

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, FACULTAD DE CIENCIAS PROGRAMA DE  
DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS (PEDECIBA)  
Área Geociencias

Tesis para la obtención del título de  
Magister en Geociencias

**ACTUALIZACIÓN SISTEMÁTICA DE LOS PROTEROTHERIIDAE (MAMMALIA,  
LITOPTERNA) DE URUGUAY**

Lic. Ana Clara Badin

2023

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

Tribunal: Dr. Washington Jones, Dr. Matías Soto, Dra. Brenda Ferrero

## **AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo se concretó gracias al apoyo de muchas instituciones y personas a las cuales agradezco profundamente.

A PEDECIBA, CSIC y ANII, que otorgaron financiamiento a través de distintos programas, entre ellos alcúotas, apoyos de movilidad y beca de maestría (POS\_NAC\_M\_2020\_1\_164108).

A los responsables de las colecciones científicas consultadas que proporcionaron información valiosa y facilitaron el acceso a los materiales: Ricardo Martínez y Diego Abelín (PVSJ), Guillermo Campos (MCNAM-PV), Alejandra Rojas (FC-DPV), Andrés Rinderknecht (MNHN), Susana Bargo (MLP), Marcelo Reguero (MLP), Agustín Martinelli (MACN PV), Pablo Ortiz (PVL), N. Sánchez y M. Retamozo (MMH-CH), Matías Taglioretti y Fernando Scalgia (MMP) y Martín Ghizzoni; a Renzo Loggio por facilitar y donar materiales de interés; a Víctor Contreras por compartir datos estratigráficos y brindar bibliografía; a los que facilitaron el estudio de imagenología (tomografía y rayos X) Victor Ezquerra y Guillermo Cazulli; a Raúl Vezzosi por ayudar durante los trabajos de campo.

A mis amigos de generación por el apoyo continuo y mis colegas y compañeros de piso que están en el día a día acompañándome con intercambios valiosos: Aldo, Feli, Fer, Daniel, Marín, Ale y Sergio, pero por sobre todo a Andreíta que siempre estuvo firme apoyándome e incentivándome a continuar. Sin dudas que sin su apoyo, constancia y guía el camino sería más duro y menos divertido!

A mis directores, Daniel y Martín por la confianza y apoyo dándome ánimos para cerrar este ciclo.

Gracias a toda mi familia, por la paciencia en todo momento, especialmente a Joaco, que vivió cada instancia de la mejor manera.



## **ESTRUCTURA DE LA TESIS**

Esta tesis está dividida en capítulos organizados de la siguiente manera:

**Capítulo 1:** Introducción: generalidades de los Proterotheriidae, registro fósil y Objetivos (general y específicos)

**Capítulo 2:** Materiales y Métodos (criterios taxonómicos y medidas utilizadas)

**Capítulo 3:** Nuevos reportes, actualizaciones y comentarios adicionales sobre *Neobrachytherium ullumense* Soria, 2001 (Litopterna, Proterotheriidae) en el Mioceno Tardío de Uruguay y Argentina.

**Capítulo 4:** Nuevos registros de *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 en el Pleistoceno Tardío de Uruguay: implicancias morfológicas y geográficas.

**Capítulo 5:** Resultados generales y discusión de los Capítulos 3 y 4.

Los capítulos 3 y 4 están en formato de artículos científicos. La razón es que el capítulo 3 es un manuscrito que se encuentra sometido en la revista Journal of Mammalian Evolution, con la coautoría de Andrea Corona, Gabriela Schmidt, Daniel Perea y Martín Ubilla (Ver en Anexo 1). Por otro lado, el capítulo 4 se encuentra en preparación para ser sometido a la brevedad.

