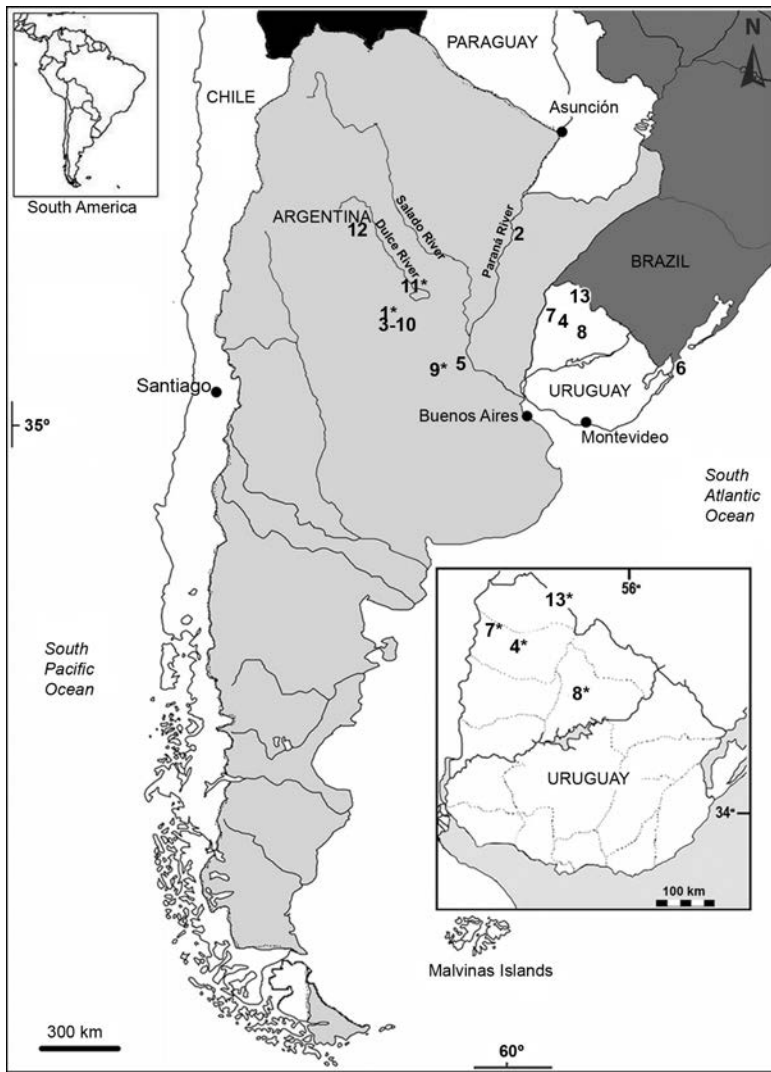


FIG. 1. Geographic provenance of *Neolicaphrium recens* in chronological order of publication date. The remains here described are included. **1:** Córdoba City; **2:** Toropí Creek, Corrientes, **3:** Corralito, Córdoba; **4:** Sopas Creek, Salto; **5:** Mugueta Village, Santa Fe; **6:** Santa Vitoria do Palmar, Río Grande do Sul; **7:** Arapey Grande River, Salto; **8:** Malo Creek, Tacuarembó; **9:** Coronda River, Santa Fe; **10:** Corralito, Córdoba; **11:** Mar Chiquita, Córdoba; **12:** Dulce River, Santiago del Estero; **13:** Cuareim River, Artigas. The asterisk indicates the specimens used for this work. The square box represents a zoom, where the Uruguayan specimens used in this analysis are indicated.

(2016) and Ubilla *et al.* (2016). The figure 2 shows a detail of the stratigraphic section from where the new *Neolicaphrium recens* material described in this work comes from. In summary, *Neolicaphrium recens* exhibit a distribution pattern in the Argentinian center-northern and northern Mesopotamia, northern Uruguayan and southern Brazilian Pampean area during the Pleistocene *sensu lato*.

3. Materials and methods

3.1. Theoretical framework

The microwear of tooth enamel is the abrasion produced during the mastication by the different food items, generating wear surfaces (Teaford and Oyen, 1989; Solounias and Semprebon, 2002).

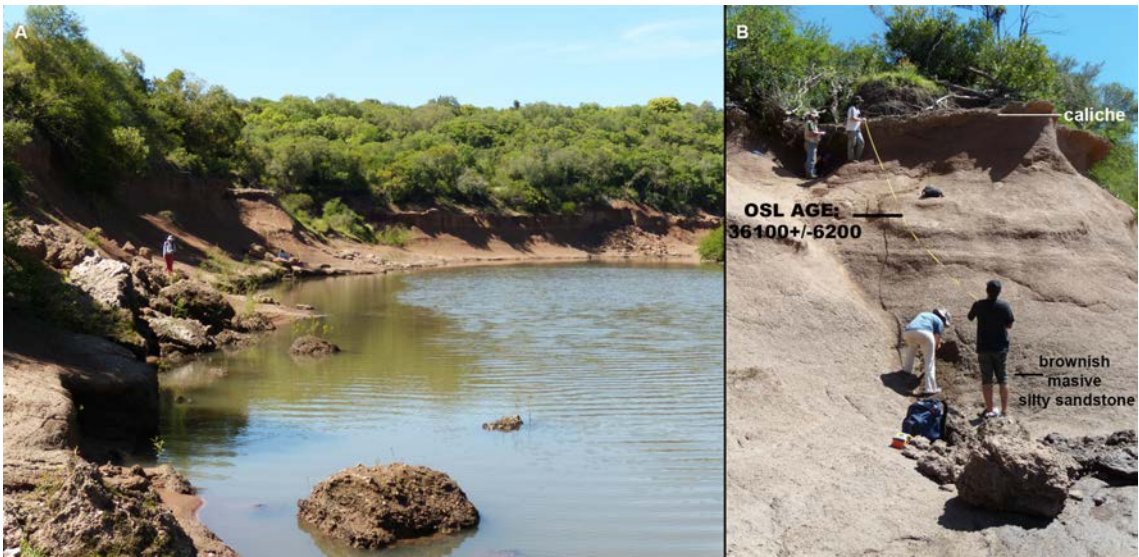


FIG. 2. A. Panoramic view of one of the outcrops of the Sopas Formation on the Cuareim River (Artigas Department, Uruguay); B. Detail of the stratigraphic section from where the new *N. recens* material described in this work comes from. OSL AGE in years (Optically Stimulate Luminescence Age) from Ubilla *et al.* (2016).

The microwear analysis consists in the observation and direct counting on the dental surface or a 2D image obtained by scanning electron microscope (SEM) or stereomicroscope, of scars (typically pits and scratches). In herbivores, a high proportion of scratches on pits indicate the consumption of foods with higher content of silica or sand. These scars are caused by the high content of silicophytoliths presents in the walls of grasses, which are the main source of food for grazers (Solounias and Moelleken, 1993; Solounias and Semperebon, 2002). On the other side, a higher frequency of pits on scratches indicates more fragile or delicate food consumption and potential seeds, which characterizes a browser diet. Unlike processing monocotyledons (grass), dicots have few silicophytoliths, whereby the browsers have proportionally few striations. The mixed-feeder regimen displays an intermediate pattern between these two extremes. It is important to point out that since the turnover rate of the abrasion scars is of few days or even daily, the microwear pattern gives us information about food eaten only a few days or hours before the death of the organism (Teaford and Oyen, 1989). A briefly background on microwear studies and the justification in this framework can be seen in the Appendix.

3.2. Studied materials

The studied remains correspond to seven adult specimens, all of them with accurate stratigraphic origin and housed at institutional collections of Uruguay and Argentina: Colección Paleontológica de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (FC-DPV); Museo de Arqueología y Ciencias Naturales de Salto (MACN-S); Museo Histórico Departamental de Artigas (MHD-P); Museo La Plata (MLP); Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-PV) and Museo de Ciencias Naturales de la Región de Ansenusa “Aníbal Montes”, Miramar (MAMM-PV).

FC-DPV 776, right and left partial dentary; Sopas Creek, Salto, OSL ages: $43,500 \pm 3,600$ and $30,600 \pm 5,400$ yrs (Ubilla *et al.*, 2016); described by Bond *et al.* (2001).

MACN-S 92, partial skull; Arapey Grande River, Salto. Late Pleistocene. See complete description in Ubilla *et al.* (2011).

FC-DPV 749, M2-M3; Malo Creek, Tacuarembó, range ^{14}C cal ages: 33,560-39,900 yrs (Ubilla *et al.*, 2016). See Ubilla *et al.* (2011).

MHD-P 509 (new specimen here described, Fig. 3) right and left partial upper dental series and basal



FIG. 3. *Neolicaphrium recens* from Cuareim River, Artigas, Uruguay (MHD-P 509). Lateral view of right and left side and detail of row teeth in occlusal view. **A**: Infraorbital foramen at P4 level; **B**: Developed anterolingual cingulae; **C**: Cementum in lateral walls and central valleys; **D**: Metaconule reduced. Scale bar 3 centimeters.

portion of zygomatic; Cuareim River, Artigas, OSL age: $36,100 \pm 6,200$ yrs (Ubilla *et al.*, 2016).

MAMM-PV 098, isolated right m2; Mar Chiquita Lagoon, Córdoba. Late Pleistocene. Described by Schmidt *et al.* (2016).

MACN-PV 16603b, isolated right M3; Coronda River, Sante Fé. Late Middle to Late Pleistocene (Iriondo and Kröhling, 2009; Vezzosi *et al.*, in press). Described by Ubilla *et al.* (2011) as M1-2? of *Neolicaphrium* sp., designed here as *N. recens*.

MLP 34-V-22-12, holotype of *N. recens*, partial left dentary with p3-m3; Cuarto River, Altos de San Vicente, Córdoba. Middle to Late Pleistocene. See Frenguelli (1921).

3.3. Methodology

In this work, we follow the methodology described by Merceron *et al.* (2004a, 2005). The fossils of *Neolicaphrium* removed from original stratigraphic position, very fragmented, or immature individuals were not considered. Before beginning the preparation of the dental pieces, it was verified that they did not suffer any type of diagenetic alteration (King *et al.*, 1999), fact that was discarded and allowed to continue without affecting the sample size. The analysis was performed on the second molars (Appendix, Fig. 1), except for one specimen (MACN-PV 16603b) for

which we use M3, with the aim of increase the number of studied specimens. For detailed procedures see the Appendix. To avoid errors all the protocol (identification, counting and treatment of images) was carried out by a single operator (AC). The following microwear variables were recorded: total number of scratches, total number of pits, large pits and gouges per 0.09 mm^2 . We distinguished pit as a scar that have a maximum/minimum diameter ratio less than four. More elongate features were considered scratches (Gordon, 1982; Merceron *et al.*, 2004a; Mihlbachler *et al.*, 2012). Large pits are deeper than pits, less refractive (always dark), with irregular outlines. Gouges are big scars, with irregular edges, deeper and larger than large pits (Solounias and Semperebon, 2002).

4. Systematic paleontology

Order Litopterna Ameghino, 1889

Family Protheroheriidae Ameghino, 1887

***Neolicaphrium* Frenguelli, 1921**

Type Species: *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921

***Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921**

Figure 3, Table 1, Appendix Fig. 2.

Referred specimens. MHD-P 509, a partial right and left cheek dentition (P4-M3) with the jugal portion

TABLE 1. DENTAL MEASUREMENTS OF THE SPECIMEN MHD-P 509.

MHD-P 509 right side	P4-M3	P4	M1	M2	M3
length	43.9	10.8	10.1	12.9	9.8
width		13.7	14.8	15.5	13.4
MHD-P 509 left side	P4-M3	P4	M1	M2	M3
length	45	10.8	9.7	12.2	12
width		13.7	14.5	16.3	14.6

All measurements in millimeters.

of the zygomatic arch and a little part of the lacrimal bone preserved (Fig. 3, table 1). MACN-PV 16603b, isolated right M3 with scarce wear (M1-2? *sensu* Ubilla *et al.*, 2011) (Appendix Fig. 2).

Locality and age. MHD-P 509: Cuareim River (30°30'44.95"S; 56°20'32.33"W), Artigas, Uruguay, Sopas Formation, Late Pleistocene. MACN-PV 16603b: Coronda River, Bajo Hondo, Santa Fe, Argentina, late Middle to Late Pleistocene (*sensu* Vezzosi, 2016).

4.1. Description

The teeth of MHD-P 509 are similar in form and size to those described by Ubilla *et al.* (2011). The series P4-M3 is 45 mm in length, with all teeth wider than length. The anterior lingual cingulum is developed in P4-M3 and filled with cementum. P4 and M1 have the highest degree of wearing, being the cusps rounded to blunt in shape. The inner cementum is lost and the dentine is exposed. M1-M3 show variable development of the paracone and metacone folds. M2 is the largest tooth, subquadrangular, with rounded to sharp cusps. The cementum is coating the molars externally, especially M2 and M3 still preserving the inner cementum. In these teeth, the paracone and metacone are the most developed cusps, the *postcingulum* is sharp and the hypocone is especially reduced in M3. As in the specimen MACN-S 92 the M1-M3 metaconules are reduced as a slight crest. The quantitative comparison of MHD-P 509 with the specimens MACN-S 92 and FC-DPV 749 show that they are closely similar, being the M1 and M2 the less variable teeth, respect to size.

The following set of anatomical features allow assigning this material to *N. recens*: infraorbital

foramen located at the P4 level; P4-M3 with a very well developed anterolingual cingulae; cementum covering the lateral walls of P4-M3, central valleys, and part of the occlusal surface; metaconule reduced to a small transverse crest connecting the hypocone to the metacone (Fig. 3).

MACN-PV 16603b has been completely described by Ubilla *et al.* (2011) as *Neolicaphrium* sp. These authors attribute the differences observed between this specimen and the Uruguayan specimens of *N. recens* (*e.g.*, size, less worn, thick cementum covering many crown features) to age differences, being MACN-PV 16603b a younger specimen. Moreover, there are other features to emphasize: **1)** The way in which the paracone, protocone and hypocone are arranged, with the protocone very lingually projected, forming a linguo-distal face of semicircular edge and not so straight as it happens in M1-M2; **2)** the complexity of the enamel bands delimiting the mesio-distally elongated central fossa. These characters plus those enunciated by Ubilla *et al.* (2011) are exclusive of the M3 of *N. recens*, which allows assigning this molar to that taxon.

5. Results and discussion

5.1. Feeding habits

All microwear data collected from *N. recens* are available in table 2. The predominant scars observed were small pits (Fig. 4). Some gouges, large pits and fine scratches were also present (Fig. 5). According to Solounias and Semprebon (2002) scratches are more discriminating than pits because there is no overlap in the scratch averages between browsers and grazers. Furthermore, the range of individual scratches is 0 to

TABLE 2. SUMMARIZE OF MICROWEAR VARIABLES.

Specimen	Np	Ns	TN (p+s)
FC-DPV 776	10	1	11
FC-DPV 749	18	0	18
MHD-P 509	22	10	32
MACN-S 92	20	3	23
MACN-PV 16603 b	10	0	10
MLP 34-V-22-12	12	0	12
MAMM-PV 098	11	2	13

Np: number of pits; **Ns:** number of scratches; **TN:** total number of scars per 0.09 mm².

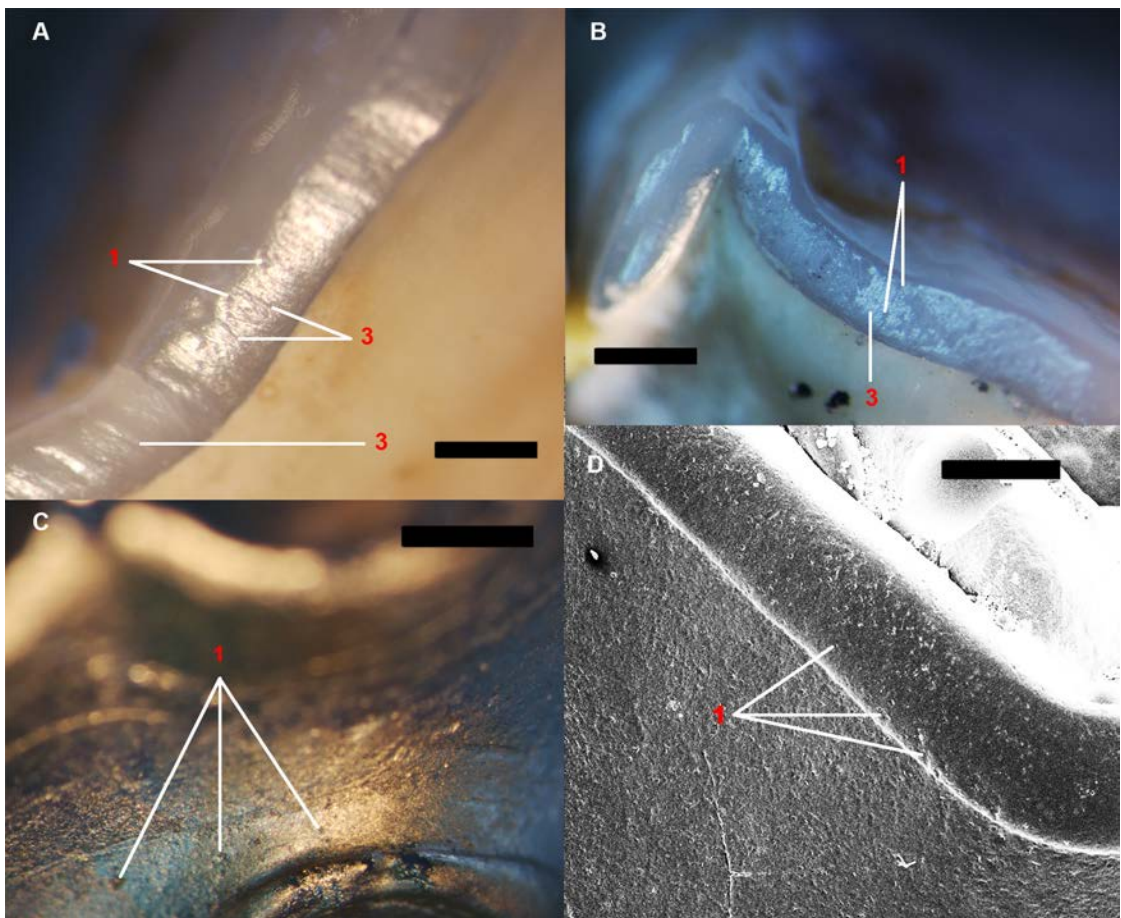


FIG. 4. Tooth surface showing microwear scars. **A-B.** MHD-P 509 30X; **C.** FC-DPV 749 30X; **D.** MACN-S 92 35X. Scale bar 500 micrometers. **1:** pits; **3:** scratches.

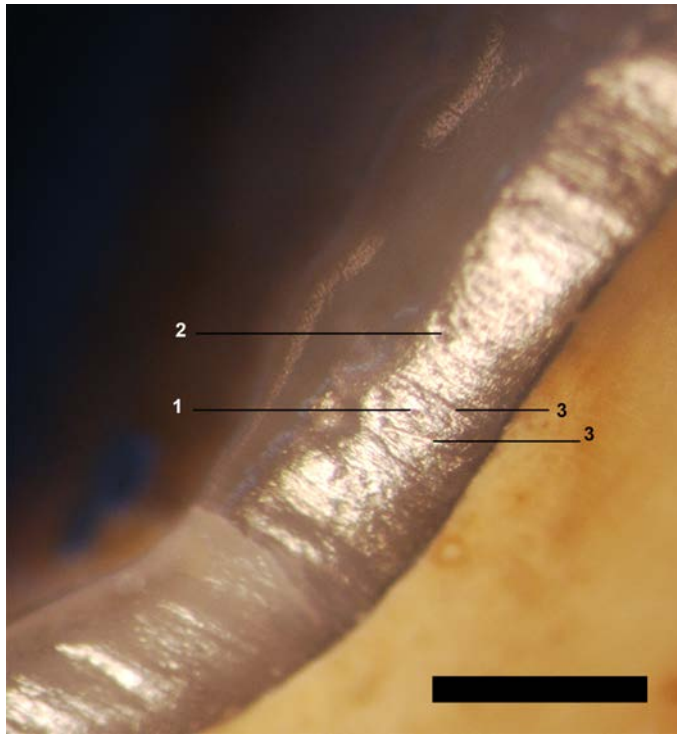


FIG. 5. Detail of microwear of the specimen MHD-P 509 where pits (1), large pits (2) and fine scratches (3) are shown. Scale bar 500 micrometers.

17.5 for browsers and 17.5 to 29 for grazers (Solounias and Semprebon, 2002; Merceron *et al.*, 2004a). The average number of pits overlaps between browsers and grazers, especially at less than 20 pits, so this number alone cannot be taken into account for discriminate browsing from grazing ungulates. The low number of scratches and high proportion of pits observed in the studied specimens (Table 2) are consistent with a browser diet for *Neolicaphrium recens*.

5.2. Dietary items

The microwear pattern recognized to *N. recens* possibly imply low intakes of silicophytoliths (no grass intake) and/or foliar strata with a low percentage of sediment (far from the ground). A diet with that features may probably include soft elements, such as fleshy leaves, buds and stems of trees and shrubs.

N. recens did not shows the typical pattern recognized for browser species that ingest heavy (hard) fruits or seeds, for example higher number of scratches than traditional browsers, higher

percentages of coarsely or mixed types of scratches than found in traditional browsers or grazers, and very high percentages of large pits (Solounias and Semprebon, 2002).

5.3. Intraspecific variability

All the specimens here analyzed belong to the same biological entity but, even that, one of them (MHD-P 509) shows a coherent pattern of some deep pits and fine scratches on both right and left molars. This pattern matches with the evidence provided by the results of carbon and oxygen isotopic studies (Morosi and Ubilla, 2017) indicating a proportion of C_3 plants consumption for the specimen MHD-P 509 lower than the other individuals of *N. recens*.

The observed differences in MHD-P 509 respect to the other specimens could have different explanations as the following:

1. The habitat where the specimen MHD-P 509 lived was a more open place respect from where the other specimens come.

2. Some seasonal changes in the environment could be possible as was demonstrated in the pioneering work of Walker *et al.* (1978). The change of feeding preferences in response to seasonal changes has been widely documented in extant ungulates. For example, Novello *et al.* (2010) pointed that the small antelope *Tragelaphus scriptus* adopts different feeding strategies during the year from young grasses and non-graminoid herbaceous in the wet season, to dicots leaves the rest of the year. There are evidence that support seasonal environment in the deposits of the Sopas Formation, such as the presence of the migrant bird *Chloephaga picta* and the record of worm aestivation chambers (*Castrichnus incolumis*) (Ubilla *et al.*, 2016).
3. It is even possible to think that the different wear pattern may be showing simple individual variation. Solounias and Semperebon (2002) stated that the number of scratches can fluctuate widely within the same species: *e.g.*, 0-36; 2.5-51.5 (p. 18).

5.4. Tooth wear versus gross morphology

Dental microwear analysis provides insights into the diet of extinct species through comparison with extant species, being possible to relate dental morphology, the environment and the food composition. However, some contradictions may occur if results are compared with additional evidences. Fraser and Theodor (2011) performed a discriminant analysis to find how well the most commonly used dietary proxies classify ungulates into the main dietary categories (browsers, grazers, and mixed feeders). They found that mesowear and microwear perform better than morphological dietary proxies, though none are strong proxies in isolation.

Traditionally, high-crowned (hypsodont) teeth that are widely found among mammalian herbivores have been assumed as a mechanism for endure wear tooth (due to a higher intake of abrasive food, *e.g.*, grass). In the opposite extreme are the brachyodont or low-crowned teeth. Therefore, a consistent pattern of microwear would be expected: a higher percentage of scratches in relation to pits (grazer) in a hypsodont tooth and a higher percentage of pits on scratches (browser) in a brachyodont one. Nevertheless, Solounias and Semperebon (2002) indicated that some brachyodont species was a mixed feeder-grazer while other hypsodont species was browser (see a full updated discussion in Damuth and Janis, 2011).

The teeth of *N. recens* are mesodont (HI following Janis, 1988=2.00-2.50) and the molariforms are covered with cementum and accordingly is expecting a higher percentage of abrasive scars and a more mixed diet. Bond *et al.* (2001) suggested that the relatively high values of mesodonty recorded for *N. recens*, along with the presence of cementum, are indicators of an adaptation to forested, savanna-like habitats. Actually, this observation is in agreement with the information provided by the associated fauna (Ubilla *et al.*, 2004) and the results of carbon and oxygen isotopic studies (Morosi and Ubilla, 2017).

5.5. Behavioral plasticity and scale

Organisms show high behavioral plasticity in diets, which is independent of tooth hypsodonty and must be recognized as a long term adaptation, being related to a different time scale level: microwear is the result of a single organism in his environment and hypsodonty is a condition reached by adaptation during the evolution of the species. In fact, there are many documented inconsistencies in different organisms because different proxies may predict different diets for the same species (see comprehensive review in Davis and Pineda, 2016). Incongruence can be caused by proxies recording diet over vastly different timescales. There are few previous studies of microwear pattern in South American mammals (Notoungulata: Townsend and Croft, 2008; Billet *et al.*, 2009. Gomphoteriidae: Asevedo *et al.*, 2012; Avilla *et al.*, 2014. Cervidae: Rotti *et al.*, 2018). Townsend and Croft (2008) reached the same contradictory results between diet previously inferred by hypsodonty and those based on microwear.

Each proxy records a slightly different aspect of diet (Davis and Pineda, 2016), so we have to think if our results are congruent with the question we made at the beginning of the research, in this case: which were the food preferences of these analysed specimens of *Neolicaphrium recens*? We consider that this questioning has been successfully answered taking into account the number of specimens available and the data obtained from them. This is the first time that a microwear analysis is performed on litopterns, we therefore took a conservative attitude. Even that, there is enough objective evidence to continue increasing the use of this method to the study of these ungulates.

6. Final remarks

The new specimen (MHD-P 509) of *Neolicaphrium recens* here described correspond to one of the most complete upper dentition materials and with an intermediate tooth wear, which allowed to identify diagnostic characters. They also offered a comparative framework to confirm that the molariform (MACN-PV 16603b) primarily assigned to *Neolicaphrium* sp, corresponds to a M3 of *N. recens*. Both specimens represent new localities where the taxon is recorded, expanding its range of geographical distribution.

The data obtained in our study reveal the feeding habits of seven specimens of *Neolicaphrium recens*, indicating a browser diet. It must be stated that in the microwear pattern we are only seeing the scars produced by food items ingested just a few days before death. Therefore, this result is very specific and is not indicating a pattern of food preferences over a lifetime of the organism or the result of an adaptive process of the species. This data only show the preferences of the studied organisms confined to a restricted environmental context.

Our results are consistent and complementary with the result of carbon and oxygen isotopic studies performed on *N. recens* specimens restricted to Late Pleistocene of northern Uruguay (Morosi and Ubilla 2016, 2017). The isotopic results show a browser regimen, which means that the carbon incorporated through diet came from C₃ plants (predominantly trees and shrubs with a minor portion of grass). This matches with the proposals of environments reconstructed from the fauna associated with *N. recens*, indicating for the Sopas Formation open to semi open grassland with forested areas (tree and shrub vegetation), resembling a wooded savanna (Ubilla *et al.*, 2016). Since our study encompasses a larger geographical area and a larger number of specimens, the results suggest that the taxon is potentially useful as environmental indicator, even though the samples come from different localities, not necessarily contemporaneous.

This is the first microwear analysis on the family Protheroheriidae shedding light to the paleobiology of a Pleistocene species and to the paleoecological and paleoenvironmental reconstruction.

Acknowledgments

H. Machado kindly helped us with molding process. A. Rojas, J. Soloviy, M. Trindade, A. Kramarz, M. Reguero

and C. Alberto Luna allowed the access to the studied specimens. We appreciate the comments of the reviewers L. Dos Santos Avilla and R. Vezzosi, and the Editor W. Vivallo, which significantly improved this work. This is a contribution to the Ph.D. Project of one of the authors, A. Corona. Comisión Académica de Posgrado (grants 2014, 2017); Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (Pedeciba Biología); Comisión Sectorial de Investigación Científica CSIC-C-211-348 (M. Ubilla); C229-348 (D. Perea), and Agencia Nacional de Investigación e Innovación/Fondo Clemente Estable FCE2011-6572 (D. Perea) provided financial support.

References

- Álvarez, B.B. 1974. Los mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes (Argentina). *Ameghiniana* 11: 295-311.
- 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. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1-26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027.
- Antón, D. 1975. Evolución geomorfológica del norte del Uruguay. Dirección de Suelos y Fertilizantes, Ministerio de Agricultura y Pesca: 22 p. Montevideo.
- Asevedo, L.; Winck, G.R.; Mothé, D.; Avilla, L.S. 2012. Ancient diet of the Pleistocene gomphotheres *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from lowland mid-latitudes of South America: stereomicrowear and tooth calculus analyses combined. *Quaternary International* 255: 42-52.
- Avilla, L.S.; Asevedo, L.; Mothé, D.; Dantas, T. 2014. Feeding habits of South American gomphotheres (Proboscidea, Gomphotheriidae): a comparative study of proboscidean's paleodiet diversity in the Quaternary. *In International Conference on Mammoths and their Relatives*, No. 6, Special Volume 102: 25-26. Grevena.
- Billet, G.; Blondel, C.; De Muizon, C. 2009. Dental microwear analysis of notoungulates (Mammalia) from Salla (Late Oligocene, Bolivia) and discussion on their precocious hypsodonty. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274: 114-124.
- Bond, M.; Perea, D.; Ubilla, M.; Tauber, A. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only

- surviving Protheroheriidae (Liptopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Paleovertebrata* 30: 37-50.
- Covert, H.H.; Kay, R.F. 1981. Dental Microwear and Diet: Implications for determining the feeding behaviors of extinct primates, with a comment on the dietary pattern of *Sivapithecus*. *American Journal of physical anthropology* 55: 331-336.
- Damuth, J.; Janis, C.M. 2011. On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews* 86: 733-758.
- Davis, M.; Pineda Muñoz, S. 2016. The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and Evolution* 6: 1883-1897.
- Fraser, D.; Theodor, J.M. 2011. Comparing ungulate dietary proxies using discriminant function analysis. *Journal of Morphology* 272: 1513-1526.
- Frenguelli, J. 1921. Sobre un proterotérido del Pampeano superior de Córdoba, *Neolicaphrium recens*, nov. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 7: 7-23.
- Galbany, J.; Martínez, L.M.; López-Amor H.M.; Espurz, V.; Hiraldo, O.; de Juan, J.; Pérez Pérez, A. 2005. Error rates in buccal-dental microwear quantification using scanning electron microscopy. *Scanning* 27: 23-29.
- Gaudioso, P.J.; Gasparini, G.M.; Herbst, R.; Bárquez, R.M. 2017. First record of the *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Liptopterna) in the Pleistocene of Santiago del Estero Province, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoología. Museu de Zología da Universidade de São Paulo* 57: 23-29.
- Gordon, K.D. 1982. A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis. *American journal of physical anthropology* 59: 195-215. doi: 10.1002/ajpa.1330590208.
- Gordon, K.D. 1988. A review of methodology and quantification in dental microwear analysis. *Scanning microscopy* 2: 1139-1147.
- Grine, F.E.; Ungar, P.S.; Teaford, M.F. 2002. Error rates in dental microwear quantification using scanning electron microscopy. *Scanning* 24: 144-153.
- Iriondo, M.H.; Kröhling, D.M. 2009. From Buenos Aires to Santa Fe: Darwin's observations and modern knowledge. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64: 109-123.
- Janis, C.M. 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulates mammals, and the correlations of these factors with dietary preferences. *In Proceedings of the International Symposium on Dental Morphology*, No. 7, *Memories, Muséum National d'Histoire Naturelle* 53: 367-387. Paris.
- King, T.; Andrews, P.; Boz, B. 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 108: 359-373.
- Luna, C.A.; Schmidt, G.I.; Ochoa, J.G. 2015. Nuevos registros de *Neolicaphrium recens* Frenguelli (Liptopterna, Protheroheriidae) procedentes de Corralito (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano), Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 53: 20R.
- Merceron, G.; Blondel, C.; Brunet, M.; Sen, S.; Solounias, N.; Viriot, L.; Heintz, E. 2004a. The late Miocene palaeoenvironment of Afghanistan as inferred from dental micro-wear in artiodactyls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 143-163.
- Merceron, G.; Viriot, L.; Blondel, C. 2004b. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Chize (western France) and relation to food composition. *Small Ruminant Research* 53: 125-132.
- Merceron, G.; Blondel, C.; Bonis, L.; Koufos, G.D.; Viriot, L. 2005. A new method of dental micro-wear analysis: application to extant Primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaios* 20: 551-561.
- Mihlbachler, M.C.; Beatty, B.L.; Caldera-Siu, A.; Chan, D.; Lee, R. 2012. Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy. *Palaeontologia Electronica* 15 (12A): 22 p.
- Morosi, E.; Ubilla, M. 2016. Isotopes ($\delta^{13}\text{C}$), dietary and environmental inference in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921. *In Congreso Latinoamericano de Paleontología*, No. 9, *Libro de Resúmenes*: p. 76. Lima.
- Morosi, E.; Ubilla, M. 2017. Dietary and palaeoenvironmental inferences in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Liptopterna, Protheroheriidae) using carbon and oxygen stable isotopes (Late Pleistocene; Uruguay). *Historical Biology*. doi: 10.1080/08912963.2017.1355914.
- Novello, A.; Blondel, C.; Brunet, M. 2010. Feeding behavior and ecology of the Late Oligocene Moschidae (Mammalia, Ruminantia) from La Milloque (France): Evidence from dental microwear analysis. *Comptes Rendus Palevol* 9: 471-478.
- Perea, D.; Ubilla, M.; Bond, M. 1995. The Protheroheriidae (Liptopterna), surviving ungulates in the Pleistocene. *In Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, No. 11, *Libro de Resúmenes*: p. 25. Tucumán.
- Prado, J.; Martínez-Maza, C.; Alberdi, M.T. 2015. Megafauna extinction in South America: a new chronology from the

- Argentine pampas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 425: 41-49.
- Rotti, A.; Mothé, D.; Avilla, L.S.; Semprebon, G. 2018. Diet reconstruction for an extinct deer (Cervidae: Cetartiodactyla) from the Quaternary of South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 497: 244-252. doi:10.1016/j.palaeo.2018.02.026.
- Ryan, A. 1979a. Wear Striation Direction on Primate Teeth: A scanning electron microscope examination. *American Journal of Physical Anthropology* 50: 155-168.
- Ryan, A. 1979b. A preliminary scanning electron microscope examination of wear striation direction on primate teeth. *Journal of Dental Research* 58: 525-530.
- Scherer, C.; Gregis Pitana, V.; Ribeiro, A.M. 2009. Protheroheriidae and Macraucheniiidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12: 231-246.
- Schmidt, G.I.; Luna, C.A.; Vezzosi, R.I. 2016. Avances en el conocimiento de los elementos postcraneales de *Neolicaphrium Frenguelli*, 1921 (Litopterna, Protheroheriidae). In *Congreso Latinoamericano de Paleontología*, No. 9, Libro de Resúmenes: p. 149. Lima.
- Semprebon, G.; Godfrey, L.R.; Solounias, N.; Sutherland, M.R.; Jungers, W.L. 2004. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of Human Evolution* 47: 115-144. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.06.004.
- Solounias, N.; Moelleken, S. 1993. Tooth microwear and premaxillary shape of an archaic antelope. *Lethaia* 26: 261-268.
- Solounias, N.; Semprebon, G. 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*: 1-49.
- Tauber, A. 2000. Hallazgos de Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) en el Pleistoceno de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 37: 157-162.
- Teaford, M.F.; Oyen, O.J. 1989. In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal Physical Anthropology* 80: 447-460.
- Townsend, K.E.; Croft, D. 2008. Diets of Notoungulates from the Santa Cruz Formation, Argentina: new evidence from enamel microwear. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 217-230.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Goso Aguilar, C.; Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114: 129-142.
- Ubilla, M.; Martínez, S. 2016. *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. Springer Briefs in Earth System Sciences: 77 p. New York.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Bond, M.; Rinderknecht, A. 2011. The first cranial remains of the Pleistocene protheroheriid *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 193-201.
- Ubilla, M.; Corona, A.; Rinderknecht, A.; Perea, D.; Verde, M. 2016. Marine isotope Stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate. In *Marine Isotope stage 3 in southern South America, 60 ka B.P.-30 ka B.P.* (Gasparini, G.; Rabassa, J.; Deschamps, C.; Tonni, E.P.; editors). Springer: 183-205. New York.
- Ungar, P.S. 1995. A semi-automated image analysis procedure for the quantification of dental microwear II. *Scanning* 17: 57-59.
- Vezzosi, R.I. 2016. Diversidad de los mamíferos del Pleistoceno de la Provincia de Santa Fe, Argentina: aspectos taxonómicos, bioestratigráficos y paleobiogeográficos relacionados. *Mastozoología Neotropical* 23: 215-217.
- Vezzosi, R.I.; Schmidt, G.I.; Brunetto, E. 2009. Un Protheroheriinae (Protheroheriidae, Litopterna) en el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Lujanense) de Santa Fe. *Ameghiniana* 46: 54R.
- Vezzosi, R.I.; Brunetto, E.; Zalazar, M.C. In Press. El registro fósil de vertebrados del Cuaternario de Santa Fe (Argentina): primera Actualización. *Opera Lillioana*.
- Walker, A.; Hoeck, H.N.; Pérez, L. 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201: 908-910. doi: 10.1126/science. 684415.

Appendix

Materials, methods and specimens used in this study

1. Methodological background and fundamentation

The studies of the microwear pattern began in the 70's trying to find correlations between this microscopic pattern and the diet of extant organisms to use this tool as a proxy in fossils (Walker *et al.*, 1978; Ryan, 1979a, b; Covert and Kay, 1981; Gordon, 1982, 1988; Teaford and Oyen, 1989). All these works, even more recent ones, use SEM to visualize the dental surface, a method that is expensive, time-consuming and very dependent of the expertise of the observer. Ungar (1995) developed a software that allow a semi-automated image analysis making more automated approaches feasible. Alternatives methods were developed by Solounias and Semprebon (2002) and Merceron *et al.* (2004a, b; 2005) which use a stereomicroscope and refracted light to visualize the scars at low magnification (LM: X35 and X30). Solounias and Semprebon (2002) make the counting directly on the tooth's cast surface while Merceron *et al.* (2004a, b) do it on a high resolution micrograph in the computer, using specific software. These LM's methods are low-cost and faster compared to SEM, allowing a larger number of specimens to be analyzed.

There are some works that have attempted to calculate the error rates associated with the SEM method (Grine *et al.*, 2002; Galbany *et al.*, 2005) and LM method (Semprebon *et al.*, 2004; Mihlbachler *et al.*, 2012). Semprebon *et al.* (2004) argue that it is possible (and statistically strong) to reproduce the method of identification and counting at LM (X35) by a single researcher as well as by several independent researchers. By the other hand, Mihlbachler *et al.* (2012) indicate that the inter observer differences are frequent and therefore the comparisons of independent data (meaning a different operator) obtained by the same technic are unreliable.

2. Specific techniques

The scars were recorded at the paracone and protoconid (as usually occur in ungulates), and even in the dentine or in the junction dentine-cementum immediately adjacent to that facets (Fig. 1). The teeth were cleaned with a soft brush and etanol, preparing the occlusal surface under stereomicroscopy to ensure the elimination of any kind of glue or sediment particules. In order to preserve the integrity of the fossils (most of them in a delicate state of conservation), we generated moulds from each piece of interest. The moulds were prepared by double impression (first step: rigid putty; second step: light silicone) with polysiloxane (condensation silicone) impression material and were filled with transparent epoxy resin (60% resin and 40% catalyst) to make the casts (Fig. 1). The cast were prepared on a vibratory plate for eliminate bubbles. The polymerization of the resin was 100% complete after 24 hours. These casts were covered with an ultra thin coating of gold, observed in a Nikon SMZ800 stereomicroscope and photographed at 30X using a Nikon digital sight ds-fl camera mounted to the stereomicroscopy. Then, the photographs were treated in the computer: a square of 300 μm x 300 μm (0.09 mm^2) was defined for quantification, and it was replicate in two different regions of the facets and the mean number was recorded.

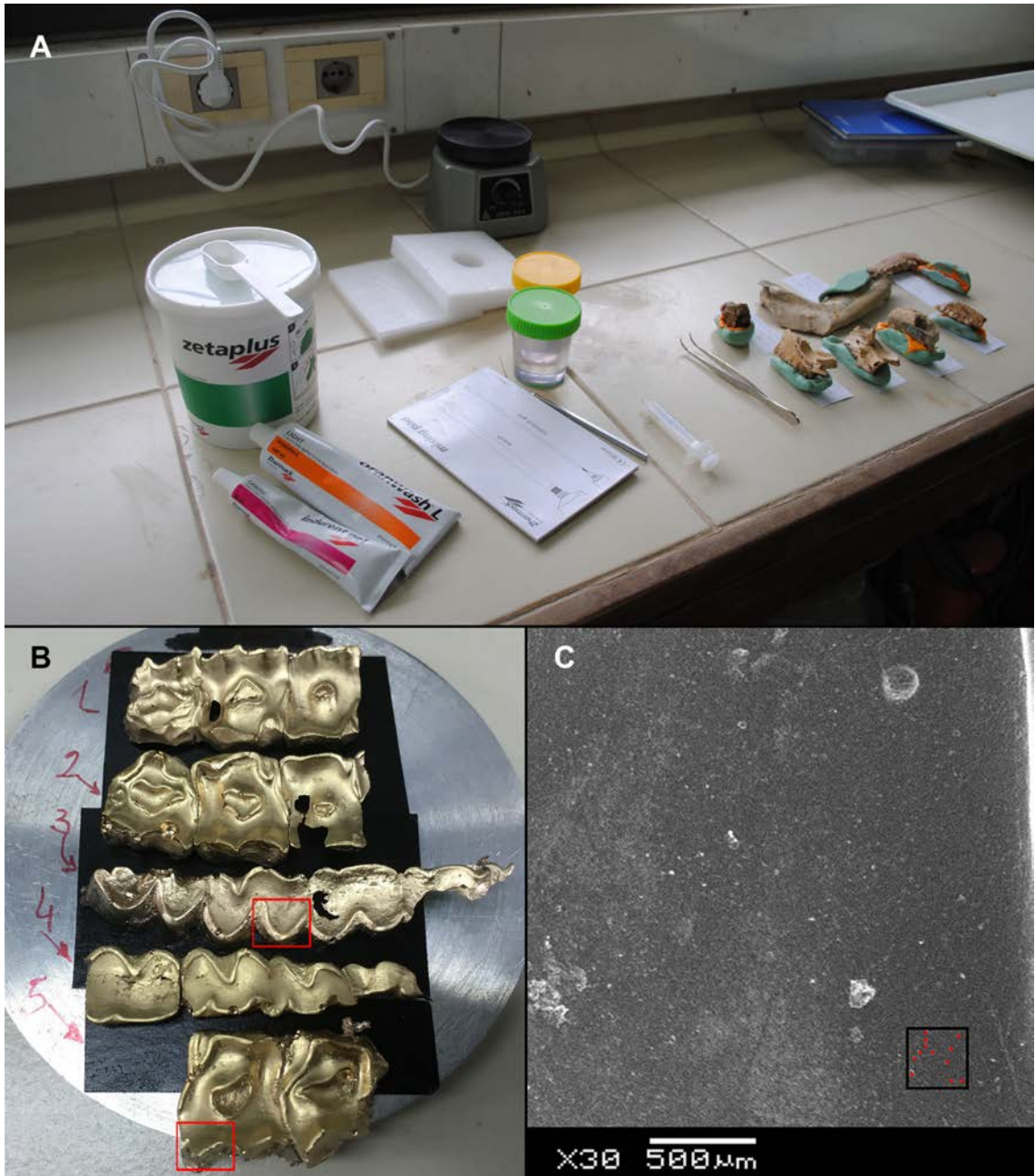


FIG. 1. **A.** Materials and instruments used in making the moulds; **B.** Metalized epoxy resin casts showing the analyzed areas (M2 paracone in upper dentition and m2 protoconid in lower dentition) enclosed in the red squares; **C.** One of the tooth surfaces (lower dentition) observed showing the area of 300 µm x 300 µm defined for counting the scars.

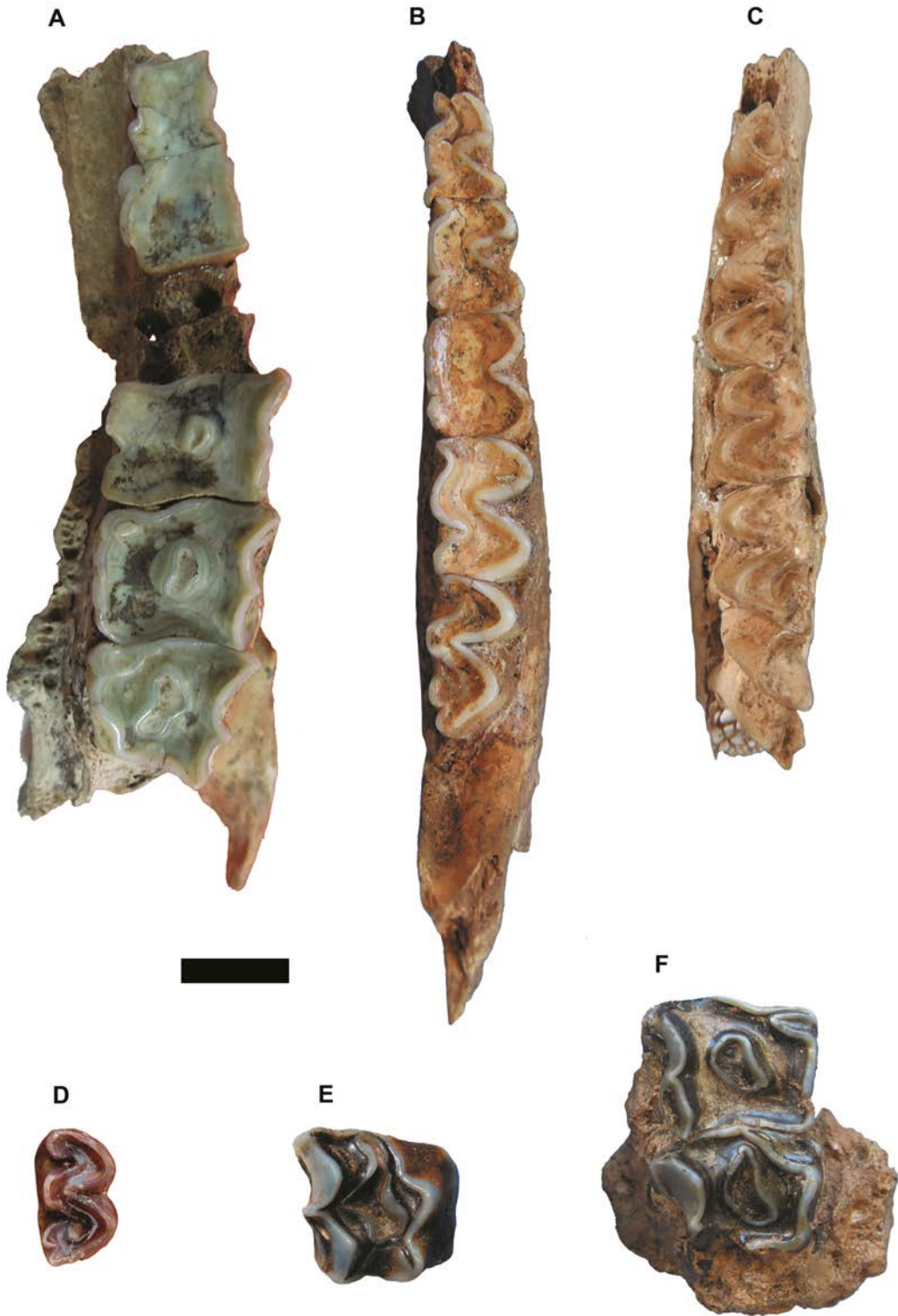


FIG. 2. Photographs of the specimens of *Neolicaphrium recens* used in this study. **A**. MACN-S 92; **B**. FC-DPV 776; **C**. MLP 34-V-22-12, holotype of *N. recens*; **D**. MAMM-PV 098; **E**. MACN-PV 16603b; **F**. FC-DPV 749. Scale bar: 1centimeter.