## ÍNDICE GENERAL

|                                                                                                                                                                                                                  |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Resumen                                                                                                                                                                                                          | 7  |
| <b>Capítulo 1: Introducción</b>                                                                                                                                                                                  | 9  |
| 1.1 Generalidades de los Proterotheriidae                                                                                                                                                                        | 9  |
| 1.2 Diversidad y registro fósil                                                                                                                                                                                  | 11 |
| 1.3 Antecedentes en Uruguay                                                                                                                                                                                      | 13 |
| 1.4 Objetivos                                                                                                                                                                                                    |    |
| 1.4.1 Objetivo general                                                                                                                                                                                           | 14 |
| 1.4.2 Objetivos específicos                                                                                                                                                                                      | 14 |
| 1.5 Bibliografía                                                                                                                                                                                                 | 14 |
| <br><b>Capítulo 2: Materiales y métodos</b>                                                                                                                                                                      | 18 |
| 2.1 Criterios taxonómicos empleados                                                                                                                                                                              | 18 |
| 2.2 Abreviaturas dentarias                                                                                                                                                                                       | 19 |
| 2.3 Medidas dentarias y postcraneales consideradas                                                                                                                                                               |    |
| 2.3.1 Medidas dentarias consideradas                                                                                                                                                                             | 20 |
| 2.3.2 Medidas postcraneales consideradas                                                                                                                                                                         | 20 |
| 2.4 Bibliografía                                                                                                                                                                                                 | 23 |
| <br><b>Capítulo 3: Nuevos reportes, actualizaciones y comentarios adicionales sobre <i>Neobrachytherium ullumense</i> Soria, 2001 (Litopterna, Proterotheriidae) en el Mioceno Tardío de Uruguay y Argentina</b> | 27 |
| 3.1 Introducción                                                                                                                                                                                                 | 28 |
| 3.1.1 Abreviaturas institucionales                                                                                                                                                                               | 28 |
| 3.1.2 Distribución geológica y geográfica                                                                                                                                                                        | 29 |
| 3.1.2.1 Formación Loma de las Tapias                                                                                                                                                                             | 29 |
| 3.1.2.2 Formación Cerro Azul                                                                                                                                                                                     | 30 |

|                                                                                                              |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 3.1.2.3 Formación Camacho                                                                                    | 30 |
| 3.2 Materiales y métodos                                                                                     | 31 |
| 3.2.1 Materiales estudiados                                                                                  | 31 |
| 3.3. Resultados                                                                                              | 32 |
| 3.3.1 Descripción comparativa de los materiales referidos a <i>N. ullahense</i>                              | 34 |
| 3.3.1.1 Descripción del holotipo                                                                             | 34 |
| 3.3.1.1.1 Cráneo                                                                                             | 34 |
| 3.3.1.1.2 Dentición superior                                                                                 | 35 |
| 3.3.1.2 Descripción comparativa del material referido                                                        | 38 |
| 3.3.1.2.1 Cráneo                                                                                             | 38 |
| 3.3.1.2.2 Dentición superior                                                                                 | 38 |
| 3.3.1.2.3 Mandíbula                                                                                          | 41 |
| 3.3.1.2.4 Dentición inferior                                                                                 | 41 |
| 3.3.1.2.5 Restos postcraneales                                                                               | 45 |
| 3.3.2. Descripción comparativa de los materiales referidos a <i>Neobrachytherium</i> cf. <i>N. ullahense</i> | 47 |
| 3.3.2.1 Dentición superior                                                                                   | 47 |
| 3.3.2.2 Mandíbula                                                                                            | 48 |
| 3.3.2.3 Dentición inferior                                                                                   | 48 |
| 3.3.2.4 Postcráneo                                                                                           | 49 |
| 3.4 Discusión y conclusiones                                                                                 | 56 |
| 3.4.1 Análisis comparativos y taxonómicos.                                                                   | 56 |
| 3.4.1.1 Dentición superior                                                                                   | 56 |
| 3.4.1.2 Dentición inferior                                                                                   | 57 |
| 3.4.2 Limitaciones para una asignación taxonómica precisa                                                    | 58 |
| 3.4.3 Asignaciones taxonómicas adicionales                                                                   | 59 |
| 3.4.4 Diversidad y distribución regional de <i>Neobrachytherium ullahense</i>                                | 59 |
| 3.4.5 Agradecimientos                                                                                        | 60 |