CAPÍTULO 5

PALEOECOLOGÍA II:

ESTIMACIÓN DE LA MASA CORPORAL

La masa corporal es un parámetro ecológico muy importante en mamíferos, con implicancias en otros tantos aspectos vitales (Hopkins, 2018). Por ejemplo, se ha demostrado la correlación de la masa corporal con la dieta (Price & Hopkins, 2015), el uso del hábitat (Peters, 1983), la tasa de evolución (Martin & Palumbi, 1993; Gillooly et al., 2005; Liow et al., 2008), la tasa metabólica (McNab, 1988; West et al., 1997; Whittaker, 1999), las formas de vida (Sibly & Brown, 2007; Liow et al., 2008, 2009), entre otros. Por esto, es importante conocer la masa corporal de las especies fósiles como forma de aproximación a su paleobiología y, a mayor escala, a los patrones evolutivos y ecológicos de su linaje (Campione & Evans, 2012).

Existen varios métodos para estimar la masa corporal en mamíferos fósiles, a partir de una amplia variedad de *proxies* dentales y esqueléticos, cada uno con ventajas y limitaciones propias. Las ecuaciones alométricas, los modelos físicos (a escala) y los modelos geométricos son los más usados. Una revisión detallada puede verse en el trabajo de Hopkins (2018).

En este capítulo se presentan los resultados, obtenidos a través de la utilización de algunas ecuaciones alométricas, de las estimaciones de las masas corporales de las especies cuaternarias de Protheroheriidae *Neolicaphrium recens* y *Uruguayodon alius*. Las estimaciones están basadas tanto en elementos dentales como apendiculares, y pretenden aportar datos para una discusión más profunda de la biología de los taxones involucrados, en conjunto con otras fuentes de evidencia. La obtención de estos primeros resultados abre una puerta a un nuevo escenario de investigación y discusión sobre estos ungulados, en el que queda aún mucho por explorar.

5.1 Fundamentación y antecedentes

La estimación de la masa corporal a partir de ecuaciones alométricas es el método de uso más común y válido para cualquier tipo de *proxy*. Se parte, en general, de bases de datos construidas a partir de especies actuales (vivientes) depositadas en colecciones y para las cuales se cuenta con datos de masa en vida de los ejemplares. Lo más conveniente es usar el

dato de un mismo individuo en lugar de tomar datos del taxón (publicados) ya que éstos pueden no tener mucha correspondencia por distintos motivos (podría tratarse de un individuo de distinto sexo, edad, tamaño, ambiente, etc), lo que aumenta el error de la estimación. Por eso, siempre es mejor usar datos morfológicos y de masa del mismo individuo (aunque sean pocos, de 3 a 5 es óptimo) (Hopkins, 2018). Generalmente, se transforman los datos (\ln o \log_{10}) y se hace una regresión lineal para evaluar la relación alométrica entre el *proxy* y la masa (Fig. 5.1). Se utilizan ecuaciones de regresión por mínimos cuadrados (bi- o multivariadas) utilizando la masa como variable dependiente y la/las medidas (*proxies*) como variables independientes. Los modelos de regresión por mínimos cuadrados son los más adecuados cuando la finalidad es predecir (estimar) el valor que tomaría la variable dependiente dado un determinado valor de la variable independiente (Vizcaíno et al., 2016).

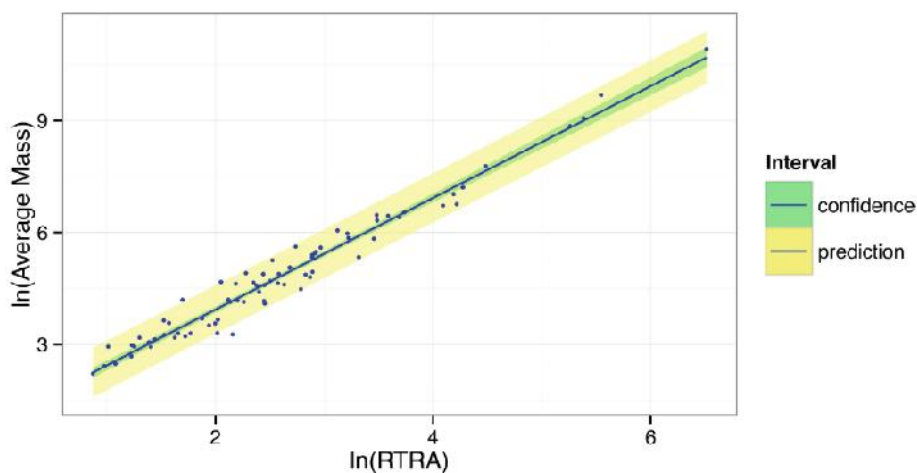


Figura 5.1. Regresión lineal entre RTRA (área de la serie molar inferior) y la masa de 76 roedores actuales. Tomado de Hopkins (2018).

A partir de un gráfico como el anterior se obtiene, generalizando:

$$\ln(mc) = b \ln(var) + \ln(a)$$

donde mc es la masa corporal, b es la pendiente, var es la variable anatómica conocida y $\ln(a)$ es la ordenada en el origen.

Para realizar la estimación se debe tomar el valor de la medida del elemento fósil e introducirlo en la fórmula. Para ello se asume además, que las relaciones de escalamiento (o alométricas) para las variables correlacionadas con la masa en especies extintas, fueron las mismas que en las especies actuales usadas para generar las ecuaciones.

El R^2 o coeficiente de determinación de la recta es un parámetro importante de la regresión pero, por sí mismo, no garantiza una alta precisión en la estimación de la masa corporal. Van Valkenburgh (1990) recomienda calcular 2 parámetros adicionales: el porcentaje de error de predicción (%PE, Smith, 1981; 1984) y el porcentaje de error estándar de estimación (%SEE), que cuantifican la diferencia entre la masa real y la estimada por la predicción. Entonces, valores como el R^2 (mejor cuanto más cercano a 1), el % PE y el % SEE (mejores cuando más bajos) otorgarán una idea de la bondad y utilidad de las ecuaciones para realizar las estimaciones.

Varios autores (entre ellos Snowdon, 1991 y Smith, 1993), han señalado que aplicar el anti-logaritmo para obtener el valor de masa en kg conduce a una distorsión del valor obtenido, debida al tipo de distribución de la función logarítmica. Por lo tanto es necesario, en la medida de lo posible, aplicar un factor de corrección al resultado (Ver Discusión: 5.3.3).

Respecto a las variables o *proxies*, existen 2 grandes tipos, para estimar la masa a partir de la ecuación alométrica que generan: *proxies* dentales y de los huesos de los miembros (apendiculares). En general el *proxy* dental más usado es el área del m1 (calculada de forma aproximada como ancho por largo, asumiendo forma idealizada rectangular). Existen actualmente muchas regresiones basadas en este *proxy* para distintos grupos de mamíferos, incluyendo ungulados (Janis, 1990; Mendoza et al., 2006).

El esqueleto apendicular, por su parte, ofrece una mayor cantidad de *proxies* que los dentales. Los más usados son las longitudes y los anchos transversos de la diáfisis de fémur y húmero (o ambos). Algunos autores han postulado que a partir de húmero y fémur se obtienen estimaciones de masa más exactas ya que son los huesos que proveen de soporte al cuerpo del animal (Damuth & MacFadden, 1990), en particular para aquellos casos en los que no se dispone de representantes actuales.

Para ungulados en general, existen muchos modelos que relacionan la masa corporal con alguna variable morfológica, por lo que es necesario evaluar cuál se ajusta a nuestros propósitos. Esto dependerá fundamentalmente de los elementos matemáticos comentados más arriba que indican la habilidad de predicción de un modelo (R^2 , % PE y % SEE), las características del fósil a partir del cual queremos hacer la predicción y los sets de taxa y *proxies* usados para construir el modelo. Esto último es muy importante ya que las familias de ungulados actuales difieren en la morfología de algunos elementos clave y estas diferencias son responsables, al menos en parte, de las diferencias alométricas.

En lo que refiere específicamente a Protheroetheriidae, se conocen escasos antecedentes de estimaciones de masa para algunas especies, todas obtenidas en el contexto de análisis faunísticos globales (Croft, 2000; Ortiz Jaureguizar et al., 2003; Vizcaíno et al., 2010, Cassini et al., 2012; Croft, 2016). No se ha profundizado más en esos datos ni se han discutido de forma particular.

5.2 Estimación de la masa corporal de *Neolicaphrium recens* y *Uruguayodon alius* a partir de elementos dentales y esqueléticos

Se estimó la masa para la especie cuaternaria *N. recens* a partir de especímenes de Argentina, Uruguay y Brasil. También se calculó la masa de la nueva especie *U. alius*. Las estimaciones se basaron en elementos dentales y apendiculares, obteniéndose valores de entre 20 y 40 kg para *N. recens* y de < 70 kg para *U. alius* (Ver: Ghizzoni et al., 2020 al final de este capítulo).

5.3 Estimación de la masa corporal de *Neolicaphrium recens* a partir del fémur

El ejemplar de partida para las siguientes estimaciones (MNHN 3050, ver Capítulo 3: 3.4.2) es el fémur más completo que se conoce para la familia en el Pleistoceno. De ahí, la importancia del mismo tanto por su anatomía y su valor taxonómico implícito, como por su potencial en éste y otros estudios paleobiológicos.

5.3.1 Materiales y métodos

Como método principal para las estimaciones, se utilizaron las ecuaciones alométricas de Scott (1990) por ser las que mejor se adaptaban a las características de nuestro ejemplar, ya que están basadas en muchas variables tomadas en diferentes ungulados actuales. Incorporan en la regresión una gran diversidad de taxa (cuando se toman en conjunto “todos los ungulados”), pero también una alta especificidad (cuando se incluyen en la generación de las ecuaciones “solo Equidae”, “solo Cervidae”, “Artiodactyla”, etc). Las ecuaciones de Scott (1990) también son las más completas ya que ofrecen R^2 , % PE y % SEE. Dado que para las variables F5 (diámetro transversal máximo de la epífisis distal) y F6 (diámetro transversal a nivel medio de la diáfisis) el % PE y el % SEE son óptimos (Tabla 5.1), se realizaron las estimaciones usando, por el momento, solo estas dos variables.

Para contar con otro resultado, basado en una dimensión diferente a la de Scott (1990), se usó también la ecuación de Anderson et al. (1985), que relaciona la circunferencia a nivel medio de la diáfisis con la masa corporal. Para esta ecuación no se cuenta con % PE y % SEE (no



disponibles en la publicación original). El valor R^2 fue calculado en este trabajo. En suma, las ecuaciones de predicción utilizadas fueron las listadas en la tabla 5.1.

Tabla 5.1. Ecuaciones de predicción usadas para las estimaciones de masa corporal de *N. recens* a partir del fémur.

F5: diámetro transversal máximo de la epífisis distal; **F6:** Diámetro transversal a nivel medio de la diáfisis; **C:** Circunferencia a nivel medio de la diáfisis; **W:** masa. **1) y 4)** regresiones basadas en "todos los ungulados"; **2) y 5)** regresiones basadas en Equidae; **3) y 6)** regresiones basadas en Cervidae; * calculado en este trabajo.

Variable	Ecuación	R^2	% PE	% SEE	Referencia
F5	1) $\text{Log } M = 2.782 \text{Log } F5 - 0.0107$	0.9439	24	35	Scott (1990)
F5	2) $\text{Log } M = 2.5856 \text{Log } F5 + 0.0445$	0.8690	27	25	Scott (1990)
F5	3) $\text{Log } M = 2.91 \text{Log } F5 - 0.0883$	0.9509	22	32	Scott (1990)
F6	4) $\text{Log } M = 2.821 \text{Log } F6 + 0.9062$	0.9402	23	37	Scott (1990)
F6	5) $\text{Log } M = 2.0469 \text{Log } F6 + 1.3123$	0.8622	15	26	Scott (1990)
F6	6) $\text{Log } M = 2.8949 \text{Log } F6 + 0.8767$	0.9380	23	29	Scott (1990)
C	7) $C = 1.5W^{0,35}$	0.9838*	--	--	Anderson et al. (1985)

Se evaluó la fidelidad de los modelos aplicando las ecuaciones en ejemplares de colección de ciervos actuales. Se trata de dos especímenes adultos, macho y hembra, de *Ozotoceros bezoarticus arerunguensis* (*sensu* González et al., 2010), provenientes de la mayor población en cautiverio de Uruguay, en el departamento de Salto. Existe un importante acervo de información vinculada a la biología de esta especie, razón por la que se cuenta con datos de la masa en vida de estos dos individuos. Todos los cálculos se realizaron en Excel.

5.3.2 Resultados

Utilizando las ecuaciones de Scott (1990) se obtuvieron masas corporales de entre 27,8 y 51,7 kg para *N. recens* y de entre 15,4 y 47,8 kg para los ejemplares de *O. b. arerunguensis* actuales (cuya masa real era conocida). De acuerdo al modelo de Anderson et al. (1985), la masa corporal estimada de *N. recens* es de 32,6 kg, mientras que para *O. b. arerunguensis* se obtuvieron valores de 16,6 y 20 kg (Tabla 5.2).

*Los Protheroitheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución stratigráfica y paleoecología*

Tabla 5.2. Resultados de las estimaciones de masa corporal (en kg) obtenidas para *N. recens* y *O. b. arerunguaensis* a partir de las ecuaciones de la tabla 5.1. En azul y rojo se indican los valores de *N. recens* mínimo y máximo, respectivamente y en negrita se señalan las estimaciones de *O. b. arerunguaensis* más cercanas a la masa real de los ejemplares estudiados.

Especímen	Masa estimada (kg)							Masa real (kg)
	1	2	3	4	5	6	7	
<i>N. recens</i> MNHN 3050	32,3	28,7	31,8	28,8	51,7	27,8	32,6	–
<i>O. b. arerunguaensis</i> macho ZVC-M 1309	34,4	30,4	33,9	16,2	34	15,4	16,6	21,5
<i>O. b. arerunguaensis</i> hembra ZVC-M 1310	34,4	30,4	33,9	25,8	47,8	24,3	20	23

Las ecuaciones 1 (basada en el ancho de epífisis distal de “todos los ungulados”) y 5 (a partir del ancho medio de la diáfisis en Equidae) son las que no estiman bien las masas de los ejemplares de ciervos actuales utilizados, ya que arrojaron resultados muy apartados del dato real (conocido).

Por el contrario, las ecuaciones 4 y 6 que relacionan la masa corporal con el ancho medio de la diáfisis para “todos los ungulados” y solo para Cervidae, junto con aquella que se basa en la circunferencia de la diáfisis (7), son las mejores opciones como estimadores. A partir de ellas, se obtuvieron las masas estimadas más próximas a los valores reales de los especímenes de *O. b. arerunguaensis*.

Considerando estos “mejores estimadores” en los especímenes usados de ciervos actuales, se asume que también lo son para nuestra especie fósil. Esto permite manejar un conjunto de valores de masa más probables (27,8; 28,8; 32,6 kg) que además, son bastante próximos entre sí.

5.3.3 Discusión

Un primer punto a cuestionarse sería: cuál de los modelos (ecuaciones) de ungulados de Scott (1990) es la que arroja resultados más certeros. Por un lado, en la bibliografía en general (Vizcaíno et al., 2016) se señala que las diferencias en los miembros de los ungulados que guardan directa relación con su forma de vida, su relación con el sustrato, etc, son aquellas manifiestas en los elementos más distales, sobre todo en los metápodos. Considerando toda la morfología apendicular (*i.e.*, fémur con tercer trocánter y relativamente robusto, elementos del dígito central más desarrollados con reducción de los laterales, y franca convergencia entre

la especie *T. minusculum* y el caballo actual en cuanto a la monodactilia estructural), sería lógico asumir que el modelo de comparación más certero es el de los équidos. Sin embargo, por el tamaño pequeño a mediano y el aspecto grácil se tiende a interpretar a los proterotéridos como animales de aspecto similar a ágiles cérvidos de talla mediana (Tauber, 2000). González et al. (2010) categorizan a *O. bezoartiucus* como un ciervo de mediana talla, con una masa corporal de entre 20 y 40 kg, que varía según el sexo y la población.

Asimismo, según Scott (1990), en aquellos grupos que tienen diferencias morfológicas significativas (lo que aplica a los fémures de équidos y cérvidos), hay una tendencia a creer *a priori* que las ecuaciones basadas en unos no sirven para otros. Eso es así para los metápodos (como se expresó antes, los elementos que más se modifican), pero en aquellos huesos cuyas dimensiones no se modifican tanto, las ecuaciones siguen funcionando. Esto sugiere que en ungulados la alometría puede generalizarse para algunas variables en la construcción de ecuaciones, que pueden ser entonces más ampliamente aplicadas. De hecho el fémur es uno de los huesos en el que la alometría funciona bien aun en taxa muy disímiles (Martin, 1980).

El modelo de Anderson et al. (1985) ha mostrado tener buen ajuste y ha permitido obtener estimaciones de masa para al menos dos individuos de *N. recens* (Ghizzoni et al., 2020 y este capítulo: 5.3.2). Sin embargo, este modelo ha sido muchas veces cuestionado, entre otras cosas porque se basa en regresiones a partir de taxa de mamíferos muy diferentes (desde ratones hasta elefantes) (Bertram & Biewener, 1990; Carrano, 2001). Campione & Evans (2012), a partir de un análisis con 200 taxa de mamíferos, entre ellos 41 ungulados, corroboraron el modelo de Anderson et al. (1985). Mostraron que existe una fuerte correlación entre la circunferencia combinada del estilopodio (húmero + fémur) y la masa corporal en ungulados, y que esa relación no es diferente a la del resto de los mamíferos. Campione & Evans (2012) ratificaron también que la longitud del fémur y del húmero tienen un alto porcentaje de error de predicción (% PE), del entorno del 50%.

En función de estas puntualizaciones y de los resultados aquí obtenidos, parece razonable:

- 1- Descartar los resultados basados en las ecuaciones generadas a partir de los datos de équidos ya que, a pesar de tener buenos % PE y % SEE (tabla 5.2), se comprobó que no ajustan bien en otros grupos como ciervos (se obtuvieron valores de masa para *O. b. arerunguensis* muy por encima de los reales).
- 2- Considerar como resultados “más válidos” (o “mejores”) aquellos obtenidos a partir de las ecuaciones de regresión de F6 para “todos los ungulados” y “Cervidae”. Cualquiera

de estas dos ecuaciones arroja resultados coherentes, que además son muy similares entre sí.

- 3- La variable morfológica que, de acuerdo a los modelos de Scott (bajos % PE y % SEE) y a nuestros resultados, ajusta mejor, es F6: diámetro transverso a nivel medio de la diáfisis.
- 4- Tanto F6 como la circunferencia del hueso a ese nivel (relacionada geoméricamente con la anterior) son factibles de usarse con confianza para estimar la masa de ungulados fósiles.

Por último, es conveniente aclarar que los resultados podrían estar sobrestimados ya que no se aplicaron factores de corrección (CF). Existe un sesgo estadístico que se produce al momento de la de-transformación del resultado de la ecuación de regresión expresada en forma logarítmica a la unidad de medida original (Smith, 1993). Antes de aplicar un CF se deben tener los datos de la muestra original para testear la normalidad de los residuos logarítmicos de la regresión, información con la que no se cuenta. Un CF aplicado a un conjunto de residuos logarítmicos que no tiene distribución normal conduciría a sobrestimaciones de los resultados de las ecuaciones, es decir, a masas corporales sobrestimadas (Smith, 1993).

No obstante, los resultados aquí obtenidos “más probables” son coherentes entre sí y se encuentran dentro del rango obtenido por Ghizzoni et al. (2020) para *N. recens* (20-40 kg). Los distintos valores de masa corporal conseguidos hasta el momento para el taxón son aceptables si se considera que se trata de un conjunto de datos provenientes de diferentes individuos.

5.4 Referencias

- Bertram, J.E.A. & Biewener, A.A., 1990. Differential scaling of the long bones in the terrestrial Carnivora and other mammals. *Journal of Morphology* 204:157-169.
- Carrano, M.T., 2001. Implications of limb bone scaling, curvature and eccentricity in mammals and non-avian dinosaurs. *Journal of Zoology* 254:41-55.
- Campione, N.E. & Evans, D.C., 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biology* 10:60.
- Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., 2012. Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology* 287:53-64.

- Croft, D., 2016. Horned Armadillos and Rafting Monkeys: The Fascinating Fossil Mammals of South America. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, 320pp.
- Croft, D., 2000. Archaeohyracidae (Mammalia: Notoungulata) from the Tinguiririca Fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores. PhD thesis, University of Chicago, Chicago. pp
- Damuth, J., MacFadden, B.J., 1990. Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications. Cambridge University Press, 397pp.
- Gillooly, J.F., Allen, A.P., West, G.B., Brown, J.H., 2005. The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:140-145.
- González, S., Cosse, M., Braga, F.G., Vila, A.R., Merino, M.L., Dellafiore, C. J., Cartes, L., Maffei, L., Dixon, M.G., 2010. Pampas deer *Ozotocerus bezoarticus* (Linnaeus 1758). En: Duarte, J.M.B. & González, S. (eds.). *Neotropical Cervidology: Biology and Medicine of Latin American Deer*. Jaboticabal, Brazil & Gland, Switzerland: Funep, in collaboration with IUCN, 119-132.
- Hopkins, S., 2018. Estimation of Body Size in Fossil Mammals. En: Croft, D., Su, D., Simpson, S. (eds.). *Methods in Paleocology. Reconstructing Cenozoic terrestrial environments and ecological communities*. Springer, 7-22.
- Janis, C.M., 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. En: Damuth, J. & MacFadden, B.J. (eds.). *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications*, Cambridge University Press, 255-300.
- Liow, L.H., Fortelius, M., Bingham, E., Lintulaakso, K., Mannila, H., Flynn, L., et al., 2008. Higher origination and extinction rates in larger mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:6097-6102.
- Liow, L.H., Fortelius, M., Lintulaakso, K., Mannila, H. & Stenseth, N.C., 2009. Lower extinction risk in sleep-or-hide mammals. *The American Naturalist* 173:264-272.
- Martin, A.P. & Palumbi, S.R., 1993. Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90:4087-4091.
- Martin, R.A., 1980 Body mass and basal metabolism of extinct mammals. *Comparative biochemistry and physiology* 66:307-314.
- McNab, B.K., 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 63:25-54.

- Mendoza, M., Janis, C.M., Palmqvist, P., 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *Journal of Zoology* 270:90-101.
- Ortiz Jaureguizar, E., Bond, M., López, G., Giallombardo, A., Villafañe, A., 2003. Estimación de la masa corporal de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) y análisis de su patrón de cambio a través del tiempo. *Ameghiniana* 40:64R.
- Peters, R. H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, New York, 329pp.
- Price, S.A., & Hopkins, S.S.B., 2015. The macroevolutionary relationship between diet and body mass across mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 115:173-184.
- Scott, K.M., 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. En: J. Damuth, J., & MacFadden, B.J. (eds.). *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications*, Cambridge University Press, 301-335.
- Sibly, R.M. & Brown, J.H., 2007. Effects of body size and lifestyle on evolution of mammal life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:17707-17712.
- Smith, R.J., 1993. Bias in equations used to estimate fossil primate body mass. *Journal of Human Evolution* 25:31-41.
- Smith, R.J., 1984. Allometric scaling in comparative biology: problems of concept and method. *American Journal of Phylology* 246:R1521-R160.
- Smith, R.J., 1981. Interpretation of correlations in intraspecific and interspecific allometry. *Growth* 45:291-297.
- Snowdon, P., 1991. A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions. *Canadian Journal of Forest Research* 21:720-724.
- Tauber, A., 2000. Hallazgos de Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) en el Pleistoceno de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 37:157-162.
- Van Valkenburgh, B., 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. En: J. Damuth, J. & MacFadden, B.J. (eds.). *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications*, Cambridge University Press, 181-205.
- Vizcaíno, S., Bargo, S., Cassini, G., Toledo, N., 2016. Forma y función en paleobiología de vertebrados. EDULP, La Plata, 268pp.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F., Fariña, R.A., Giacomo, M.D., Perry, J.M.G., Prevosti, F.J., Toledo, N., Cassini, G.H., 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 Palaeoecology* 292:507-519.

*Los Protheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución estratigráfica y paleoecología*



West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J., 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122-126.

Whittaker, R. J., 1999. Scaling, energetics, and diversity. *Nature* 401:865-866.



ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL DE PROTEROTÉRIDOS DEL CUATERNARIO (MAMMALIA, LITOPTERNA) Y DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO EJEMPLAR DE *NEOLICAPHRIUM RECENS* FRENGUELLI, 1921

MARTÍN GHIZZONI

Escuela Tecnológica Superior de Administración y Servicios, Consejo de Educación Técnico Profesional,
Juan Carlos Gómez 351, 50000 Salto, Uruguay.
martinghizzoni@gmail.com

ANDREA CORONA , MARTÍN UBILLA & DANIEL PEREA

Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias,
Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay.
acorona@fcien.edu.uy, martinubilla@gmail.com, pereadnl@gmail.com

ABSTRACT – Body mass estimation of Quaternary proterotheriids (Mammalia, Litopterna) and description of a new specimen of *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921. A body mass estimation for Quaternary specimens of the family Proterotheriidae was performed using predictive regression equations for extant ungulates. A body mass of 20–40 kg for *Neolicaphrium recens* and of <70 kg for *Uruguayodon alius* are determined based on the analysis of dental, mandibular, and postcranial dimensions including lengths, areas, and volumes. This study incorporates estimates obtained through measurements of elements of the appendicular skeleton, humerus, tibia and astragalus. Limb bones are directly related to body support and locomotion, and therefore their measurements are better estimators of body mass than craniodental dimensions. Additionally, is described and studied a new material of *N. recens* exhumed from Pleistocene deposits of Colonia Department, southwestern Uruguay.

Keywords: body mass, Litopterna, *Neolicaphrium recens*, Proterotheriidae, *Uruguayodon alius*.

RESUMO – Uma estimativa de massa corporal é feita para espécimes quaternários da família Proterotheriidae por meio de equações de regressão preditiva para ungulados atuais. Com base na análise de dimensões dentária, mandibular e pós-craniana, que inclui comprimentos, áreas e volumes, foram determinadas massas corporais de 20 a 40 kg para *Neolicaphrium recens* e <70 kg para *Uruguayodon alius*. Este estudo incorpora estimativas obtidas através de medidas de elementos do esqueleto apendicular, úmero, tíbia e astrágalo. Os ossos dos membros estão diretamente relacionados ao suporte e a locomoção do corpo e, portanto, suas medidas são melhores estimadores de massa corporal do que as dimensões crânio-dentárias. Além disso, um novo material de *N. recens* proveniente de sedimentos pleistocênicos do Departamento de Colonia, sudoeste do Uruguai, é descrito e estudado.

Palavras-chave: Litopterna, masa corporal, *Neolicaphrium recens*, Proterotheriidae, *Uruguayodon alius*.

INTRODUCCIÓN

Durante el Cenozoico, Sudamérica se mantuvo mayormente aislada del resto de las masas continentales, lo que motivó el origen y diversificación de grupos particulares endémicos (Simpson, 1980; Croft, 1999; Benton, 2005). Los Litopterna son uno de estos grupos, constituido por ungulados superficialmente semejantes a caballos, jirafas o camellos. Los miembros recuerdan los de los perisodáctilos, con una tendencia a la reducción de dígitos (siendo el dedo III el principal) como adaptación al hábito cursorial (Ubilla

et al., 2011). Su dentición es completa, aunque relativamente más sencilla que la de otros ungulados y con diastema breve o ausente. La familia Proterotheriidae Ameghino, 1887 (Paleoceno tardío–Pleistoceno tardío) es la más diversa del orden, con una amplia distribución que incluye Colombia, Venezuela, Bolivia, Brasil, Chile, Argentina y Uruguay (Villafañe *et al.*, 2006; Scherer *et al.*, 2009, McGrath *et al.*, 2020). En los últimos años los proterotéridos han sido objeto de varios análisis sistemáticos, habiéndose profundizado también en aspectos paleoecológicos (Soria, 2001; Schmidt, 2015; Corona *et al.*, 2018, 2019a,b, 2020).

La masa corporal es una de las características descriptivas fundamentales de un organismo y en los mamíferos tiene un estrecho vínculo con variables fisiológicas (McNab, 1990; Heusner, 1991; White & Seymour, 2005), comportamentales y ecológicas (Damuth, 1981; Garland, 1983a; Eisenberg, 1990), y biomecánicas (Biewener, 1982; Garland, 1983b; Selker & Carter, 1989; Farley *et al.*, 1993; Iriarte-Díaz, 2002). Por lo tanto, su estimación en especies fósiles es importante para posteriores estudios paleobiológicos y paleoecológicos.

La estimación del tamaño corporal puede ser realizada a través de la aplicación de diferentes metodologías. Los modelos predictivos basados en ecuaciones de regresión relacionan la masa corporal de organismos actuales con dimensiones del esqueleto como medidas y propiedades mecánicas de los huesos largos, y medidas cráneo-dentales (Alexander *et al.*, 1979; Anderson *et al.*, 1985; Biknevičius, 1999; Millien & Bovy, 2010; Torregrosa, 2010). Por otra parte, los métodos volumétricos están basados en la reconstrucción tridimensional, como *Physical Sculpting* (Gregory, 1905; Colbert, 1962; Kitchener, 1993; Paul, 1997), *Geometric Slicing* (Heptonstall, 1971), *3-D Mathematical Slicing* (Henderson, 1999), *Rotational Solids* (Gunga *et al.*, 1999), *NURBS (Nonuniform Rational B-splines)* (Hutchinson *et al.*, 2007) y *Convex Hulling* (Sellers *et al.*, 2012).

En este trabajo se realiza una estimación de masa corporal para ejemplares de la familia Protheroheriidae, del Cuaternario sudamericano. Como antecedente, Ortiz Jaureguizar *et al.* (2003) realizan una estimación para *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 en base a la superficie oclusal de los molares aplicando ecuaciones predictivas. En este estudio se aplica un método similar analizándose varios especímenes de *Neolicaphrium* y uno de *Uruguayodon alius* Corona, Perea & Ubilla, 2019, pero incorporando otras dimensiones cráneo-dentales y adicionalmente se analizan elementos postcraneales. Complementariamente, se describe nuevo material dentario para la especie *N. recens*, ampliando así su registro geográfico y estratigráfico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 12 especímenes de proterotéridos, de los géneros *Neolicaphrium* y *Uruguayodon*, representados por fragmentos de mandíbulas y cráneos, con su correspondiente dentición. Fueron analizados también restos del esqueleto apendicular que incluyen un astrágalo, un fragmento de húmero y una tibia. Todos los materiales proceden de depósitos cuaternarios de Argentina, Brasil y Uruguay.

Las estimaciones fueron realizadas mediante ecuaciones de regresión desarrolladas por varios autores (Tabla 1). Estos modelos predictivos relacionan la masa con varias variables morfológicas cráneo-dentales y apendiculares para ungulados en general. La selección de variables se realizó en base al estado de preservación de cada espécimen e incluye longitudes, áreas y volúmenes.

Variables morfológicas. Húmero: longitud (**H1**), ancho transverso anterior de la tróclea (**H4**), ancho transverso máximo de la epífisis distal (**H5**), ancho transverso posterior

de la tróclea (**H6**), circunferencia al punto medio de la diáfisis (**Ch**); Astrágalo: longitud lateral (**L**), ancho transverso (**I**), ancho transverso de la tróclea (**Li1**), longitud lateral de la tróclea (**Li2**), ancho anteroposterior de la porción medial (**Li9**); Tibia: longitud (**T1**), ancho transverso proximal (**T2**), ancho transverso distal (**T4**), ancho anteroposterior distal (**T5**), ancho transverso de la diáfisis (**T6**), ancho anteroposterior de la diáfisis (**T7**); Dentición inferior y mandíbula: longitud del 1^{er} al 3^{er} molar (**M₁₋₃ length**), longitud del 1^{er} molar (**FLML**), longitud del 2^{do} molar (**SLML**), longitud del 3^{er} molar (**TLML**), longitud posterior de la mandíbula (**PJL**); Dentición superior: longitud del 1^{er} al 3^{er} molar (**M¹⁻³ length**), longitud del 1^{er} molar (**M¹ length**), longitud del 2^{do} molar (**SUML**), longitud del 3^{er} molar (**M³ length**); Cráneo: altura occipital (**OCH**). Las abreviaturas de las variables morfológicas son las definidas por los autores correspondientes (Tabla 1).

La longitud del húmero (material MPAB 1554) debió ser estimada debido a que este no se preserva completo y se realizó con la ecuación:

$$L = 12.27 \times D^{0.867} \quad (r = 0.986)$$

(Bertram & Biewener, 1992), que relaciona la longitud total (**L**) con el diámetro de la diáfisis (**D**). Los diámetros, anteroposterior (15.0 mm) y transverso (12.6 mm), fueron medidos en el punto más cercano a la posible ubicación de la parte media de la diáfisis. La longitud humeral resultante, que se estimó como el promedio de los valores arrojados por cada diámetro, es 119 mm. La razón entre la longitud total humeral y el ancho transverso máximo de la epífisis distal para proterotéridos en base a medidas publicadas por Corona *et al.* (2018, Tabla 1) es en promedio 4.5 (muestra n = 5, mín = 4.1, máx = 5.2, coeficiente de variación CV = 11 %), asumiendo similitud geométrica le corresponde al húmero del espécimen MPAB 1554 una longitud estimada de 26.9 mm \times 4.5 \cong 120 mm. Los resultados de estas estimaciones son próximos al reportado por Kraglievich (1930) como longitud probable: 120 mm.

Con las estimaciones obtenidas por cada variable osteológica se determinó un valor promedio ponderado en función del poder predictivo de cada ecuación. Algunas estimaciones tienen mayor peso sobre otras lo cual está establecido por sus estadísticos (r^2 , %SEE, %PE, etc.). En este trabajo se consideraron los valores de %SEE dado que están disponibles para todas las ecuaciones excepto para las relativas al húmero, para este último se usaron los valores de r^2 . Para la ecuación de la circunferencia humeral (ecuación 05) no fue reportado el valor de r^2 por sus autores por lo que debió ser determinado a través de la base de datos, en Anderson *et al.* (1985). El promedio ponderado se calculó con la función $W_M = \Sigma ((M_i / \%SEE_i) \times \Sigma \%SEE) \times n^2$, siguiendo un procedimiento similar al de Christiansen & Harris (2005). Las estimaciones relativas al húmero se determinaron con la relación $W_M = \Sigma (M_i \times r_i^2) / \Sigma r^2$ (Sokal & Rohlf, 2009).

Abreviaturas institucionales. Ctes-PZ UNNE, Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina; FC-DPV, Colección Paleontológica de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, Universidad de

Tabla 1. Ecuaciones de predicción de masa corporal. **Abreviaturas:** %PE, error de predicción promedio; %SEE, error standard de estimación; r², coeficiente de determinación; s/d, sin datos; (a), valor determinado en este trabajo.

Table 1. Body mass prediction equations. **Abbreviations:** %PE, mean percentage prediction error; %SEE, standard error of estimate; r², coefficient of determination; s/d, no data; (a), value obtained in this work.

Variable	Ecuación	% PE	% SEE	r ²	Referencia
H1	01) log M = 3.4026 log H1 – 2.3707	28	43	0.9209	Scott (1990)
H4	02) log M = 2.4815 log H4 + 0.4516	22	33	0.9516	Scott (1990)
H5	03) log M = 2.5752 log H5 + 0.2863	20	30	0.9575	Scott (1990)
H6	04) log M = 2.7630 log H6 + 1.3617	s/d	s/d	0.9274	Scott (1983)
Ch	05) Ch = 1.08 W ^{0.38}	s/d	s/d	0.9873 (a)	Anderson et al. (1985)
L x l = X	06) M = 3.16 X ^{1.482}	44	63	s/d	Martínez & Sudre (1995)
Li1	07) ln M = 2.789 ln Li1 + 2.078	s/d	41.98	0.9846	Tsubamoto (2014)
Li1 x Li2 = Ar1	08) ln M = 1.411 ln Ar1 + 1.837	s/d	45.00	0.9827	Tsubamoto (2014)
Li1 x Li9 = Ar3	09) ln M = 1.400 ln Ar3 + 2.116	s/d	43.05	0.9839	Tsubamoto (2014)
Ar1 x Li9 = Vo1	10) ln M = 0.939 ln Vo1 + 1.949	s/d	46.13	0.9820	Tsubamoto (2014)
T1	11) log M = 3.5808 log T1 – 3.1732	65	88	0.7567	Scott (1990)
T2	12) log M = 2.8491 log T2 – 0.2495	21	32	0.9534	Scott (1990)
T4	13) log M = 2.6075 log T4 + 0.4247	28	41	0.9269	Scott (1990)
T5	14) log M = 2.8949 log T5 + 0.6420	24	35	0.9450	Scott (1990)
T6	15) log M = 2.7382 log T6 + 0.8761	24	34	0.9469	Scott (1990)
T7	16) log M = 2.9060 log T7 + 0.9909	27	42	0.9243	Scott (1990)
M ₁₋₃ length	17) log M = 3.14 log M ₁₋₃ length – 0.60	36.34	55.82	0.93	Damuth (1990)
FLML	18) log M = 3.263 log FLML + 1.337	34.6	51.4	0.933	Janis (1990)
SLML	19) log M = 3.201 log SLML + 1.130	31.9	46.6	0.944	Janis (1990)
TLML	20) log M = 3.183 log TLML + 0.801	41.7	64.1	0.905	Janis (1990)
PJL	21) log M = 2.412 log PJL + 0.031	36.5	52.8	0.931	Janis (1990)
M ¹⁻³ length	22) log M = 3.05 log M ¹⁻³ length – 0.37	39.54	60.30	0.92	Damuth (1990)
M ¹ length	23) log M = 3.09 log M ¹ length + 1.21	42.34	60.73	0.92	Damuth (1990)
SUML	24) log M = 3.184 SUML + 1.091	34.7	51.7	0.932	Janis (1990)
M ³ length	25) log M = 2.81 log M ³ length + 1.29	48.60	81.61	0.86	Damuth (1990)
OCH	26) log M = 2.873 log OCH – 0.457	28.1	42.5	0.948	Janis (1990)

la República, Montevideo, Uruguay; **MACN-A**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Ameghino, Buenos Aires, Argentina; **MACN-Pv**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; **MACN-S**, Museo Arqueológico y de Ciencias Naturales de Salto, Salto, Uruguay; **MCN-PV**, Coleção Científica de Paleovertebrados, Museu de Ciências Naturais, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brasil; **MHD-P**, Museo Histórico Departamental de Artigas, Artigas, Uruguay; **MLP**, Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MPAB**, Museo Paleontológico “Alejandro Berro”, Mercedes, Uruguay; **MPAC**, Museo Paleontológico “Armando Calcaterra”, Colonia del Sacramento, Uruguay; **MPAT**, Museo Paleoantropológico “Rincón de Atacama”, Termas de Río Hondo, Santiago del Estero, Argentina.

Materiales estudiados. *Neolicaphrium recens* Ctes-PZ UNNE 1604: rama mandibular izquierda con preservación de dp1–m2 (Bond *et al.*, 2001); holotipo de *Uruguayodon alius* FC-DPV 267: dentario derecho preservando p1–m3 y tibia izquierda (Corona *et al.*, 2019a); *Neolicaphrium* cf. *N.*

recens FC-DPV-749: M2–M3 derechos (Ubilla *et al.*, 2011b); *Neolicaphrium recens* FC-DPV-776: rama mandibular derecha con p3–m3 (Bond *et al.*, 2001); *Neolicaphrium* sp. MACN-Pv-16603b: M3 derecho (Ubilla *et al.*, 2011b y nueva descripción en Corona *et al.*, 2019b); *Neolicaphrium* cf. *N. recens* MACN-S-92: cráneo incompleto con preservación parcial de ambas series premolares y molares (Ubilla *et al.*, 2011b); cf. *Neolicaphrium recens* MCN-PV 6976: astrágalo izquierdo (Scherer *et al.*, 2009); *Neolicaphrium recens* MHD-P 509: serie dentaria superior derecha e izquierda con porción basal de cigomático preservando P4–M3 (Corona *et al.*, 2019b); holotipo de *Neolicaphrium recens* MLP-34-V-22-12: rama mandibular izquierda con preservación de p3–m3 (Bond *et al.*, 2001); cf. *Neolicaphrium recens* MPAB 1554: fragmento distal de húmero izquierdo (Corona *et al.*, 2018); *Neolicaphrium recens* MPAC 1113: porción de maxilar derecho incluyendo P4–M3. Este ejemplar representa un nuevo hallazgo y se describe más adelante; *Neolicaphrium recens* MPAT 073: hemimandíbula derecha con m1. El material también incluye m2 aislado que no fue considerado en este estudio debido a su estado incompleto (Gaudioso *et al.*, 2017).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden LITOPTERNA Ameghino, 1889
 Familia PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887

Neolicaphrium Frenguelli, 1921

Especie tipo: *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921.

Neolicaphrium recens
 (Figuras 1–2, Tabla 2)

Material. MPAC 1113, porción de maxilar derecho incluyendo P4–M3.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Bahía de Colonia, Departamento de Colonia, Uruguay, en pelita arenosa verdosa, cuspidal, Formación Dolores (Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano).

Descripción. Las piezas dentarias preservadas presentan coronas altas con abundante cemento rellenando las cavidades externas y los valles internos, como en otros ejemplares conocidos de *Neolicaphrium recens*. Todos los dientes presentan los estilos muy desarrollados, con el parastilo y el mesostilo más que el metastilo. No se observan pliegues ni cíngulos labiales. En P4 y M1 el grado de desgaste es avanzado y no se distinguen cúspides, apreciándose solamente un cíngulo anterolingual fuertemente desarrollado y el protocono levemente separado del hipocono por un surco, mayormente visible en P4.

En el M1 la capa de esmalte de las paredes mesial y distal está muy adelgazada por la presión y el desplazamiento que ejercen las piezas adyacentes, generando una disposición imbricada de la dentición. El M2 posee el trígono más ancho que el talón. La pared mesial es lingualmente oblicua por

detrás del cíngulo anterolingual y por delante del protocono. Las cúspides menores están unidas por el desgaste. El M3 posee el protocono desarrollado y el hipocono reducido. El cíngulo anterolingual es fuerte y profundo, limitado a la cara mesial, no unido al protocono. La pared mesial del diente (por delante del cíngulo anterolingual) aún no ha emergido completamente del alvéolo.

Comentarios generales. La morfología de M2, con el ancho del trígono mayor que el talón y la disposición oblicua de la pared mesial, el grado de desarrollo de los cíngulos anterolinguales, la presencia de abundante cemento y la altura de las coronas permiten la asignación a *Neolicaphrium recens*. Este ejemplar presenta la particularidad de exhibir un menor grado de desgaste de las piezas dentarias respecto a otros especímenes hasta ahora conocidos de la especie. Esto permite conocer con mayor detalle la morfología dentaria siendo muy notable la erupción diferida del último molar en relación con los anteriores. El hallazgo de este material confirma la presencia de los proterotéridos en la Formación Dolores (sur de Uruguay) para la cual hasta ahora había sido citado cf. *Neolicaphrium* (Ubilla *et al.*, 2018). Según el catálogo del museo, el nuevo material aquí descrito para la especie fue hallado en un nivel superior verde asignado al “Bonaerense”. Dichos depósitos son claramente asimilables a la Formación Dolores, descritos con más detalle en otras zonas cercanas de la franja del Río de la Plata (Corona *et al.*, 2013). Asimismo, se trata del registro más austral del taxón, ampliándose el rango de distribución geográfica conocido hasta el momento. Esto también implica una posible adaptación a condiciones ambientales diversas.



Figura 1. Ubicación del hallazgo del espécimen MPAC 1113. Modificado de Toriño & Perea (2018).

Figure 1. Location of the site where the specimen MPAC 1113 was found. Modified from Toriño & Perea (2018).

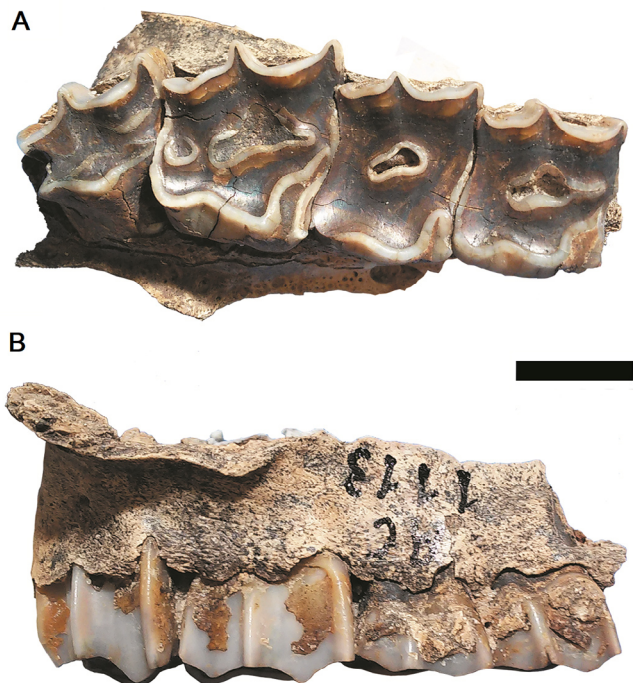


Figura 2. *Neolicaphrium recens* (MPAC 1113) en vista oclusal (A) y labial (B). Escala = 10 mm.

Figure 2. *Neolicaphrium recens* (MPAC 1113) in occlusal (A) and labial (B) view. Scale bar = 10 mm.

Tabla 2. Medidas del espécimen MPAC 1113 de *Neolicaphrium recens*.

Table 2. Measurements of the specimen MPAC 1113 of *Neolicaphrium recens*.

Dimensión	Medida (mm)
Longitud M1	11.5
Ancho M1	15.4
Longitud M2	15.4
Ancho M2	17.8
Longitud M3	13.8
Ancho M3	16.5

ESTIMACIONES DE MASA CORPORAL

Neolicaphrium. En general la mayor parte de las estimaciones en base a los elementos postcraneales sugieren una masa corporal de entre 20–30 kg aproximadamente (Tabla 3). En particular, la mayoría de los resultados obtenidos para el húmero del espécimen MPAB 1554 se encuentran entre los 14.5–24.7 kg y únicamente la predicción en base a la variable H6 arroja un resultado de alrededor de 50 kg. Los obtenidos para el astrágalo del espécimen MCN-PV 6976 se encuentran entre 18.9–31.2 kg. Los promedios ponderados en función del poder predictivo de las ecuaciones son 25.2 y 22.2 kg respectivamente.