|                                                                                                                                                                  |           |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 4.4.6 Bibliografía                                                                                                                                               | 61        |
| <b>Capítulo 4: Nuevos registros de <i>Neolicaphrium recens</i> Frenguelli, 1921 en el Pleistoceno Tardío de Uruguay: implicancias morfológicas y geográficas</b> | <b>66</b> |
| 4.1 Introducción                                                                                                                                                 | 67        |
| 4.1.1 Distribución estratigráfica y geográfica                                                                                                                   | 68        |
| 4.1.2 Contexto cronológico y ambiental                                                                                                                           | 70        |
| 4.1.3 Abreviaturas de colecciones (institucionales y particulares)                                                                                               | 71        |
| 4.2 Materiales y métodos                                                                                                                                         | 72        |
| 4.2.1 Materiales estudiados                                                                                                                                      | 72        |
| 4.2.2 Imagenología para el estudio de juveniles                                                                                                                  | 72        |
| 4.3 Resultados                                                                                                                                                   | 73        |
| 4.3.1 Descripción comparativa de los materiales provenientes de la Formación Sopas                                                                               | 76        |
| 4.3.1.1 CPG-2-2                                                                                                                                                  | 76        |
| 4.3.1.2 MNHN 3186                                                                                                                                                | 77        |
| 4.3.1.3 CPG 93-2                                                                                                                                                 | 83        |
| 4.3.1.4 FC-DPV 3427                                                                                                                                              | 84        |
| 4.3.1.5 CPG 122-1                                                                                                                                                | 87        |
| 4.3.2 Descripción comparativa de los materiales provenientes de la Formación Dolores.                                                                            | 90        |
| 4.3.2.1 MNHN 3958                                                                                                                                                | 90        |
| 4.3.2.2 MNHN 3919                                                                                                                                                | 90        |
| 4.4 Discusión y conclusiones                                                                                                                                     | 93        |
| 4.4.1 Distribución regional de <i>Neolicaphrium recens</i>                                                                                                       | 93        |
| 4.4.2 Análisis comparativo y taxonómico                                                                                                                          | 94        |
| 4.4.3 Nuevas técnicas para el estudio de juveniles                                                                                                               | 96        |
| 4.5 Bibliografía                                                                                                                                                 | 96        |

|                                                                            |     |
|----------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Capítulo 5: Resultados generales y discusión de los Capítulos 3 y 4</b> | 101 |
| 5.1 Análisis comparativo y taxonómico                                      | 101 |
| 5.1.1 Caracteres craneales no dentarios                                    | 101 |
| 5.1.2 Caracteres mandibulares no dentarios                                 | 102 |
| 5.1.3. Expansión de diagnosis propuestas                                   | 103 |
| 5.2 Distribución estratigráfica y geográfica                               | 104 |
| 5.3 Riqueza y abundancia de los Proterotheriidae en Uruguay                | 105 |
| 5.4 Bibliografía                                                           | 106 |
| Anexo 1                                                                    | 109 |
| Anexo 2                                                                    | 121 |

## Resumen

La familia Proterotheriidae constituye un grupo de mamíferos ungulados nativos extintos que vivieron exclusivamente en el Cenozoico de Sudamérica, con 29 géneros descritos hasta la fecha, registrados en varios países pero especialmente bien documentados en Argentina. El registro fósil indica su pico de diversidad para el Piso/Edad Santacrucense (Mioceno Temprano), que posteriormente se redujo hasta llegar a la extinción en el Pleistoceno Tardío/Holoceno. Los proterotéridos eran herbívoros y cursoriales, incluían formas de pequeña a mediana talla, con cuello corto y presentaban reducción de los dedos laterales pudiendo ser el dedo medio el único presente en cada extremidad. Se caracterizaban por poseer dentición con corona dentaria relativamente baja, diferenciándose los distintos taxones en función del tipo, grado de desarrollo y posición de determinados rasgos dentarios que son muy particulares (en contraposición al esqueleto postcraneal evolutivamente muy conservado). Para Uruguay, aunque el registro de la familia tiene antecedentes antiguos, no es hasta la actualidad que se documentó mejor su diversidad y distribución, expandiéndose a 5 formaciones: Formación Fray Bentos (Oligoceno Tardío), Formación Camacho (Mioceno Tardío), Formación Raigón (Plio-Pleistoceno), Formación Sopas (Pleistoceno Tardío) y Formación Dolores (Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano). El objetivo general de este trabajo fue realizar una revisión sistemática de ejemplares inéditos para Uruguay utilizando la metodología clásica aplicada en paleontología de vertebrados (salidas de campo, relevamiento de colecciones y bibliografía). La presente revisión permitió constatar un nuevo registro para la Formación Camacho, *Neobrachytherium ullumense*, incorporando en su reporte, por primera vez, la descripción del holotipo, así como nuevos materiales para Argentina. Esto resultó en una actualización del conocimiento, expansión de la diagnosis, así como ampliación de la distribución geográfica y estratigráfica para dicho taxón. Por otro lado, se describieron nuevos materiales para *Neolicaphrium recens* provenientes de las formaciones Sopas y Dolores. Los especímenes descritos permiten ampliar el conocimiento morfológico de *N. recens* a nivel craneomandibular y postcraneal, incorporando datos de individuos juveniles,

así como extender su distribución a nuevas localidades de la Formación. Sopas (Paso Buey Negro y Paso Potrero) y la Formación Dolores (El Caño). Sumado a esto, se utilizaron técnicas de imagenología (rayos X y tomografía computarizada) para el estudio de materiales dentales de juveniles, las cuales permitieron tanto mejorar el conocimiento morfológico de *N. recens*, como el ontogenético. Debido a esto último, resulta interesante continuar utilizando estas técnicas como punto de partida para el estudio de materiales fósiles, ya que permiten un estudio más detallado sin ser invasivo.