Los valores de masa corporal obtenidos del análisis de la dentición superior se encuentran, en general, próximos a los 12–56 kg. Los promedios ponderados para cada espécimen se ubican entre 20.9–38.2 kg.

El análisis de la dentición inferior resulta en valores de masa de entre 21–52 kg aproximadamente. Los promedios ponderados del total de estimaciones relativas a cada ejemplar están entre 31.2–37.9 kg. Creighton (1980, fig. 1) muestra la relación entre el área del 1^{er} molar inferior y la longitud corporal para mamíferos en general. El ejemplar FC-DPV-776, que exhibe un importante grado de desgaste, es el de mayor área para ese molar (123.9 mm²) y de acuerdo a la curva de ajuste ($r = 0.952$) le corresponde una longitud corporal de ~ 1000 mm. Silva (1998) exploró la relación entre la longitud del cuerpo y la masa siendo para mamíferos terrestres no voladores $\log(\text{Body Length}) = 0.334 \log(\text{Body Mass}) + 2.518$ ($r = 0.99$). Esto arroja un valor de 27.7 kg para la longitud corporal estimada del ejemplar antes mencionado, resultado coherente y que queda incluido en el rango de valores obtenidos a través de las ecuaciones de regresión para el mismo, y también cercano a los promedios derivados de la dentición. Una variable morfológica craneal no relacionada a la dentición (altura occipital) se analiza en el espécimen MACN-S-92, obteniéndose una predicción de 26.3 kg.

Uruguayodon alius. El análisis de las dimensiones dentarias resulta en predicciones de masa de entre 56.5–88.5 kg, con un promedio ponderado de 67.2 kg. La longitud posterior de la mandíbula (**PJL**) resulta en una estimación de 62.7 kg. Las obtenidas en base a las dimensiones de la tibia se ubican entre 21.0–117.3 kg, con un promedio de 73.0 kg. El promedio ponderado incluyendo todas las variables, dentarias, mandibular y apendiculares, es de 70.8 kg.

Tabla 3. Resultados de masa corporal obtenidos para cada variable morfológica, para cada espécimen. Abreviaturas: **W_M**, promedio ponderado del total de estimaciones; **(a)**, estimado en base a ecuación de regresión; **(b)**, estimado en base a fotografía; **(c)**, estimado en base a suma de longitudes.

Table 3. Body mass results obtained for each morphological variable, for each specimen. **Abbreviations:** **W_M**, weighted mean of all estimates; **(a)**, estimate based on regression equation; **(b)**, estimate based on picture; **(c)**, estimate based on sum of lengths.

Especimen	Variable	Medida	Estimación y promedios (kg)
MPAB 1554 cf. <i>Neolicaphrium recens</i>	H1	11.9 cm (a)	19.5
	H4	1.93 cm	14.5
	H5	2.69 cm	24.7
	H6	1.33 cm	50.6
	Ch	44 mm	17.3
			W_M = 25.2
MCN-PV 6976 cf. <i>Neolicaphrium recens</i>	L x l	495.72 mm ²	31.2
	Ar1	291.6 mm ²	18.9
	Li1	16.2 mm	18.9
	Ar3	275.4 mm ² (b)	21.6
	Vo1	4957.2 mm ³ (b)	20.7
			W_M = 22.2
MACN-S-92 <i>Neolicaphrium</i> cf. <i>N. recens</i>	M ¹ length	14 mm	56.4
	SUML	1.25 cm	25.1
	M ³ length	12.6 mm	24.1
	M ¹⁻³ length	35.2 mm	22.2
	OCH	4.5 cm (b)	26.3
			W_M = 32.0

Tabla 3. Cont.

Table 3. Cont.

Espécimen	Variable	Medida	Estimación y promedios (kg)
MHD-P 509 <i>Neolicaphrium recens</i>	M ¹ length	10.1 mm	20.6
	SUML	1.29 cm	27.7
	M ³ length	9.8 mm	11.9
	M ¹⁻³ length	32.8 mm (c)	17.9
			W _M = 20.9
MPAC 1113 <i>Neolicaphrium recens</i>	M ¹ length	11.5 mm	30.7
	SUML	1.54 cm	48.8
	M ³ length	13.8 mm	31.1
	M ¹⁻³ length	40.7 mm (c)	34.6
			W _M = 38.2
FC-DPV-749 <i>Neolicaphrium</i> cf. <i>N. recens</i>	SUML	1.25 cm	25.1
	M ³ length	11.7 mm	19.6
			W _M = 24.2
MACN-Pv-16603b <i>Neolicaphrium</i> sp.	M ³ length	13.8 mm	31.1
FC-DPV-776 <i>Neolicaphrium recens</i>	FLML	1.18 cm	37.3
	SLML	1.36 cm	36.1
	TLML	1.46 cm	21.1
	M ₁₋₃ length	39.4 mm	25.7
			W _M = 31.2
MLP-34-V-22-12 <i>Neolicaphrium recens</i>	FLML	1.04 cm	24.7
	SLML	1.32 cm	32.8
	TLML	1.94 cm	52.1
	M ₁₋₃ length	38.3 mm	23.5
			W _M = 32.9
Ctes-PZ UNNE 1604 <i>Neolicaphrium recens</i>	FLML	1.25 cm	45.0
	SLML	1.3 cm	31.2
			W _M = 37.9
MPAT 073 <i>Neolicaphrium recens</i>	FLML	1.132 cm	32.6
FC-DPV 267 <i>Uruguayodon alius</i>	FLML	1.34 cm	56.5
	SLML	1.8 cm	88.5
	TLML	1.99 cm	56.5
	M ₁₋₃ length	51.3 mm (c)	58.9
	PJL	5.4 cm (b)	62.7
	T1	18 cm	21.0
	T2	4.79 cm	48.8
	T4	2.91 cm	43.1
	T5	2.83 cm	89.1
	T6	2.02 cm	51.5
	T7	2.35 cm	117.3
			W _M = 70.8

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este trabajo se realizó una aproximación a la masa corporal de algunos ejemplares de proterotéridos cuaternarios. Es una estimación basada solamente en el análisis de restos cráneo-dentales, mandibulares y postcraneales, fragmentarios y/o aislados.

En relación a la metodología aplicada, Brassey (2017) señala que la técnica de estimación de masa corporal por regresión posee ventajas de simplicidad, posibilidad de generar ecuaciones predictivas a partir de extensas bases de datos creadas con mediciones relativamente sencillas, objetividad en cuanto a que no requiere de la reconstrucción de la apariencia externa del organismo como en los métodos volumétricos y aplicabilidad a un registro fósil fragmentario o integrado por un pequeño número de elementos aislados. Pero, por otra parte, señala desventajas como riesgo de aplicación o interpretación incorrecta, cierta subjetividad en la elección de las variables morfológicas, incertidumbre en la selección de los grupos actuales a incluir en la base de datos para su posterior calibración, errores por potenciales deformaciones tafonómicas, influencia del estado ontogenético, aporte de un único valor escalar de masa sin datos sobre la distribución de la misma y por consiguiente sin información relativa al centro de masa ni las propiedades inerciales de los segmentos corporales necesarios para la estimación de varios aspectos biomecánicos, y cautela en el tratamiento de los resultados en los casos en que se realizan extrapolaciones fuera del rango de datos de los taxones actuales.

Además, Janis (1990) reconoce problemas en la estimación de masas corporales de ungulados en base a elementos cráneo-dentales indicando que a pesar de la existencia de relaciones de escalamiento estos no tienen relación directa con el soporte del cuerpo como los elementos del esqueleto apendicular y, adicionalmente en los mamíferos herbívoros en particular dado que procesan mayores volúmenes de alimento en comparación con otros mamíferos, es esperable que la configuración del cráneo y la dentición presente un vínculo más fuerte con la mecánica masticatoria que con el tamaño corporal. En lo relativo a las variables morfológicas, el poder predictivo en base a la longitud de los molares en ungulados es en general mayor al basado en áreas y anchos. Damuth (1990) también apoya lo último, y encuentra una tendencia a la sobrestimación de masas en ungulados del Paleógeno cuando se realiza en base a la superficie oclusal de los molares u otras variables que incluyan los anchos indicando que es consecuencia de los cambios en las proporciones de las estructuras dentarias, más angostas en faunas del Neógeno y más recientes, y que puede atribuirse a la adaptación al pastoreo.

Por otra parte, Damuth & MacFadden (1990) puntualizan que el uso de ecuaciones de regresión, aún con bajos errores de estimación, no garantiza la exactitud de las predicciones para todas las especies. Existen numerosas fuentes de error no reconocidas en la estimación de las especies fósiles y los errores estadísticos reportados en las regresiones basadas en formas vivientes son subestimaciones de la inexactitud de las predicciones para las especies extintas. También afirman

que el uso de más de una variable morfológica, como en la regresión múltiple, puede incrementar la exactitud.

En cuanto a la estimación de masa corporal en base a las dimensiones cráneo-dentales para *Neolicaphrium recens* realizada en este estudio, se determina un rango de ~20–40 kg de acuerdo a los promedios ponderados del total de estimaciones para cada espécimen. Este intervalo propuesto es consistente con los promedios obtenidos a partir de las variables dentarias y postcraneales para los ejemplares de asignación aún no confirmada a la especie. Lo anterior es coherente con la descripción de *N. recens* que realizan Bond *et al.* (2001) como de tamaño mediano a pequeño y comparable al del cérvido actual *Ozotoceros bezoarticus* (25–35 kg según González & Martínez-Lanfranco (2012)) y también con el estudio de Ortiz Jaureguizar *et al.* (2003) en el cual se le asigna menos de 50 kg. De acuerdo a lo anterior, las predicciones inferiores a 20 y superiores a 40 kg podrían representar subestimaciones y sobrestimaciones, respectivamente, pero se sugiere no descartar la posibilidad de masas corporales excepcionales superiores a ese intervalo tentativo.

Por su parte, para el espécimen de *Uruguayodon alius* los promedios de las predicciones basadas en medidas dentarias y del elemento apendicular son consistentes entre sí y próximos a 70 kg. Las dimensiones dentarias son en general superiores a las de *Neolicaphrium recens*, siendo esperable una masa corporal mayor. Los valores obtenidos de las mediciones en la tibia muestran mayor dispersión y los extremos (21.0 y 117.3 kg) deben considerarse con cautela. Posiblemente el valor mínimo represente una subestimación dado que las predicciones basadas en longitudes de los elementos apendiculares distales tienen asociados mayores errores predictivos que las basadas en longitudes de los elementos proximales, fémur y húmero (Scott, 1990). Si se excluye del conjunto de estimaciones a estos dos valores antes mencionados el promedio ponderado del total es 65.0 kg, resultado que continúa siendo próximo al promedio total sin excluir las predicciones dudosas (70.8 kg). La razón promedio entre las longitudes de los molares del espécimen de *U. alius* y las de FC-DPV-776 (*N. recens*) es 1.3 (n = 3, mín = 1.1, máx = 1.4, CV = 9.5 %). Asumiendo similitud geométrica ($M \propto L^3$) la masa de *U. alius* debe ser $1.3^3 \cong 2$ veces la de *N. recens*. Los resultados, además, sugieren la posibilidad de una masa corporal cercana a la de *Diadiaphorus majusculus* para la cual se han reportado, entre otras, estimaciones de entre 47 y 70 kg aproximadamente (Vizcaíno *et al.*, 2010; Cassini *et al.*, 2012).

El Índice de Robustez de la Tibia (cociente entre el ancho transversal de la diáfisis y la longitud funcional) es un indicador del ancho relativo disponible para la inserción de los músculos flexores y extensores del autopodio (Elissamburu, 2010) y de la resistencia a esfuerzos de flexión y de cizalladura (Samuels & Van Valkenburgh, 2008), y por lo tanto vinculado al sustento del peso corporal. Este índice, que se estimó como $IRT = T6 / T1 \times 100$, fue determinado en este trabajo para varios especímenes de proterotéridos (Figura 3) en base a datos tomados de Corona *et al.* (2019a, Tabla 2). El espécimen de *Uruguayodon alius* presenta un IRT menor que el del ejemplar de *Diadiaphorus majusculus* de índice más elevado

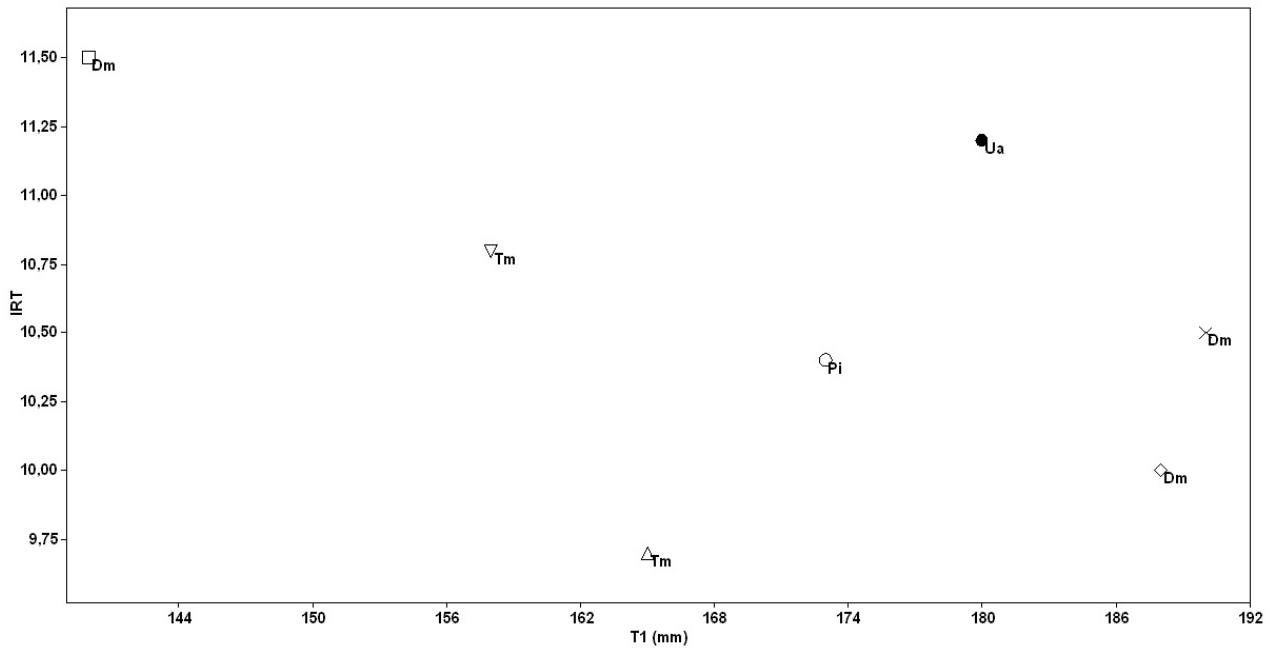


Figura 3. Longitud e Índice de Robustez de la Tibia para varios proteroteriidos. **Abreviaturas:** Dm, *Diadiaphorus majusculus*; Pi, Proterotheriinae indet.; Tm, *Tetramerorhinus mixtum*; Ua, *Uruguayodon alius* FC-DPV 267. **Símbolos:** Cuadrado, MACN-A 9176; triángulo, MACN-A 8970/1; triángulo invertido, MACN-A 8970/2; círculo, MLP 48-XII-16-1; cruz, MACN-A 9202; rombo, MACN-A 9180. En base a medidas tomadas de Corona *et al.* (2019a).

Figure 3. Length and Tibial Robustness Index for several proterotheriids. **Abbreviations:** Dm, *Diadiaphorus majusculus*; Pi, Proterotheriinae indet.; Tm, *Tetramerorhinus mixtum*; Ua, *Uruguayodon alius* FC-DPV 267. **Symbols:** Square, MACN-A 9176; triangle, MACN-A 8970/1; inverted triangle, MACN-A 8970/2; circle, MLP 48-XII-16-1; cross, MACN-A 9202; diamond, MACN-A 9180. Based on measurements taken from Corona *et al.* (2019a).

en la muestra ($IRT U. alius / IRT D. majusculus = 0.97$) y una menor longitud de la tibia respecto a la del ejemplar de *D. majusculus* de mayor valor para esa dimensión ($T1 U. alius / T1 D. majusculus = 0.95$), resultando en concordancia con una masa corporal algo menor que la del proteroteriido últimamente mencionado. La tibia de *U. alius* FC-DPV 267, aunque más corta, tiene mayores dimensiones en la región media de la diáfisis (anteroposterior y transversalmente) y mayor ancho anteroposterior en la porción proximal que la del espécimen de *D. majusculus* de mayor tamaño de la muestra. Por lo tanto, en base a los resultados y a la discusión anterior, se propone asignar al ejemplar de *Uruguayodon* una masa corporal de <70 kg.

Finalmente, teniendo presente las características fragmentarias de los materiales estudiados y las limitaciones de la metodología aplicada se recomienda que los resultados sean considerados con precaución hasta que sean hallados ejemplares más completos que permitan la aplicación de otros métodos de estimación.

AGRADECIMIENTOS

A la memoria del Prof. Walter Planke, artista y paleontólogo autodidacta. A L. Salvarrey y P. Toriño por sus sugerencias durante la preparación del manuscrito. A las personas e Instituciones que facilitaron el acceso a los materiales

estudiados: A. Kramarz, C. Luna, Museos de Colonia del Sacramento, M. Reguero, A. Rojas, y muy especialmente S. Calcaterra. A los árbitros anónimos por sus importantes comentarios. Contribución al Proyecto de Doctorado PEDECIBA Biología A.C. (Becas CAP 2014 y 2017).

REFERENCIAS

- Alexander, R.McN.; Jayes, A.S.; Maloiy, G.M.O. & Wathuta, E.M. 1979. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *Journal of Zoology*, **189**:305–314. doi:10.1111/j.1469-7998.1979.tb03964.x
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos Eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata*, **1**:1–26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, **6**:1–1027.
- Anderson, J.F.; Hall-Martin, A. & Russel, D.A. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs *Journal of Zoology*, **207**:53–61. doi:10.1111/j.1469-7998.1985.tb04915.x
- Benton, M.J. 2005. *Vertebrate Palaeontology*. 3rd ed. Oxford, Blackwell Publishing, 455 p.
- Bertram, J.E.A. & Biewener, A.A. 1992. Allometry and curvature in the long bones of quadrupedal mammals. *Journal of Zoology*, **226**:455–467. doi:10.1111/j.1469-7998.1992.tb07492.x

- Biewener, A.A. 1982. Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? *Journal of Experimental Biology*, **98**:289–301.
- Biknevicius, A.R. 1999. Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *Journal of Zoology*, **248**:179–187. doi:10.1111/j.1469-7998.1999.tb01194.x
- Bond, M.; Perea, D.; Ubilla, M. & Tauber, A. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Proterotheriidae (Liptopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Palaeovertebrata*, **30**:37–50.
- Brassey, C.A. 2017. *Body-mass estimation in Paleontology: a review of volumetric techniques*. Bethesda, The Paleontological Society, p. 133–156 (Papers 22). doi:10.1017/scs.2017.12
- Cassini, G.H.; Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S. 2012. Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology*, **287**:53–64. doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00886.x
- Christiansen, P. & Harris, J.M. 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology*, **266**:369–384. doi:10.1002/jmor.10384
- Colbert, E.H. 1962. The weights of dinosaurs. *American Museum Novitates*, **2076**:1–16.
- Corona, A.; Perea, D. & McDonald, G. 2013. *Catonyx cuvieri* (Xenarthra, Mylodontidae, Scelidotheriinae) from the late Pleistocene of Uruguay with comments regarding the systematics of the subfamily. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **33**:1214–1225. doi:10.1080/02724634.2013.764311
- Corona, A.; Perea, D. & Ubilla, M. 2018. The humerus of Proterotheriidae (Mammalia, Liptopterna) and its systematic usefulness: the case of “*Proterotherium berroi*” Kraglievich, 1930. *Ameghiniana*, **55**:150–161. doi:10.5710/AMGH.10.12.2017.3148
- Corona, A.; Perea, D. & Ubilla, M. 2019a. A new genus of Proterotheriinae (Mammalia, Liptopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **39**:e1567523. doi:10.1080/02724634.2019.1567523
- Corona, A.; Ubilla, M. & Perea, D. 2019b. New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Liptopterna, Proterotheriidae). *Andean Geology*, **46**:153–167. doi:10.5027/andgeoV46n1-3136
- Corona, A.; Badín, A.C.; Perea, D.; Ubilla, M. & Schmidt, G.I. 2020. A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Liptopterna) in the Late Miocene of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, **102**. doi:10.1016/j.jsames.2020.102646.
- Creighton, G.K. 1980. Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and body size in contemporary mammals. *Journal of Zoology*, **191**:435–443. doi:10.1111/j.1469-7998.1980.tb01475.x
- Croft, D.A. 1999. Placentals: endemic South American ungulates. In: R. Singer (ed.) *The Encyclopedia of Paleontology*, Fitzroy-Dearborn Publishers, p. 890–906.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, **290**:699–700. doi:10.1038/290699a0
- Damuth, J. 1990. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 229–253.
- Damuth, J. & MacFadden, B.J. 1990. Introduction: body size and its estimation. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 1–10.
- Eisenberg, J.F. 1990. The behavioral/ecological significance of body size in the Mammalia. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 25–37.
- Elissamburu, A. 2010. Estudio biomecánico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Homalodotherium* Flower 1873 (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana*, **47**:25–43. doi:10.5710/AMGH.v47i1.2
- Farley, C.T.; Glasheen, J. & McMahon, T.A. 1993. Running springs: speed and animal size. *Journal of Experimental Biology*, **185**:71–86.
- Frenguelli, J. 1921. Sobre un proterotérido del Pampeano superior de Córdoba, *Neolicaphrium recens*, nov. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, **7**:7–23.
- Garland, T., Jr. 1983a. Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *The American Naturalist*, **121**:571–587. doi:10.1086/284084
- Garland, T., Jr. 1983b. The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. *Journal of Zoology*, **199**:157–170. doi:10.1111/j.1469-7998.1983.tb02087.x
- Gaudioso, P.J.; Gasparini, G.M.; Herbst, R. & Barquez, R.M. 2017. First record of the *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Liptopterna) in the Pleistocene of Santiago del Estero Province, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, **57**:23–29. doi:10.11606/0031-1049.2017.57.03
- González, E.M. & Martínez-Lanfranco, J.A. 2012. *Mamíferos de Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación*. Montevideo, Ediciones de la Banda Oriental, 464 p.
- Gregory, W.K. 1905. The weight of the *Brontosaurus*. *Science*, **22**:572. doi:10.1126/science.22.566.572
- Gunga, H-Chr. *et al.* 1999. Body size and body volumen distribution in two sauropods from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaftliche Reihe*, **2**:91–102. doi:10.1002/mmng.1999.4860020106
- Henderson, D.M. 1999. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. *Paleobiology*, **25**:88–106. doi:10.1666/0094-8373(1999)025<0088:ETMACO>2.3.CO;2
- Heptonstall, W.B. 1971. An analysis of the flight of the Cretaceous pterodactyl *Pteranodon ingens* (March). *Scottish Journal of Geology*, **7**:61–78. doi:10.1144/sjg07010061
- Heusner, A.A. 1991. Size and power in mammals. *Journal of Experimental Biology*, **160**:25–54.
- Hutchinson, J.R.; Ng-Thow-Hing, V. & Anderson, F.C. 2007. A 3D interactive method for estimating body segmental parameters in animals: application to the turning and running performance of *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Theoretical Biology*, **246**:660–680. doi:10.1016/j.jtbi.2007.01.023
- Iriarte-Díaz, J. 2002. Differential scaling of locomotor performance in small and large terrestrial mammals. *Journal of Experimental Biology*, **205**:2897–2908.
- Janis, C.M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology:*

- estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 255–299.
- Kitchener, A.C. 1993. On the external appearance of the dodo, *Raphus cucullatus* (L. 1758). *Archives of Natural History*, **2**:279–301. doi:10.3366/anh.1993.20.2.279
- Kraglievich, L. 1930. Hallazgo de un proteroterídeo en la República del Uruguay (*Proterotherium berroi* n. sp.). *Revista de la sociedad "Amigos de la Arqueología"*, **4**:197–203.
- Martínez, J-N & Sudre, J. 1995. The astragalus of Paleogene artiodactyls: comparative morphology, variability and prediction of body mass. *Lethaia*, **28**:197–209. doi:10.1111/j.1502-3931.1995.tb01423.x
- McGrath, A.; Flynn, J. & Wyss, A.R. 2020. Proterotheriids and macraucheniids (Lipopterna: Mammalia) from the Pampa Castillo Fauna, Chile (Early Miocene, Santacrucian SALMA) and a new phylogeny of Proterotheriidae. *Journal of Systematic Palaeontology*, **18**:717–738. doi:10.1080/14772019.2019.1662500
- McNab, B.K. 1990. The physiological significance of body size. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 11–23.
- Millien, V. & Bovy, H. 2010. When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent. *Journal of Mammalogy*, **91**:11–18. doi:10.1644/08-MAMM-A-347R1.1
- Ortiz Jaureguizar, E.; Bond, M.; López, G.; Giallombardo, A & Villafañe, A. 2003. Estimación de la masa corporal de los Proterotheriidae (Mammalia, Lipopterna) y análisis de su patrón de cambio a través del tiempo. *Ameghiniana*, **40**:64R.
- Paul, G.S. 1997. Dinosaur models: the good, the bad, and using them to estimate the mass of dinosaurs. In: D.L. Wolberg; E. Stump & E. Rosenberg (eds.) *Dinofest™*, Academy of Natural Sciences, p. 129–142.
- Samuels, J.X. & Van Valkenburgh, B. 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology*, **269**:1387–1411. doi:10.1002/jmor.10662
- Scherer, C.S.; Pitana, V.G. & Ribeiro, A.M. 2009. Proterotheriidae and Macraucheniidae (Lipopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**:231–246. doi:10.4072/rbp.2009.3.06
- Schmidt, G.I. 2015. Actualización sistemática y filogenia de los Proterotheriidae (Mammalia, Lipopterna) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **18**:521–546. doi:10.4072/rbp.2015.3.14
- Scott, K.M. 1983. Prediction of body weight of fossil Artiodactyla. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **77**:199–215. doi:10.1111/j.1096-3642.1983.tb00098.x
- Scott, K.M. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 301–335.
- Selker, F. & Carter, D.R. 1989. Scaling of long bone fracture strength with animal mass. *Journal of Biomechanics*, **22**:1175–1183. doi:10.1016/0021-9290(89)90219-4
- Sellers, W.I.; Hepworth-Bell, J.; Falkingham, P.L.; Bates, K.T.; Brassey, C.A.; Egerton, V.M. & Manning, P.L. 2012. Minimum convex hull mass estimations of complete mounted skeletons. *Biology Letters*, **8**:842–845. doi:10.1098/rsbl.2012.0263
- Silva, M. 1998. Allometric scaling of body length: elastic or geometric similarity in mammalian design. *Journal of Mammalogy*, **79**:20–32. doi:10.2307/1382839
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid isolation. The curious history of South American Mammals*. New Haven, Yale University Press, 266 p.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 2009. *Introduction to Biostatistics*. Mineola, Dover Publications, 365 p.
- Soria, M. 2001. *Los Proterotheriidae (Lipopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia*. Buenos Aires, Museo Argentino de Ciencias Naturales, 167 p. (Monografías 1).
- Toriño, P. & Perea, D. 2018. New contributions to the systematics of the “Plohophorini” (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae) from Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, **86**:410–430. doi:10.1016/j.jsames.2018.07.006
- Torregrosa, V.; Petrucci, M.; Pérez-Claros, J.A. & Palmqvist, P. 2010. Nasal aperture area and body mass in felids: Ecophysiological implications and paleobiological inferences. *Geobios*, **43**:653–661. doi:10.1016/j.geobios.2010.05.001
- Tsubamoto, T. 2014. Estimating body mass from the astragalus in mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**:259–265. doi:10.4202/app.2011.0067
- Ubilla, M.; Perea, D.; Bond, M. & Rinderknecht, A. 2011. The first cranial remains of the Pleistocene proterotheriid *Neolicaphrium Frenguelli*, 1921 (Mammalia, Lipopterna): a comparative approach. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**:193–201. doi:10.1080/02724634.2011.539647
- Ubilla, M.; Rinderknecht, A.; Corona, A. & Perea, D. 2018. Mammals in last 30 to 7 ka interval (Late Pleistocene-Early Holocene) in Southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): last occurrences, climate, and biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*, **25**:291–300. doi:10.1007/s10914-017-9380-2
- 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 Proterotheriidae (Mammalia, Lipopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos*, **62**:155–166. doi:10.3989/egool.0662115
- Vizcaíno, S.F.; Bargo, M.S.; Kay, R.F.; Fariña, R.A.; Di Giacomo, M.; Perry, J.M.G.; Prevosti, F.J.; Toledo, N.; Cassini, G.H. & 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, Palaeoecology*, **292**:507–519. doi:10.1016/j.palaeo.2010.04.022
- White, C.R. & Seymour, R.S. 2005. Allometric scaling of mammalian metabolism. *Journal of Experimental Biology*, **208**:1611–1619. doi:10.1242/jeb.01501

Received in 09 August, 2019; accepted in 03 March, 2020.



CAPÍTULO 6

CONSIDERACIONES FINALES

De manera general, esta tesis se constituyó de dos grandes partes o hilos conductores. Por un lado, una estructura basada en la morfología y la sistemática clásica. Por otro lado, un enfoque novedoso, con el objetivo de aplicar algunas técnicas, evaluando su fiabilidad y la viabilidad de su implementación exitosa en los proterotéridos y en otros grupos de vertebrados fósiles sudamericanos.

Este trabajo permitió constatar que la distribución estratigráfica de la Familia Protheroheriidae en Uruguay es amplia, abarcando el lapso Oligoceno tardío-Holoceno Temprano. Las unidades litoestratigráficas de Uruguay contentivas de proterotéridos son las siguientes formaciones: Fray Bentos (Oligoceno tardío), Camacho (Mioceno tardío), Raigón (Plioceno-Pleistoceno), Sopas (Pleistoceno Tardío) y Dolores (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano).

La distribución geográfica dentro del mencionado país también es amplia, lo que contribuye además, a incrementar significativamente el rango latitudinal de la especie cuaternaria *Neolicaphrium recens*. Se documentó también, una diversidad taxonómica mayor que la esperada, en función de los antecedentes conocidos.

Considerando que en las publicaciones anexas se discuten ampliamente los diferentes tópicos tratados en esta síntesis, a continuación se jerarquizan los principales aspectos de la tesis.

6.1 Bioestratigrafía y paleobiogeografía

6.1.1 Oligoceno tardío

El registro más antiguo de la familia en Uruguay, representado por un fragmento mandibular en rocas del Oligoceno tardío (Piso/Edad Deseadense), tiene particular significación. Se trata del primer y único ejemplar de esa edad en nuestro país, coincidiendo con los registros más antiguos de la familia documentados en asociaciones de la Patagonia argentina y de Salla (Bolivia), con las que pueden establecerse comparaciones. Existen otras faunas deseadenses en Sudamérica (Pérez et al., 2018): Lacayani (Bolivia), Moquegua y Contamana (Perú) y en las formaciones Tremembé y Guabiro tuba (Brasil). En las dos primeras, los proterotéridos corresponden a fragmentos indeterminados y en las restantes, no existe registro.

La presencia de proterotéridos en rocas del Oligoceno de nuestro país implica un registro latitudinal intermedio para la familia en ese momento, entre el de los representantes patagónicos y los más septentrionales. Este patrón también lo muestran los gliptodontes paleopéltidos (Perea et al., 2014), los notoungulados Interatheriidae (Reguero et al., 2003) y los marsupiales Proborhyaenidae (Croft, 2016). La amplia distribución de la Familia Protheroheriidae desde su origen en el Oligoceno tardío podría estar indicando condiciones climáticas benignas que propiciaron su rápida expansión por el continente.

Es necesario continuar las prospecciones en la Formación Fray Bentos con el objetivo de que nuevos hallazgos permitan efectuar comparaciones más precisas, ya sea con las faunas de Argentina o las de Bolivia, posibilitando el planteo de hipótesis paleobiogeográficas con mayor sustento. Las comparaciones con otras faunas deseádenses están supeditadas a los hallazgos en las mismas.

6.1.2 Mioceno tardío

Los proterotéridos de la Formación Camacho integran la recientemente actualizada Cenozona de *Pseudoplohophorus absolutus* (Biozona de asociación PAZ, Perea et al., 2020b), incluida en el Miembro San Pedro, asignada al Piso/Edad Huayqueriense (*sensu* Cione & Tonni, 1995).

Los registros de proterotéridos en esta unidad evidenciarían una situación de aislamiento geográfico generada por la influencia del “Mar Entrerriense”, que propició el desarrollo de una mastofauna endémica (Perea et al., 2013). La ingresión marina constituyó una importante barrera física para la fauna continental, cuya libre dispersión quedó interrumpida manteniendo, a grandes rasgos, la separación biogeográfica entre una franja de la Mesopotamia argentina y Uruguay al Este y la región Pampeana-Patagónica, al Suroeste. Las edades numéricas disponibles a partir de isótopos de estroncio ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) en conchillas de *Aequipecten paranensis* documentan este fenómeno entre los 7,5-6,0 Ma (del Río et al., 2018). Soibelzon et al. (2019), basados en ostreidos, sugieren dos intervalos para los depósitos de Uruguay: 15-13 Ma y 11-9 Ma.

Por una parte, esta situación de aislamiento habría generado o favorecido la diversificación de algunos linajes de mamíferos, entre ellos los proterotéridos, explicando la presencia de la especie endémica de Uruguay, *Pseudobrachytherium breve* (Corona et al., 2020). Algunas similitudes morfológicas indican que posiblemente esta especie esté relacionada a *Brachytherium cuspidatum*, del Huayqueriense de la provincia de Entre Ríos, Argentina. No obstante, más estudios son necesarios para establecer con mayor claridad el patrón de

ancestralidad-descendencia e inferir, tanto una posible locación geográfica del ancestro común, como la ubicación temporal de la escisión de ambos taxones terminales.

Por otra parte, queda explícitamente manifiesta la relación con la Mesopotamia argentina a través de la especie compartida con el “Mesopotamiense” o la base de Formación Itzaingó (Huayqueriense, provincia de Entre Ríos, Argentina) *Neobrachytherium ameghinoi*, en adición a *Kraglievichia paranensis*, *Pliomorphus mutilatus* y *Saurocetes argentinus*, registrados exclusivamente en estas dos unidades (Perea et al., 2020b).

En este contexto paleobiogeográfico, la presencia en Uruguay del género *Neobrachytherium* resulta coherente ya que el mismo ha mostrado una distribución geográfica bastante amplia durante el lapso Mioceno tardío-Plioceno temprano. Esto incluye las provincias de San Juan, Buenos Aires, Entre Ríos, Catamarca, La Pampa, Mendoza, La Rioja y Tucumán (ver detalle en Corona et al., 2020).

6.1.3 Pleistoceno-Holoceno

En el lapso Plioceno-Pleistoceno la diversidad taxonómica de los proterotéridos decreció notablemente (Villafañe et al., 2006), por lo que el hallazgo de una nueva especie en la Formación Raigón, representada por 2 individuos, es relevante. La Formación Raigón, siempre se ha manifestado en cierta forma compleja en cuanto a la interpretación de su edad. Sus características stratigráficas muestran una relación de continuidad con la infrayacente Formación Camacho, sugiriendo una depositación durante un tiempo prolongado. Esto queda manifiesto en su asociación de vertebrados, con taxones pliocénicos (como los roedores *Josephoartigasia*, *Lagostomus (Lagostomopsis)*, y las aves corredoras Phorusracidae) y pleistocénicos (el perezoso *Catonyx tarijensis*, los gliptodontes *Plaxhaplous*, *Glyptodon* y *Doedicurus* y los ungulados *Palaeolama* y *Toxodon*). En tanto, el pecarí *Platygonus*, también presente en esta unidad, se distribuye en el Plioceno medio-Pleistoceno Temprano de Sudamérica. Las dataciones TL/OSL disponibles se ubican entre 373.000 y 100.000 años AP. Se conocen también edades mínimas de 390 a 154 ka (Ubilla & Martínez, 2016).

Es importante además, la cantidad de taxones endémicos, que demuestran una evolución prolongada en una situación de aislamiento de otras áreas de la región (Corona et al., 2019a). Específicamente, en lo que a *Uruguayodon alius* respecta, posee caracteres compartidos con *Thoatherium* y *Diadiaphorus*, del Santacrucense de Argentina (m3 sin entocónido desarrollado y sin tercer lóbulo). Esto sugiere que podría tratarse quizá de un representante moderno,

derivado de aquel linaje, que se habría distribuido a latitudes más bajas durante el Mioceno Medio, antes del establecimiento de la barrera física.

Por último, se ratificó la presencia de la especie cuaternaria *Neolicaphrium recens* en el Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano de Uruguay (formaciones Sopas y Dolores). El registro más austral de la especie se ubica en el departamento de Colonia, lo que incrementa su distribución latitudinal, que se ubica aproximadamente entre los 27º y 34º de latitud Sur.

6.2 Paleobiología y paleoambientes

Uno de los aspectos fundamentales en relación a la paleobiología de un vertebrado (de un mamífero en particular) es el relacionado a sus hábitos alimenticios, que además están estrechamente vinculados al ambiente físico. De esta manera a través de la inferencia de los primeros se obtienen elementos para la reconstrucción paleoambiental.

En este sentido, el avance más importante fue el obtenido en relación a las preferencias alimentarias de algunos especímenes de *Neolicaphrium recens*, utilizando como *proxy* el microdesgaste dentario, lo que fue contrastado con resultados previos independientes. Los resultados en los 7 ejemplares adultos considerados de *Neolicaphrium recens* mostraron un mayor porcentaje relativo de hoyos (cicatrices de vegetales blandos) sobre estrías (patrón de surcos causado por silicofitolitos de gramíneas), lo que indica que los especímenes analizados fueron ramoneadores y su dieta probablemente incluyó hojas carnosas, yemas y tallos de árboles y arbustos. Estos nuevos datos son consistentes con los resultados previos de análisis de isótopos de carbono y oxígeno para el taxón (Morosi & Ubilla, 2017) y con inferencias basadas en la fauna asociada a *N. recens* en Uruguay, indicando para la Formación Sopas un ambiente de pastizales abiertos a semiabiertos, con áreas forestadas, semejante a una sabana (Ubilla et al., 2016). Dado que este estudio incluyó especímenes de Argentina y Uruguay, es posible sugerir la presencia de este ambiente para todo el rango de distribución geográfica del taxón, que mencionáramos abarca aproximadamente el rango 27º-34º latitud S, y desde el Oeste de la provincia de Santiago del Estero hasta el Sureste del estado de Rio Grande do Sul (Corona et al., 2019b).

A través de los análisis de isótopos estables de carbono y oxígeno practicados al holotipo de *Uruguayodon alius*, fue posible determinar, en principio, una dieta con predominancia de vegetación C3. Esto indica que el ejemplar era probablemente ramoneador, en un ambiente abierto con vegetación arbustiva (Corona et al., 2019a), lo que va en concordancia con lo

inferido a partir del reciente hallazgo de *Desmodus*, a partir del cual se sugieren condiciones climáticas similares o más cálidas que las actuales en estas latitudes (Ubilla et al., 2019).

En tanto, para el holotipo de *Pseudobrachytherium breve* también se obtuvieron datos del microdesgaste dentario, presentando un patrón de estrías compatible con el consumo de gramíneas. El desarrollo de este tipo de vegetación parece probable en función de las condiciones secas y cálidas inferidas por Perea et al. (2020a) a partir de trazas de insectos.

Es conveniente puntualizar que tanto para *U. alius* como para *P. breve*, solo se cuenta con datos de un único ejemplar (por ser los únicos disponibles), por lo que refieren a un individuo en un contexto específico, en determinado ambiente y, probablemente, en condiciones de un micro hábitat específico. Es necesario ser cautelosos y evitar las generalizaciones hasta no contar con más datos congruentes que apoyen estas inferencias.

Otro aspecto paleobiológico muy importante y vinculado con aspectos morfológicos que a su vez derivan, en parte, de una adaptación al ambiente, es la masa corporal. La existencia de un número adecuado de ejemplares de *N. recens* y, como ya se ha expresado, la disponibilidad de información asociada, motivó el interés en conocer su tamaño (medido como masa corporal). Esto posibilita, eventualmente, establecer hipótesis sobre su postura, desplazamiento e incluso evaluar si los modelos predictivos basados en otros ungulados son directamente trasladables a este grupo.

En cuanto a las estimaciones del tamaño corporal, se aplicaron ecuaciones predictivas basadas en algunas dimensiones cráneo-dentales y del postcráneo tanto para *N. recens* como para *U. alius*. Se obtuvo para la primera un rango de ~ (20-40) kg a partir de varios *proxies* e individuos y, para la segunda, valores de < 70 kg. Teniendo presente las características fragmentarias de los materiales estudiados y las limitaciones de la metodología aplicada, algunos resultados deben ser considerados con cautela (Ghizzoni et al., 2020).

Las estimaciones de masa basadas en variables del fémur (teóricamente el elemento esquelético más confiable para este tipo de aproximaciones) arrojaron masas en el entorno de los 30 kg. La aplicación de las ecuaciones de regresión a ciervos actuales, que poseían información de su masa asociada a los esqueletos (hecho muy poco frecuente), resultó especialmente útil para poder testear los modelos. Esto permitió concluir que los valores obtenidos en este trabajo son coherentes y confiables.



6.3 Perspectivas

En función de los resultados obtenidos, surgen nuevas preguntas y potenciales abordajes. Especialmente importante se vuelve la obtención de edades numéricas para ciertos sedimentos y taxones. Esto contribuirá a la calibración más precisa de algunos depósitos, especialmente aquellos de la Formación Raigón, para la cual se han propuesto escenarios temporales que requieren de mayor resolución. Esto también redundará en una mejor reconstrucción de los eventos paleobiogeográficos,

Dado el actual estado de conocimiento, es fundamental abordar un análisis filogenético partiendo de una matriz actualizada, que incorpore la información que surge de los nuevos especímenes (en especial los de Uruguay). Esto permitirá, por un lado, contrastar la/las nuevas topologías con algunas propuestas recientes que resultan controvertidas (McGrath et al., 2019, 2020). Por otro lado, se espera que la posición filogenética de los nuevos taxones de Uruguay refuerce su condición como nuevas entidades y permita conjeturar respecto a sus posibles orígenes y relaciones.

Una línea muy promisoriosa es la del estudio del patrón de microdesgaste. Para ejecutarla, es necesaria una adecuada capacitación y la adquisición de equipamiento que permita el relevamiento y análisis de imágenes 3D. Así, podría constituirse en un excelente método para la obtención de información sobre la alimentación de los mamíferos extintos, particularmente herbívoros, sin necesidad de sacrificar especímenes ni de realizar grandes inversiones de tiempo y dinero.

Vinculado a la adquisición de imágenes, desde hace unos años se utilizan cada vez con más frecuencia la tomografía convencional o la microtomografía, como herramientas que permiten, entre otras cosas, reconstruir la anatomía endocraneana con importante grado de detalle (entre otros: Dozo & Martínez, 2016; Forasiepi et al., 2016, Fernández-Monescillo et al., 2019; Boscaini et al., 2020). Este tipo de imágenes 3D puede utilizarse luego, como punto de partida de otros análisis (Análisis de elementos finitos, morfometría geométrica).

6.4 Conclusión

Este trabajo permitió explorar nuevas formas de abordaje (además de la sistemática clásica), en un grupo de mamíferos del registro fósil sudamericano, lo que se concretó con una revisión del grupo en Uruguay, basada en un enfoque comparativo amplio, exhaustivo y con la puesta en práctica de técnicas novedosas. Se amplió tanto el registro stratigráfico del grupo para Uruguay, como el registro taxonómico, sumando nuevas especies al acervo fósil de nuestro

país. Fue posible conocer de forma más directa la paleoecología de algunos de estos ungulados aportando elementos para la reconstrucción paleoambiental, particularmente en el Pleistoceno Tardío. Además, se generaron insumos que permitirán continuar y profundizar el estudio y conocimiento del grupo en lo que respecta a sus relaciones filogenéticas y su paleobiología, temáticas en las que actualmente se está trabajando.

6.5 Referencias

- Boscaini, A., Iurino, D.A., Sardella, R., Tirao, G., Gaudin, T.J., Pujos, F., 2020. Digital cranial endocasts of the extinct sloth *Glossotherium robustum* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Late Pleistocene of Argentina: description and comparison with the extant sloths. *Journal of Mammalian Evolution* 27:55-71.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 1995. Chronostratigraphy and “Land Mammal Ages” in the Cenozoic of Southern South America: Principles, practices, and the “Uquian” problem. *Journal of Paleontology* 69:135-159.
- Corona, A., Perea, D., & Ubilla, M., 2019a. A new genus of Proterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*. doi: 10.1080/02724634.2019.1567523.
- Corona, A., Ubilla, M., Perea, D., 2019b. New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Proterotheriidae). *Andean Geology* 46:153-167.
- Corona, A., Badín, A.C., Perea, D., Ubilla, M., Schmidt, G.I., 2020. A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences* doi: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>.
- Croft, D., 2016. *Horned Armadillos and Rafting Monkeys: The Fascinating Fossil Mammals of South America*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, 320pp.
- del Río, C., Martínez, S., McArthur, J.M., Thirlwall, M.F., Pérez, L., 2018. Dating late Miocene marine incursions across Argentina and Uruguay with Sr-isotope stratigraphy. *Journal of South American Earth Sciences* 85:312-324.
- Dozo, M.T., Martínez, G., First Digital Cranial Endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): Implications for Endemic South American Ungulates Brain Evolution. *Journal of Mammalian Evolution* 23:1-16.

- Forasiepi, A.M., MacPhee, R.D.E., Hernández del Pino, S., Schmidt, G.I., Amson, E., Camille, G., 2016. Exceptional skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macrauchiidae) from the late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 404:76pp.
- Fernández-Monescillo, M., Antoine, P.O., Pujos, F., Gomes Rodrigues, H., Mamani Quispe, B., Orliac, M., 2019. Virtual Endocast Morphology of Mesotheriidae (Mammalia, Notoungulata, Typotheria): New Insights and Implications on Notoungulate Encephalization and Brain Evolution. *Journal of Mammalian Evolution* 26:85-100.
- Morosi, E., Ubilla, M., 2017. Dietary and palaeoenvironmental inferences in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheriidae) using carbon and oxygen stable isotopes (Late Pleistocene; Uruguay). *Historical Biology*. doi: 10.1080/08912963.2017.1355914.
- Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M., Bostelmann, E., Martínez, S., 2013. Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay. En: Brandoni, D., Noriega, J.I. (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, pp. 192-206.
- Perea, D., Toriño, P., Ciancio, M., 2014. La presencia del xenartro *Palaeopeltis inornatus* Ameghino, 1894, en la Formación Fray Bentos (Oligoceno Tardío), Uruguay. *Ameghiniana* 51:254-258.
- Perea, D., Verde, M., Montenegro, F., Toriño, P., Manzuetti, A., and Roland, G. 2020a. Insect trace fossils in glyptodonts from Uruguay. *Ichnos* 27:70-79.
- Perea, D., Verde, M., Toriño, M., Montenegro, F., Ubilla, Manzuetti, A., 2020b. A complex association of invertebrates, vertebrates and traces fossils in the marine Camacho Formation (Late Miocene of Uruguay): biostratigraphy and paleoenvironments. *Ameghiniana* 57:266-277.
- Pérez, M.A., Arnal, M., Boivin, M., Vucetich, M.G., Candela, A., Busker, F., Mamani Quispe, B., 2018. New caviomorph rodents from the late Oligocene of Salla, Bolivia: taxonomic, chronological, and biogeographic implications for the Desadan faunas of South America, *Journal of Systematic Palaeontology*, doi: 10.1080/14772019.2018.1471622.
- Reguero, M., Ubilla, M., Perea, D., 2003. A New Species of *Eopachyrucos* (Mammalia, Notoungulata, Intertheriidae) from the Late Oligocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:445-457.