## CAPÍTULO 1

### INTRODUCCIÓN

Durante casi toda la Era Cenozoica, Sudamérica se encontraba separada del resto de los continentes. Debido a este aislamiento geográfico, la región contiene una fauna terrestre autóctona (Simpson, 1980) compuesta por gran diversidad de taxones, entre los cuales se encuentran los ungulados nativos de América del Sur (UNAS). Entre estos UNAS se están ampliamente representados, en primer lugar, los Notoungulados, y en segundo lugar los Litopternos (Ameghino 1889), siendo estos los órdenes de ungulados de mayor diversidad. Estudios recientes (Buckley 2015, Welker et al. 2015), realizados mediante la obtención de proteínas de colágeno, dieron como resultado que los Notoungulados (*Toxodon platensis*) y litopternos (*Macrauchenia patachonica*) son un grupo hermano de los perisodáctilos. Para el caso de los Litopterna además, la evidencia morfológica reafirma el vínculo de éstos con los perisodáctilos (Chimento y Agnolin, 2020).

Los litopternos, compuestos por 67 géneros y 9 familias, presentan una amplia distribución a lo largo de América del Sur, abarcando desde el Paleoceno Temprano al Pleistoceno Tardío/ Holoceno Temprano (Croft et al. 2020, Schmidt y Ferrero, 2014). La principal familia, más diversa y compleja debido a la diversidad morfológica del Orden Litopterna es la familia Proterotheriidae.

#### **1.1 Generalidades de los Proterotheriidae**

La familia Proterotheriidae descrita por Ameghino (1887) presentaba formas de pequeña a mediana talla, con cuello corto, y reducción de los dedos laterales (II y IV), pudiendo ser el dedo medio (III) el único en cada extremidad, como ocurre en el género *Thoatherium* (Scott, 1910) (Fig. 1.1). Los proterotéridos ocuparon diversos ambientes, desde bosques hasta áreas semiabiertas (Ubilla et al. 2011). Si bien presentan especializaciones en las extremidades a hábitos cursoriales en forma temprana, el poscráneo se encuentra

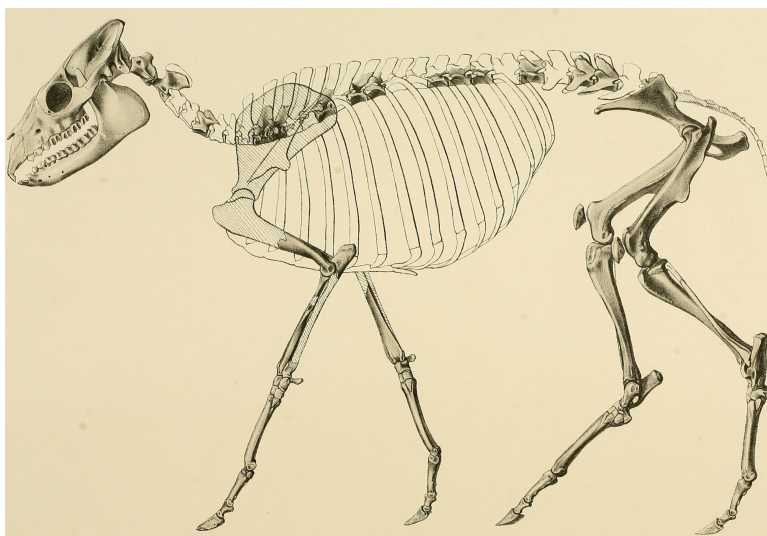


conservado. Por otro lado, la dentición es variable, siendo bunodonte a lofodonte y de corona dentaria baja a levemente hipsodontes.

Morfológicamente, los Proterotheriidae tienen incisivos hipertrofiados, recurvados y algo caniniformes. Se aprecia una reducción en el número de los mismos, encontrándose uno por premaxilar y dos inferiores, el central de menor tamaño, y el externo con hipertrofia similar al superior. Hay ausencia de caninos superiores, por lo que entre los incisivos y los premolares se encuentra un diastema. Los P1 y P2 son simples, mientras que los P3 y P4 se encuentran molarizados (Soria 2001).