- Soibelzon, L.H., Rinderknecht, A., Tarquini, J., Ugalde, R., 2019. First record of fossil procyonid (Mammalia, Carnivora) from Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*. 92:368-373.
- Ubilla, M., Gaudioso, P., Perea, D., 2019. First fossil record of a bat (Chiroptera, Phyllostomidae) from Uruguay (Plio-Pleistocene, South America): a giant desmodontine. *Historical Biology* doi: 10.1080/08912963.2019.1590352.
- Ubilla, M., Corona, A., Rinderknecht, A., Perea, D., Verde, M., 2016. Marine isotope Stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate. En: Gasparini, G., Rabassa, J., Deschamps, C., Tonni, E.P. (eds), *Marine Isotope stage 3 in southern South America, 60 ka B.P.-30 ka B.P.* Springer, New York, pp. 183-205.
- Ubilla, M., Martínez, S., 2016. Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay. En: Lohmann, G., Mysak, L.A., Notholt, J., Rabassa, J., and V. Unnithan (eds.), *South America and the Southern Hemisphere*. Springer Briefs in Earth System Sciences. Springer, New York, pp. 1-77.
- Villafañe, A., Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M., 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos* 62:155-166.



APÉNDICE

A.1: RESÚMENES PUBLICADOS EN ACTAS DE EVENTOS CIENTÍFICOS

33.^{as} JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS



LIBRO DE RESÚMENES

**29 al 31 de mayo de 2019
Centro Cultural Córdoba
Av. Poeta Lugones 401
Córdoba, Argentina**



33.ª Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados

C1425FQB, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

²Área de Paleontología, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides, Hidalgo 775, C1405BDB, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. *sebapestegui@gmail.com*

³Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental/Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, C1428EGA, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

⁴Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta, T6G 2E9, Canada.

⁵Arizona College of Osteopathic Medicine, Midwestern University, 19555 N. 59th Dr., Glendale, AZ 85383, USA.

⁶Department of Organismic and Evolutionary Biology, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, MA02138, USA.

*Funded by PICT N°2010-0564, National Geographic Grants #8826-10 and #9300-13 granted to SA, an NSERC Discovery Grant (#234538) and Chairs Research Allowance to MWC.

Lizards have been present in South America since Gondwanan or perhaps Pangean times. However, earliest records belong, up to now, to the Early Cretaceous of the Crato Formation. Though originally considered as basal squamates, new studies consider them as belonging to different groups of scincomorphs (i.e., Polyglyphanodontinae, basal forms close to Cordyliformes) and stem acrodonts (uromastycines). The record from Argentina includes an isolated scincomorph jaw from the Campanian Anacleto Formation and a frontal from the Cenomanian Candeleros Formation. Here we present the first comparative results of a sustained collection of lizard remains in the La Buitrera Paleontological Area (Candeleros Formation). The remains are represented by three isolated frontals, including a new one which is three times larger than the published one; a fragment of toothed lower jaw; an incomplete postcranium (including dorsal vertebrae and pelvis with attached femora) of a large or moderately large individual; and, a complete skull and a partial postcranium (cervical and anterior dorsal vertebrae plus part of the pectoral girdle) of a very small individual. Concerning their affinities, the published frontal was assigned to “iguaniids”, the fragment of jaw shows scincomorph teeth, and the small complete skull shows a different morphology of bones and dentition, indicating the presence of another clade. Although lizards at La Buitrera remain in a not overlapping adaptive zone respect to that occupied by rhynchocephalians and crocodyliforms, they are still diverse in size, shape and in the lineages represented.

CRÁNEO COMPLETO DE UN PROTEROTHERIIDAE (MAMMALIA, LITOPTERNA) Y PROBABLE NUEVO TAXÓN PARA ESTA FAMILIA

A. BADÍN¹, A. CORONA¹, D. PEREA¹ Y M. UBILLA¹

¹Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay. *anaclarabadin@gmail.edu.uy*

Sobre las plataformas costeras del departamento de San José, Uruguay, en los afloramientos de la Formación Camacho, de Edad Huayqueriense (Mioceno tardío), fue hallado *in situ* un cráneo completo de un proterotérido, actualmente depositado en la Colección Paleontológica de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, UdelaR (FC-DPV 2570). El mismo fue determinado previamente como *Brachytherium cuspidatum* Ameghino 1883, a través de una descripción comparativa complementada con análisis filogenéticos y estadísticos. Esta determinación se basó en una serie de similitudes con dientes superiores aislados (hallados en Argentina), que autores previos asignaron a *B. cuspidatum* únicamente en función de una correlación de gracilidad y tamaño con el holotipo. Empero, este último corresponde a un fragmento mandibular con dentición



33.^{as} Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados

decidua (MLP 69-XII-2-4). Considerando que: 1) ni el holotipo, ni otros especímenes se han hallado con dentición superior e inferior en asociación directa, 2) la asignación a la especie de dentición superior aislada se basó en evidencia indirecta, 3) no se conoce aún un cráneo para ninguna edad (Mioceno-Plioceno) con la asociación de caracteres observados en el ejemplar FC-DPV 2570; se considera la posibilidad de referirlo a un nuevo taxón. Sus caracteres destacados incluyen: cráneo grácil, estrecho y elongado; plano de los huesos nasales y de la cresta lambdoidea discontinuos; cóndilos occipitales al mismo nivel que el basioccipital, proyectados posteriormente; M1-M2 con hipocono robusto separado del protocono; M3 pequeño, trapezoidal, sin hipocono. Este material permite ampliar el conocimiento de la Familia Proterotheriidae, incrementando su diversidad morfológica, y ampliando el registro fósil de la región.

A NEW FAIRY ARMADILLO (CINGULATA, CHLAMYPHORIDAE) FROM THE LATE MIOCENE OF ARGENTINE PAMPAS: FIRST FOSSIL RECORD OF THE MOST ENIGMATIC XENARTHRA

D. BARASOAIN^{1,2}, R.L. TOMASSINI³, A.E. ZURITA^{1,2}, C.I. MONTALVO⁴ Y M. SUPERINA⁵

¹Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL), Universidad Nacional del Nordeste-CONICET, Ruta 5, km 2,5, W3400, Corrientes, Argentina.

²Cátedra de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Av. Libertad 5450, W3404AAS, Corrientes, Argentina.

³Instituto Geológico del Sur (INGEOSUR), Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur-CONICET, Av. Alem 1253 cuerpo B' 2° Piso, B8000CPB, Bahía Blanca, Argentina.

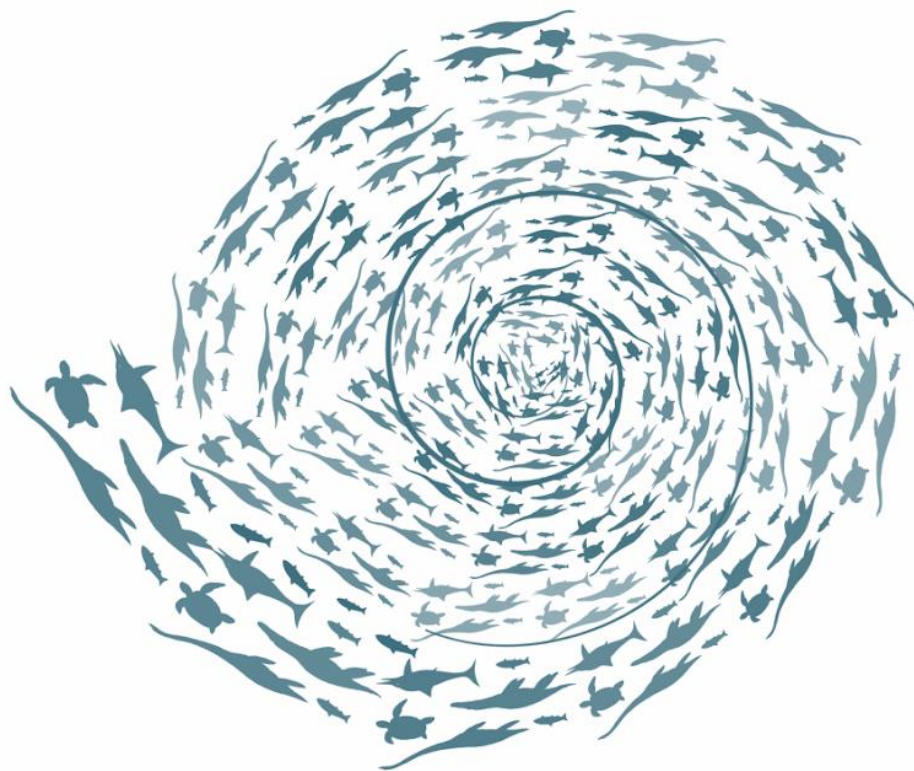
⁴Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Uruguay 151, L6300CLB, Santa Rosa, La Pampa, Argentina.

⁵Laboratorio de Medicina y Endocrinología de la Fauna Silvestre, Instituto de Medicina y Biología Experimental de Cuyo (IMBECU), Universidad Nacional de Cuyo-CONICET, CCT-Mendoza, Av. Ruiz Leal s/n°, Parque General San Martín, M5500, Mendoza, Argentina.

Recent reassessments of the systematic schemes of Cingulata, mainly based on molecular analyses, point out that its evolutionary history could be more complex than previously believed. An ancient divergence, ca. 45 Ma, was proposed for armadillos, recognizing two large monophyletic groups, Dasypodidae (including Dasypodinae) and Chlamyphoridae (including Euphractinae, Tolypeutinae, and Chlamyphorinae). Extant species included within Chlamyphorinae (fairy armadillos), *Chlamyphorus truncatus* Harlan 1825, and *Calyptophractus retusus* Burmeister 1863, are among the most bizarre, elusive and unknown mammals of the world, probably due to their strict fossorial behavior. Molecular data suggested the divergence of both species at ca. 17 Ma, coinciding with a marine ingression that could have stimulated cladogenesis. Here we report the first accurate fossil record of this enigmatic subfamily, coming from the late Miocene (Arroyo Chasicó Formation; ~9 Ma) of the Argentine Pampas (southern Buenos Aires Province), which represents a new genus and species. Materials (MMH-CH-87-7-100) include fixed and mobile osteoderms of the dorsal carapace, part of the rump plate, left hemimandible with complete dental series and other postcranial remains. The presence of a rump plate, ornamentation pattern and dental features allow including the fossil specimen within Chlamyphorinae. The size (~40% bigger than the extant species), larger thickness of the osteoderms and morphology of the rump plate, point towards a new taxon. The phylogenetic analysis carried out reflects the monophyly of the three known chlamyphorines, well supported by several unambiguous synapomorphies, and, in addition, includes the new fossil taxon as a sister group of the

CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS

Agosto 20 al 25 de 2018
Villa de Leyva - Colombia



MEMORIAS VI CONGRESO



Uptc[®]
Universidad Pedagógica y
Tecnológica de Colombia



VI CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS

LIBRO DE MEMORIAS

La siguiente es una publicación bienal, que reúne las conferencias magistrales, simposios y sesión de póster, derivados de la investigación y experiencias académicas y científicas que se presentan en el VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Este evento es organizado por el Centro de Investigaciones Paleontológicas y el Grupo de Investigación Biología para la Conservación, para la divulgación científica en beneficio de investigadores, estudiantes y público en general.

Memorias del VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados
Volumen 1

Agosto 20 al 25 de 2018
Villa de Leyva, Colombia

ISSN: 2619-2616 (En línea)

Periodicidad: bienal

© Editorial:

Centro de Investigaciones Paleontológicas de Villa de Leyva - CIP

© Editor:

Albaluz Ramos Franco



Organizan:

Centro de Investigaciones Paleontológicas de Villa de Leyva - CIP

Grupo de Investigación Biología para la Conservación - Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia

Disponible en: www.viclpv.com

Información de Contacto:

Centro de Investigaciones Paleontológicas de Villa de Leyva - CIP

Villa de Leyva 4km vía Santa Sofía (Boyacá – Colombia)

Teléfonos: 314 2192904 - 311 8128483

Correo electrónico: viclpv@gmail.com – info@centropaleo.com

LOS PROTEROTHERIIDAE (MAMMALIA, LITOPTERNA) DEL NEÓGENO Y CUATERNARIO DE URUGUAY: SISTEMÁTICA, BIOESTRATIGRAFÍA Y PALEOECOLOGÍA

Andrea Corona / Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República/ acorona@fcien.edu.uy/ Uruguay

Ana Clara Badín / Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República/ acorona@fcien.edu.uy/ Uruguay

Daniel Perea / Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República/ perea@fcien.edu.uy/ Uruguay

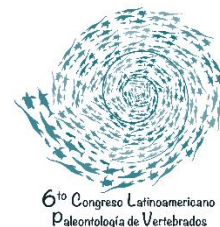
Martín Ubilla / Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República/ martinubilla@gmail.com/ Uruguay

Esta contribución sintetiza los recientes avances alcanzados en el estudio de los Proterotheriidae de Uruguay. Las investigaciones efectuadas permitieron: reevaluar el status taxonómico de algunos especímenes, describir materiales novedosos, efectuar interpretaciones sistemáticas y bioestratigráficas e inferir de manera más directa algunos aspectos paleoecológicos. Los registros de Proterotheriidae en el Neógeno y Cuaternario de Uruguay se ubican en 4 unidades: Formación Camacho (Mioceno Tardío), Formación Raigón (Plio-Pleistoceno), Formación Sopas (Pleistoceno Tardío) y Formación Dolores (Pleistoceno-Holoceno). De sedimentitas de la Formación Camacho se ha recuperado un cráneo en buen estado de preservación con la dentición completa (FCDPV2570). El ejemplar presenta claros elementos diagnósticos (e.g. M1-3 con cíngulo anterolingual conspicuo, sin unión al protocono; M1-2 con protocono, paracónulo y metacónulo unidos por el desgaste; M1-2 con protocono e hipocono separados por un surco posterolingual muy pronunciado; M3 pequeño, trapezoidal, sin hipocono) que permiten asignarlo a *Brachytherium cuspidatum*. *B.cuspidatum*, previamente registrado en Argentina, confirma una edad Huayqueriense para la Formación Camacho. Además de este ejemplar, se hallaron otros restos de dentición y postcráneo de proterotéridos en esta unidad (MNHN2967, MNHN2966, MPAC1113). Los mismos guardan mayores semejanzas con Tetramerorhinus y Epitherium, de Argentina, indicando una alta diversidad de estos ungulados en el Mioceno Tardío de Uruguay, lo que resulta coherente con hipótesis previas. De sedimentos de la Formación Raigón se exhumaron restos de al menos dos individuos de gran tamaño (FCDPV267, FCDPV268), de talla semejante a Diadiaphorus o Anisolophus, de Argentina. El estudio comparativo (en progreso) permite proponer, con base en caracteres dentarios inequívocos (e.g. m3 con lóbulo distal grande; hipoconúlido sin tendencia a diferenciarse en un tercer lóbulo, proyectado distalmente; entocónido y entofléxido ausentes), que se trata de un nuevo género. Los depósitos Pleistocénicos del norte de Uruguay (Formación Sopas) han brindado materiales de varios ejemplares de *Neolicaphrium recens*, hasta ahora el único representante de la Familia Proterotheriidae en el Cuaternario. Para esta especie se estudió por primera vez el microdesgaste dentario, con el fin de conocer sus preferencias alimentarias e inferir el paleoambiente. El análisis de microdesgaste dentario permite aproximarnos a los alimentos ingeridos por un organismo

VI Congreso Latinoamericano de
Paleontología de Vertebrados

Diversidad con alas

Villa de Leyva, Boyacá, Colombia
Agosto 20 al 25 de 2018



durante sus últimos días u horas de vida. Se analizaron siete especímenes adultos de *N.recens*, con procedencia geográfica y estratigráfica conocida. La comparación del número y tipo de marcas observadas sobre el esmalte dentario, con aquellas de ungulados actuales permitió inferir un régimen ramoneador para los individuos analizados, lo que implica el consumo de hojas, tallos, brotes tiernos de árboles y arbustos. Esta propuesta es coherente con resultados isotópicos previos y con inferencias basadas en la fauna acompañante. Al registro de material dentario se sumó un húmero de “*Proterotherium berroi*”, que fue redescrito y asignado a *N.recens* en función de evidencia estratigráfica y tafonómica. Un estudio exhaustivo basado en una muestra apreciable de húmeros de Proterotheriidae mostró que existen pequeñas diferencias morfológicas en la epífisis distal entre las distintas especies pero, éstas corresponden a cambios graduales en caracteres con variación continua, no vinculados a ninguna entidad taxonómica particular. En consecuencia, estas variantes no son suficientes para asegurar una determinación genérica o específica, excepto para *Eoauchenia*, del Montehermosense de Argentina. Solo las diferencias en el tamaño del húmero son significativas, lo que podría utilizarse como criterio para discriminar a *Diadiaphorus* – *Anisolophus*, a los que pertenecerían los ejemplares más grandes. Por lo tanto, una determinación sistemática fiable sólo sería posible si se basa en restos craneales o dentarios. Es necesario continuar evaluando la utilidad sistemática de otros elementos del postcráneo, que suelen hallarse con cierta frecuencia no asociados a dentición. Contribución a Beca CAP Corona (2013, 2017); Proyecto CSIC Ubilla C211 348; Proyecto CSIC Perea C229-348.

**PALEOECOLOGY AND MORPHOLOGICAL ADAPTATIONS OF ITABORAÍ'S
METATHERIANS SUPPORT A CONSIDERABLE TIME SPAN FOR THE
ITABORAÍ BASIN**

Leonardo de Melo Carneiro/ Universidade Federal do Estado do Rio de
Janeiro/leonardo.carneiro8@gmail.com/ Brazil

Lílian Paglarelli Bergqvist/ Universidade Federal do Rio de
Janeiro/bergqvist@geologia.ufri.br/ Brazil

The metatherians represent the most diverse group of mammals from the Itaboraí Basin, with 30 genera. Interestingly, few studies mentioned that most of this diversity was recovered from different fissures, discovered and worked in the following years: 1948-49, 1949 and 1968. Herein, it is presented a comparative analysis of the diversity of each of these three fissures, focusing on their teeth adaptations. The metatherians from 1968's fissure show a greater number of plesiomorphies than those preserved in 1948-49 and 1949' fissures, which supports the conclusion that the former fauna shows less specialized taxa than the other two. These differences include sharper crests, less inflated molars (i.e. lesser degree of brachyo-bunodonty), and smaller size for the frugivorous and larger size for the insectivorous. The best example to explain this evolution is *Gaylordia*, in which the species of 1968, *Gaylordia mater*, shows incipiently inflated second and third lower

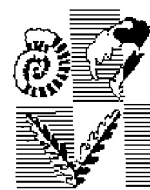


11°

**CONGRESO DE LA
ASOCIACIÓN
PALEONTOLÓGICA
ARGENTINA**

17 al 21 de octubre de 2016

General Roca, provincia de Río Negro, Argentina



ASOCIACIÓN PALEONTOLÓGICA ARGENTINA

slightly cyrtoconic phragmocone that abruptly increases its apical angle, turning wider at a certain point, although apparently with straight sutures. Adorad, the incomplete living chamber seems to be depressed in cross section. The lack of recognition of ascoceroid sutures indicates either a poor preservation, or the presence of primitive forms within the group, possibly close to the Family Hebetoceratidae Flower 1940. It is worth noting the preservation of both parts of the conch before the truncation, which is extremely rare. These findings indicate a different paleogeographical dispersion of these forms than previously assumed. More studies are needed to improve our understanding about the morphology of these specimens in order to clarify the dispersal of these occurrences to the southwestern Gondwana.

Registro de trazas fósiles y contexto ambiental de la Formación La Matilde (Jurásico Medio) en la localidad de Laguna Manantiales, Santa Cruz, Argentina

C. CÓNSOLE-GONELLA¹, S. DE VALAIS² e I. DÍAZ-MARTÍNEZ^{2*}

¹ INSUGEO, UNT-CONICET. Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina. carlosconsole@csnat.unt.edu.ar

² IIPG, UNRN-CONICET. Av. J. A. Roca 1242, 8332, General Roca, Río Negro, Argentina. sdevalais@yahoo.com.ar; inaportu@hotmail.com

En la localidad de Laguna Manantiales, 25 km al noroeste de la oficina del Parque Nacional Bosques Petrificados de Jaramillo, provincia de Santa Cruz, se relevaron tres secciones estratigráficas de detalle en la Formación La Matilde. El espesor máximo medido para la unidad fue 1,7 m. La sección se compone de base a tope por arcilitas verduzcas y una sucesión de areniscas verduzcas, blanquecinas y rojizas, feldespáticas, con estratificación planar y cruzada de bajo ángulo. Las areniscas se alternan con capas de ignimbrita que alcanzan entre 17 cm y 75 cm y que exhiben restos de troncos arbóreos fósiles. En la base de la sección, en arcilitas verdes con laminación planar centimétrica, se han registrado los icnogéneros *Helminthoidichnites* Fitch, 1850 y *Planolites* Nicholson, 1873. En las areniscas blanquecinas feldespáticas basales se registró en abundancia a *Hexapodichnus casamiquelai* de Valais et al., 2003 asociado con huellas mamalianas (*Ameghinichnus* Casamiquela, 1961) y dinosaurianas (*Delatorrichnus goyenechei* Casamiquela, 1964, *Sarmientichnus scagliai* Casamiquela, 1964, *Wildeichnus navesi* Casamiquela, 1964 y *Grallator* Hitchcock, 1958). En la porción superior de la sección, compuesta por areniscas medias a gruesas laminadas, se registraron trazas asignables a *Diplichnites* Dawson, 1873. Desde el punto de vista ambiental, para la suite de *Helminthoidichnites-Planolites* se infiere un medio lacustre subáqueo de baja energía y bien oxigenado. Tanto las suites de *Hexapodichnus*-huellas de vertebrados y la de *Diplichnites* se interpretan como propias de sustratos húmedos, con exposición subaérea, de baja energía, posiblemente como parte de depósitos de llanura de inundación.

*Proyecto subsidiado por PI UNRN 40-A-401 y 40-A-502.

Preferencias alimentarias de *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 en base a análisis de microdesgaste dentario

A. CORONA*, D. PEREA y M. UBILLA

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, UdelaR, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay. acorona@fcien.edu.uy; pereadnl@gmail.com; martinubilla@gmail.com

Neolicaphrium recens Frenguelli, 1921 es el único sobreviviente de la familia Protheriidae en el Cuaternario. Su distribución se limita al centro y noreste de Argentina, norte de Uruguay y probablemente sur de Brasil. Las asociaciones mastofaunísticas que este taxón integraba sugieren ambientes semi forestados, relativamente cálidos y húmedos, aunque poco se conoce de su paleoecología. El patrón de microdesgaste dentario es un *proxy* paleodietario que permite conocer el tipo de alimento ingerido días previos a la muerte del organismo. En esta oportunidad se estudió el microdesgaste de la dentición de tres individuos colectados en Uruguay en depósitos del Pleistoceno tardío (Fm. Sopas): FC-DPV-749, edades ^{14}C : 33560-39900; FC-DPV-776, edades OSL 43500 \pm 3600 y 30600 \pm 5400; MHD-P-509, edad OSL 36100 \pm 6200. Los materiales se moldearon con silicona para impresión dental y los moldes se rellenaron con resina epoxy, que luego se metalizó con oro y se observó en microscopio electrónico de barrido. Las facetas objetivo (paracono de M2 y protocónido de m2), que son las utilizadas de forma standard en este tipo de estudios, se fotografiaron y estudiaron en programas de imágenes. Se tomaron superficies de referencia en las cuales se identificaron, contaron y midieron variables de microdesgaste. Los resultados mostraron mayor porcentaje relativo de *pits* (marcas de vegetales blandos) sobre *scratches* (estrias causadas por silicofitolitos presentes en gramíneas), lo que indica que los especímenes analizados consumieron mayormente hojas de árboles y arbustos, caracterizándose como ramoneadores (*browsers*). Estos resultados son coherentes con los de análisis isotópicos en proceso y contribuirán a reconstrucciones paleoecológicas y paleoambientales.

*Contribución al Proyecto CSIC-348 y Beca CAP (UdelaR).

A new hadrosaurid dinosaur from the Upper Cretaceous of Salitral Moreno (General Roca, Río Negro, Argentina)

P. CRUZADO-CABALLERO¹ and J. POWELL^{2†}

¹ CONICET- Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (CONICET-UNRN), Avenida Roca 1242, 8332, General Roca, Río Negro, Argentina. pccaballero@unrn.edu.ar

² CONICET-Facultad de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000 Tucumán, Argentina.

Hadrosaurids are the most abundant ornithopods in the Upper Cretaceous. The Laurasian record of this diverse clade of dinosaurs is the richest one in the world. In contrast, the Gondwanan record is less abundant, being restricted to the Argentinean Patagonia. Hadrosaurids from the latter country are limited to two valid taxa: one basal form (*Lapampasaurus cholinoi* Coria, González Riga and Casadío 2012) and one hadrosaurine (*Secernosaurus koernerii* Brett-Surman 1979). Here we present a new hadrosaurid dinosaur from the late Campanian–early Maastrichtian from Salitral Moreno (50 km south from General Roca, Río Negro, Argentina), consisting in a partial and articulated postcranial skeleton (MPCA-Pv SM2). The material was excavated in the early 80's and preliminary described as an indeterminate lambeosaurine by one of us (JP). In 2010, other authors included it as the paratype of *Willinakaqe salitralensis* Juárez Valieri, Haro, Fiorelli and Calvo 2010. However, in a recent review, this taxon was considered as *nomen vanum* and was stated that MPCA-Pv SM2 shows unique characteristics that potentially allow its taxonomic differentiation from *Willinakaqe* and other hadrosaurids. On the basis of these characteristics, we are proposing a new species.



**Tercer Congreso Uruguayo de Zoología
"Prof. Dr. Raúl Vaz – Ferreira"**

Declarado de Interés Nacional por la Presidencia de la República

7 al 12 de Diciembre de 2014

Facultad de Ciencias
Universidad de la República
Montevideo – Uruguay



Los Litopterna (Mammalia, "Meridiungulata") de Uruguay: sistemática bioestratigrafía y paleoambientes.

Corona, A.

Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay.
acorona@fcien.edu.uy

El Orden Litopterna Ameghino, 1889 incluye diversos mamíferos ungulados extintos, herbívoros, de origen y distribución exclusivamente sudamericanos y con buen registro fósil durante buena parte del Cenozoico. Morfológicamente se asemejan superficialmente a caballos, jirafas o camellos; poseen dentición completa lofoselenodonta con diastema breve o ausente y presentan una tendencia a la reducción de dígitos (siendo el dedo III el principal) como adaptación al hábito cursorial. Las familias Protheroheriidae y Macraucheniiidae son las más representativas, contándose varios restos craneanos y postcraneanos en el registro fósil de Uruguay. El objetivo general de este trabajo es realizar un estudio sistemático exhaustivo de los Litopterna de Uruguay, contextualizándolo en un marco estratigráfico y cronológico y aplicando diversas herramientas que permitan un abordaje múltiple del tema. La metodología incluye trabajos de campo (prospección, colecta, análisis estratigráficos), gabinete (análisis estadísticos, morfometría geométrica, análisis de desgaste del esmalte dentario y reconstrucción filogenética) y laboratorio. Se espera poner al día el conocimiento de los litopternos de Uruguay, llegando a generar un cúmulo de información sistemática, bioestratigráfica, cronológica y paleoambiental de relevancia. Más en general, se espera realizar aportes a la composición de las biotas cenozoicas de Uruguay y la región.

Paleoecología de ungulados fósiles del cuaternario continental de Uruguay (formación Sopas) mediante análisis isotópicos.

Morosi, E.

Dpto. Evolución de Cuencas. Facultad de Ciencias. Iguá4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay. elimor37@yahoo.com

El $\delta^{13}\text{C}$ es una técnica que permite medir el fraccionamiento isotópico del carbono, que sucede naturalmente en las plantas, siendo de suma utilidad en la reconstrucción de dietas de distintas especies. Presentamos los primeros datos isotópicos de ungulados fósiles y vivientes pertenecientes a las familias Equidae, Camelidae y Cervidae, componentes de una fauna atípica de Uruguay (Pleistoceno Tardío, 60.000-30.000 años AP), que incluye taxones alopatridas, los que representan tipos de ambientes disimiles, desde climas áridos y fríos hasta zonas tropicales y templadas, que no se superponen hoy en día y son una contradicción climática. Los datos preliminares, reflejan una predominancia de dietas ramoneadoras y mixtas, con mayor o menor componente de pasturas C4, que se podría interpretar como una zona de ambientes semi-abiertos. Por otra parte se ha analizado el $\delta^{13}\text{C}$ en *Ozotoceros bezoarticus* y *Mazama gouazoubira* contemporáneos, permitiendo establecer un patrón de control isotópico y valorar su potencial para la predictibilidad trófica en los fósiles, así también como analizar las implicancias paleobiogeográficas y ecológicas relacionadas con las formas extintas. Los resultados preliminares para *M. gouazoubira* son los esperados (ramoneador de ambientes cerrados), los obtenidos para *O. bezoarticus* no, ya que no refleja contextos dominados por pasturas.

ABSTRACT VOLUME

4th INTERNATIONAL PALAEOONTOLOGICAL CONGRESS

The history of life:
A view from the Southern Hemisphere



September 28 – October 3, 2014
MENDOZA, ARGENTINA



TERTIARY LITOPTERNS FROM URUGUAY

Daniel Perea¹, Andrea Corona¹ and Martín Ubilla¹1. Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 1400 Montevideo, Uruguay.
perea@fcien.edu.uy

The Tertiary litopterns from Uruguay are represented by specimens from Fray Bentos Formation (Deseadan Stage/Age, Late Oligocene, Soriano department, southwestern Uruguay), Camacho Formation (Huayquerian Stage/Age, Late Miocene, San José department, southwestern Uruguay) and Raigón Formation (Chapadmalalan-Ensenadan Stages/Ages, Late Pliocene-Middle Pleistocene, San José department). Here is reported the finding of a new litoptern remain in the former unit, a left mandibular fragment with one emerging tooth preserved (FC-DPV-2811). It is difficult to determine a specific taxonomy because the material is too fragmentary. The Camacho Formation had yielded more complete litoptern remains. Among macraucheniiids, some postcranial bones assigned with doubts to *Scalabrinitherium* sp. have been described in previous publications. In the present abstract we communicate the finding of new macraucheniid material from that unit, including a partial skull and mandible with nearly complete dentition and the nares preserved (LRC-176), a mandible (LRC-200), and a right pes without phalanges (LRC-668). The three specimens are similar in size to *Scalabrinitherium bravardi*, but the location of the nares in the specimen preserving this character resembles *Promacrauchenia*. Another recent finding in the Camacho Formation is an almost complete skull (FC-DPV-2570) of a proterotheriid with the rostral region including a right incisor, diastema, both P1-M3 series and part of the postorbital region not well preserved. It is a medium-sized proterotheriid differing from *Diadiaphorus majusculus*, *Anisolophus minusculus*, *Eoauchenia primitiva*, *Tetramerorhinus* spp., and *Lambdaconus colombianus* in many aspects of skull and dentition. On the other hand, some similarities with *Epitherium laternarium* and *Thoatherium minusculum* can be observed in the dentition and diastema. This specimen represents the first proterotheriid undoubtedly collected from the Camacho Formation. From the Raigón Formation, mandibular material associated with postcranial remains (FCDPV-267 and 268) were described as *Licaphrium* aff. *L. floweri* in a previous publication. This taxonomic assignment is under scrutiny in light of the latest available studies at the family level. According to this ongoing revision of Uruguayan Tertiary litopterns, it seems that a greater taxonomic diversity than recognized current should be assumed. Abbreviations: FC-DPV, Vertebrate Fossil Collection, Facultad de Ciencias, Uruguay. LRC: Luis Castiglioni Fossil Collection, Uruguay. [Contribution to the projects ANII FCE-2011-6752 and CSIC-C211-348].



*Los Protheriidae (Mammalia, Litopterna) de Uruguay:
sistemática, distribución estratigráfica y paleoecología*



APÉNDICE

A.2: RESULTADOS DE BÚSQUEDA SCOPUS 29/07/2020

Documents

- 1) Schulz-Kornas, E., Winkler, D.E., Clauss, M., Carlsson, J., Ackermans, N.L., Martin, L.F., Hummel, J., Müller, D.W.H., Hatt, J.-M., Kaiser, T.M.
Everything matters: Molar microwear texture in goats (*Capra aegagrus hircus*) fed diets of different abrasiveness
(2020) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 2) Xafis, A., Saarinen, J., Bastl, K., Nagel, D., Grímsson, F.
Palaeodietary traits of large mammals from the middle Miocene of Gračanica (Bugojno Basin, Bosnia-Herzegovina)
(2020) *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, .
- 3) de Oliveira, K., Araújo, T., Rotti, A., Mothé, D., Rivals, F., Avilla, L.S.
Fantastic beasts and what they ate: Revealing feeding habits and ecological niche of late Quaternary *Macraucheniiidae* from South America
(2020) *Quaternary Science Reviews*, .
- 4) Jiménez-Manchón, S., Blaise, É., Gardeisen, A.
Exploring low-magnification dental microwear of domestic ungulates: Qualitative observations to infer palaeodiets
(2020) *Quaternary International*, .
- 5) Strani, F.
Impact of Early and Middle Pleistocene major climatic events on the palaeoecology of Southern European ungulates
(2020) *Historical Biology*, .
- 6) Sánchez-Hernández, C., Gourichon, L., Soler, J., Soler, N., Blasco, R., Rosell, J., Rivals, F.
Dietary traits of ungulates in northeastern Iberian Peninsula: Did these Neanderthal preys show adaptive behaviour to local habitats during the Middle Palaeolithic?
(2020) *Quaternary International*, .
- 7) Uzunidis, A.
Dental wear analyses of Middle Pleistocene site of Lunel-Viel (Hérault, France): Did Equus and Bos live in a wetland?
(2020) *Quaternary International*, .
- 8) Bertacchi, A., Gasparyan, B., Gruwier, B., Rivals, F., Kandel, A.W.
Upper Paleolithic animal exploitation in the Armenian Highlands: The zooarchaeology of Aghitu-3 Cave
(2020) *Quaternary International*, .
- 9) Sánchez-Hernández, C., Gourichon, L., Pubert, E., Rendu, W., Montes, R., Rivals, F.
Combined dental wear and cementum analyses in ungulates reveal the seasonality of Neanderthal occupations in Covalejos Cave (Northern Iberia)
(2019) *Scientific Reports*, .

- 10) Domínguez-Rodrigo, M., Sánchez-Flores, A.J., Baquedano, E., Carmen Arriaza, M., Aramendi, J., Cobo-Sánchez, L., Organista, E., Barba, R.
Constraining time and ecology on the Zinj paleolandscape: Microwear and mesowear analyses of the archaeofaunal remains of FLK Zinj and DS (Bed I), compared to FLK North (Bed I) and BK (Bed II) at Olduvai Gorge (Tanzania)
 (2019) *Quaternary International*, .
- 11) Barrón-Ortiz, C.I., Jass, C.N., Barrón-Corvera, R., Austen, J., Theodor, J.M.
Enamel hypoplasia and dental wear of North American late Pleistocene horses and bison: An assessment of nutritionally based extinction models
 (2019) *Paleobiology*, .
- 12) Aiba, K., Miura, S., Kubo, M.O.
Dental Microwear Texture Analysis in Two Ruminants, Japanese Serow (*Capricornis crispus*) and Sika Deer (*Cervus nippon*), from Central Japan
 (2019) *Mammal Study*, .
- 13) Strani, F., DeMiguel, D., Alba, D.M., Moyà-Solà, S., Bellucci, L., Sardella, R., Madurell-Malapeira, J.
The effects of the “0.9 Ma event” on the Mediterranean ecosystems during the Early-Middle Pleistocene transition as revealed by dental wear patterns of fossil ungulates
 (2019) *Quaternary Science Reviews*, .
- 14) Daujeard, C., Vettese, D., Britton, K., Béarez, P., Boulbes, N., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Lateur, N., Pike-Tay, A., Rivals, F., Allué, E., Chacón, M.G., Puaud, S., Richard, M., Courty, M.-A., Gallotti, R., Hardy, B., Bahain, J.J., Falguères, C., Pons-Branchu, E., Valladas, H., Moncel, M.-H.
Neanderthal selective hunting of reindeer? The case study of Abri du Maras (south-eastern France)
 (2019) *Archaeological and Anthropological Sciences*, .
- 15) Hullot, M., Antoine, P.-O., Ballatore, M., Merceron, G.
Dental microwear textures and dietary preferences of extant rhinoceroses (*Perissodactyla*, Mammalia)
 (2019) *Mammal Research*, .
- 16) Semperebon, G.M., Rivals, F., Janis, C.M.
The role of grass vs. Exogenous abrasives in the paleodietary patterns of North American
 (2019) *Frontiers in Ecology and Evolution*, .
- 17) Corona, A., Ubilla, M., Perea, D.
New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *neolicaphrium recens frenguelli*, 1921 (*Litopterna*, *protheroheriidae*) [Nuevos registros y reconstrucción de dieta a través de análisis del microdesgaste dentario de *neolicaphrium recens frenguelli*, 1921 (*Litopterna*, *protheroheriidae*.)]
 (2019) *Andean Geology*, .
- 18) Hofman-Kami ska, E., Merceron, G., Bocherens, H., Makowiecki, D., Pili iauskien , G., Ramdarshan, A., Berlioz, E., Kowalczyk, R.
Foraging habitats and niche partitioning of European large herbivores during the Holocene – Insights from 3D dental microwear texture analysis
 (2018) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 19) Rivals, F., Uno, K.T., Bibi, F., Pante, M.C., Njau, J., de la Torre, I.
Dietary traits of the ungulates from the HWK EE site at Olduvai Gorge (Tanzania): Diachronic changes and

seasonality

(2018) *Journal of Human Evolution*, .

- 20) Bradham, J.L., DeSantis, L.R.G., Jorge, M.L.S.P., Keuroghlian, A.
Dietary variability of extinct tayassuids and modern white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) as inferred from dental microwear and stable isotope analysis
(2018) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 21) Rivals, F., Álvarez-Lao, D.J.
Ungulate dietary traits and plasticity in zones of ecological transition inferred from late Pleistocene assemblages at Jou Puerta and Rexidora in the Cantabrian Region of northern Spain
(2018) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 22) Strani, F., DeMiguel, D., Bona, F., Sardella, R., Biddittu, I., Bruni, L., De Castro, A., Guadagnoli, F., Bellucci, L.
Ungulate dietary adaptations and palaeoecology of the Middle Pleistocene site of Fontana Ranuccio (Anagni, Central Italy)
(2018) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 23) Rivals, F., Kitagawa, K., Julien, M.-A., Patou-Mathis, M., Bessudnov, A.A., Bessudnov, A.N.
Straight from the horse's mouth: High-resolution proxies for the study of horse diet and its relation to the seasonal occupation patterns at Divnogor'ye 9 (Middle Don, Central Russia)
(2018) *Quaternary International*, .
- 24) Green, J.L., Croft, D.A.
Using dental mesowear and microwear for dietary inference: A review of current techniques and applications
(2018) *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, .
- 25) Xafis, A., Nagel, D., Bastl, K.
Which tooth to sample? A methodological study of the utility of premolar/non-carnassial teeth in the microwear analysis of mammals
(2017) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 26) DeSantis, L.R.G., Patterson, B.D.
Dietary behaviour of man-eating lions as revealed by dental microwear textures
(2017) *Scientific Reports*, .
- 27) Semperebon, G.M., Solounias, N., Tao, D.
Dietary reconstruction of *Hezhengia bohlini* (*Artiodactyla*, *Bovidae*) from the late Miocene Linxia Basin of China using enamel microwear
(2017) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 28) Uzunidis, A., Rivals, F., Brugal, J.-P.
Relation between morphology and dietary traits in horse jugal upper teeth during the Middle Pleistocene in Southern France
(2017) *Quaternaire*, .
- 29) Rivals, F., Uzunidis, A., Sanz, M., Daura, J.
Faunal dietary response to the Heinrich Event 4 in southwestern Europe
(2017) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .

- 30) Jones, D.B., Desantis, L.R.G.
Dietary ecology of ungulates from the La Brea tar pits in southern California: A multi-proxy approach
(2017) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 31) Amano, N., Rivals, F., Moigne, A.-M., Ingicco, T., Sémah, F., Simanjuntak, T.
Paleoenvironment in East Java during the last 25,000 years as inferred from bovid and cervid dental wear analyses
(2016) *Journal of Archaeological Science: Reports*, .
- 32) Rivals, F., Lister, A.M.
Dietary flexibility and niche partitioning of large herbivores through the Pleistocene of Britain
(2016) *Quaternary Science Reviews*, .
- 33) Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., Merceron, G.
Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective
(2016) *Ecology and Evolution*, .
- 34) Semprebon, G.M., Rivals, F., Fahlke, J.M., Sanders, W.J., Lister, A.M., Göhlich, U.B.
Dietary reconstruction of pygmy mammoths from Santa Rosa Island of California
(2016) *Quaternary International*, .
- 35) DeSantis, L.R.G.
Dental microwear textures: Reconstructing diets of fossil mammals
(2016) *Surface Topography: Metrology and Properties*, .
- 36) Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J.
Tale of two timescales: Combining tooth wear methods with different temporal resolutions to detect seasonality of Palaeolithic hominin occupational patterns
(2016) *Journal of Archaeological Science: Reports*, .
- 37) Semprebon, G.M., Rivals, F., Solounias, N., Hulbert, R.C., Jr.
Paleodietary reconstruction of fossil horses from the Eocene through Pleistocene of North America
(2016) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 38) Rivals, F., Prignano, L., Semprebon, G.M., Lozano, S.
A tool for determining duration of mortality events in archaeological assemblages using extant ungulate microwear
(2015) *Scientific Reports*, .
- 39) Mihalbachler, M.C., Campbell, D., Ayoub, M., Chen, C., Ghani, I.
Comparative dental microwear of ruminant and perissodactyl molars: Implications for paleodietary analysis of rare and extinct ungulate clades
(2015) *Paleobiology*, .
- 40) Bravo-Cuevas, V.M., Priego-Vargas, J., Jiménez-Hidalgo, E., Barrón-Ortiz, C.R., Theodor, J.M., Castillo-Cerón, J.M.
Feeding ecology of *Astrohippus stockii* from the late Hemphillian of central Mexico: Stable carbon isotopes analysis and dental wear patterns
(2015) *Ameghiniana*, .

- 41) Rivals, F., Takatsuki, S.
Within-island local variations in tooth wear of sika deer (*Cervus nippon centralis*) in northern Japan
(2015) *Mammalian Biology*, .
- 42) Medin, T., Martínez-Navarro, B., Rivals, F., Libsekal, Y., Rook, L.
The late Early Pleistocene suid remains from the paleoanthropological site of Buia (Eritrea): Systematics, biochronology and eco-geographical context
(2015) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 43) Hoffman, J.M., Fraser, D., Clementz, M.T.
Controlled feeding trials with ungulates: a new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear
(2015) *Journal of Experimental Biology*, .
- 44) Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., Kowalczyk, R.
3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland
(2014) *Forest Ecology and Management*, .
- 45) Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J.
Short, but repeated Neanderthal visits to Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain): A combined analysis of tooth microwear patterns and seasonality
(2014) *Journal of Archaeological Science*, .
- 46) Lister, A.M.
Behavioural leads in evolution: Evidence from the fossil record
(2014) *Biological Journal of the Linnean Society*, .
- 47) Fahlke, J.M., Coombs, M.C., Semprebon, G.M.
Anisodon sp. (Mammalia, Perissodactyla, Chalicotheriidae) from the Turolian of Dorn-Dürkheim 1 (Rheinhessen, Germany): Morphology, phylogeny, and palaeoecology of the latest chalicothere in Central Europe
(2013) *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, .
- 48) Mallon, J.C., Evans, D.C., Ryan, M.J., Anderson, J.S.
Feeding height stratification among the herbivorous dinosaurs from the Dinosaur Park Formation (upper Campanian) of Alberta, Canada
(2013) *BMC Ecology*, .
- 49) Rivals, F., Rindel, D., Belardi, J.B.
Dietary ecology of extant guanaco (*Lama guanicoe*) from Southern Patagonia: Seasonal leaf browsing and its archaeological implications
(2013) *Journal of Archaeological Science*, .
- 50) Fraser, D., Theodor, J.M.
Ungulate diets reveal patterns of grassland evolution in North America
(2013) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .

- 51) Asevedo, L., Winck, G.R., Mothé, D., Avilla, L.S.
Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from lowland mid-latitudes of South America: Stereomicrowear and tooth calculus analyses combined
(2012) *Quaternary International*, .
- 52) Rivals, F.
Ungulate feeding ecology and middle Pleistocene paleoenvironments at Hundsheim and Deutsch-Altenburg 1 (eastern Austria)
(2012) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 53) Rivals, F., Semprebon, G.M.
Paleoindian subsistence strategies and late Pleistocene paleoenvironments in the northeastern and southwestern United States: A tooth wear analysis
(2012) *Journal of Archaeological Science*, .
- 54) Fraser, D., Theodor, J.M.
Comparing ungulate dietary proxies using discriminant function analysis
(2011) *Journal of Morphology*, .
- 55) Boisserie, J.-R., Merceron, G.
Correlating the success of Hippopotaminae with the C4 grass expansion in Africa: Relationship and diet of early Pliocene hippopotamids from Langebaanweg, South Africa
(2011) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, .
- 56) Rivals, F., Solounias, N., Schaller, G.B.
Diet of Mongolian gazelles and Tibetan antelopes from steppe habitats using premaxillary shape, tooth mesowear and microwear analyses
(2011) *Mammalian Biology*, .
- 57) Semprebon, G.M., Sise, P.J., Coombs, M.C.
Potential Bark and Fruit Browsing as Revealed by Stereomicrowear Analysis of the Peculiar Clawed Herbivores Known as Chalicotheres (*Perissodactyla*, Chalicotherioidea)
(2011) *Journal of Mammalian Evolution*, .
- 58) Rivals, F., Gardeisen, A., Cantuel, J.
Domestic and wild ungulate dietary traits at Kouphovouno (Sparta, Greece): Implications for livestock management and paleoenvironment in the Neolithic
(2011) *Journal of Archaeological Science*, .
- 59) Rivals, F., Semprebon, G.M.
Dietary plasticity in ungulates: Insight from tooth microwear analysis
(2011) *Quaternary International*, .



*“...Y que digan lo que digan,
ya no saben qué decir...”*