Básicamente, todas las especies presentan rasgos similares, pero se observan diferencias respecto a los caracteres craneales: gracilidad y relaciones entre el ancho y largo del cráneo, proyección de los incisivos y cóndilos respecto al plano oclusal, forma de la superficie dorsal del cráneo a nivel parietal (plano o describiendo una curva), forma y posición de la órbita con respecto a la serie dentaria superior (Ubilla et al. 2011; Corona et al. 2020). Lo mismo ocurre al analizar las mandíbulas, que exhiben diferencias en la forma del borde inferior de la rama mandibular y su relación con el borde superior, y el nivel posterior de la sínfisis en relación con la serie de premolares (Soria 2001; Corona et al. 2019). Sin embargo, son los caracteres dentarios los de mayor importancia a la hora de identificar géneros y especies y han sido los más utilizados tradicionalmente sobre todo, porque es muy frecuente el hallazgo de restos muy fragmentarios, especialmente piezas dentarias aisladas. Las diferencias a nivel dentario radican en el desarrollo relativo y la posición de determinadas cúspides tanto en la dentición superior (e.g. desarrollo y posición del metaconúlo, desarrollo de los estilos y pliegues labiales del paracono y metacono, presencia de cíngulos labiales, entre otros), como inferior (e.g. cuenca del talónido ausente o forma de la misma, posición y desarrollo de hipóconido, hipoconúlido, paracónido, metaconido y entocónido; forma de la cuenca del trigónido y presencia de cíngulos labiales) (Soria 2001; Schmidt 2015; Schmidt et al. 2018; Corona et al. 2019).

Respecto al esqueleto postcraneal, es evolutivamente muy conservado (Soria 2001; Schmidt 2015; Schmidt et al. 2018; Corona et al. 2019). Debido a ésto, es crucial que se encuentre asociado a la dentición para adjudicarse fehacientemente a un taxón.



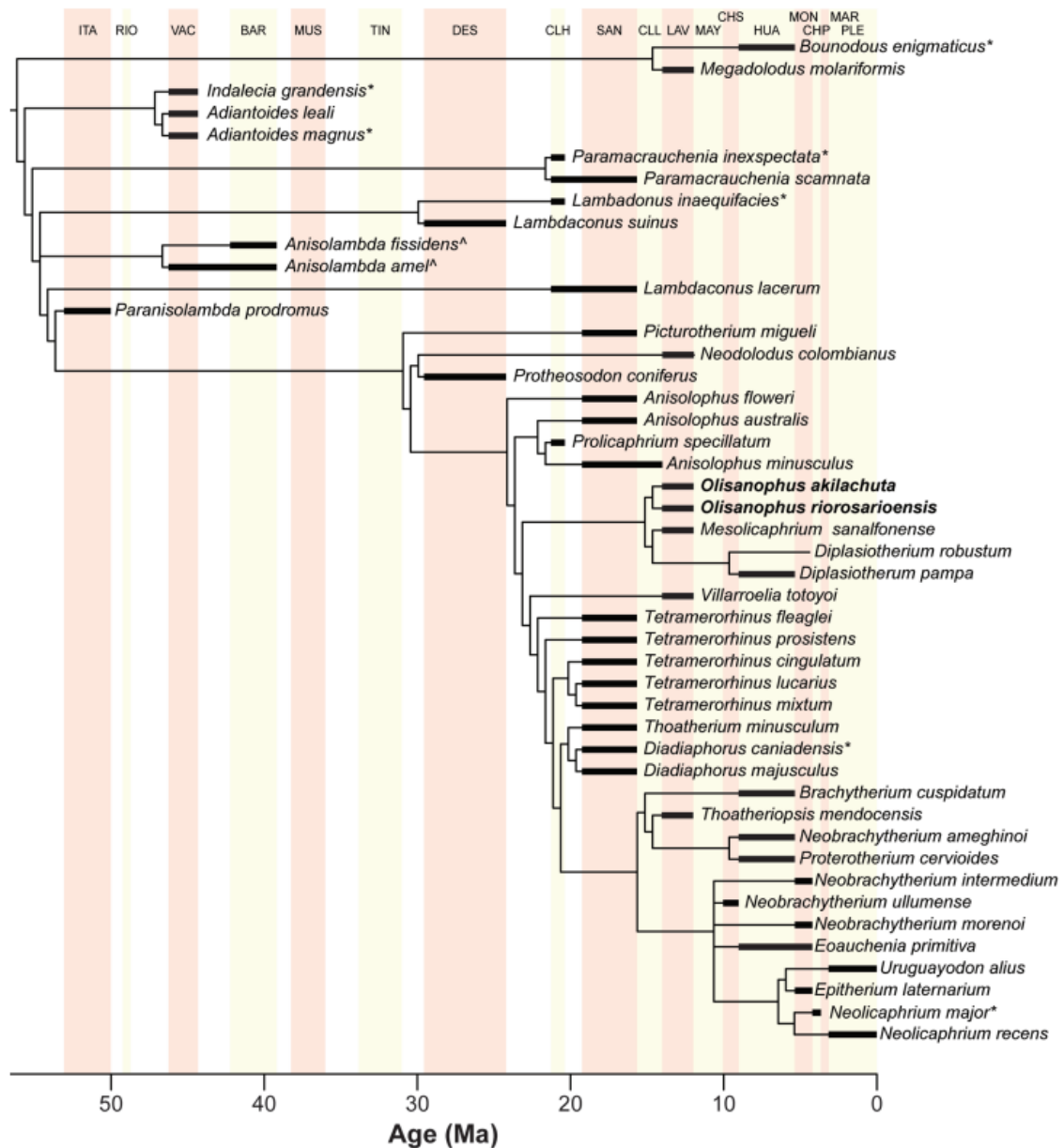
**Figura 1.1.** Reconstrucción de *Thoatherium minusculum*. Tomado de Scott (1910).

## 1.2 Diversidad y registro fósil

Los Proterotheriidae incluyen tres subfamilias según Cifelli (1983) y Cifelli y Villarroel (1997): Anisolambdinae, los cuales son más primitivos, Megadolodinae, con dentición primitiva y postcráneo derivado y Proterotheriinae, los más derivados y diversos.

Gracias a las relaciones entre estos caracteres previamente mencionados, se pudo determinar un total de 29 géneros para la Familia (Croft et al. 2020; McGrath et al. 2020; Corona et al. 2020; Shockey et al. 2022). Tradicionalmente, se plantea que la familia Proterotheriidae ostenta dos picos de diversidad en el Mioceno Temprano (Edad Mamífero Santacrucense) y en el Mioceno Tardío (Edad Mamífero Huayqueriense) (Soria, 2001, Villafañe et al. 2006; Ubilla et al. 2011). Sin embargo, estudios recientes indican que la familia presenta su diversidad máxima durante el Santacrucense, disminuyendo gradualmente a lo largo del Mioceno (McGrath et al. 2020) (Fig. 1.2). Siendo hasta ahora

*Neolicaphrium recens* (Frenguelli 1921) es el único representante en el Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano.



**Figura 1.2.** Árbol filogenético de la familia Proterotheriidae. Las líneas en negrita representan el rango temporal de cada taxón en millones de años (Ma). Las bandas de colores indican intervalos de tiempo (Tomado de McGrath et al. 2020).

### 1.3 Antecedentes en Uruguay

Para Uruguay, aunque el registro de la familia tiene antecedentes antiguos dentarios y de postcráneo aislados (Kraglievich 1930, Langguth y Langguth 1975), no es hasta la actualidad que se documentó mejor su diversidad y distribución, expandiéndose a 5 formaciones (Fig. 3): Formación Fray Bentos (Oligoceno tardío), Formación Camacho (Mioceno Tardío), Formación Raigón (Plio-Pleistoceno), Formación Sopas (Pleistoceno Tardío) y Formación Dolores (Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano).

Para la Formación Sopas, Bond et al. (2001) registran por primera vez a *Neolicaphrium recens* mediante un fragmento mandibular, al cual Ubilla et al. (2011) asocia el primer registro craneal. Posteriormente Corona et al. (2019) presenta nuevos registros (dentición superior) para dicho taxón y realiza un análisis de microdesgaste dentario, complementándose con Morosi y Ubilla (2018) donde realizan estudios de isótopos estables de carbono y oxígeno en dientes, permitiendo inferir una dieta ramoneadora para *N. recens*, así como ambientes forestados para la Formación Sopas.

Posteriormente, Ghizzoni et al. (2020) realizan estimaciones de masa corporal, incorporando el primer registro dentario de *N. recens* para la Formación Dolores (porción maxilar derecho con P4-M3). Previamente, Corona et al. (2018) revisan el material publicado por Kraglievich (1930) proveniente de la Formación Dolores evaluando su importancia sistemática por ser postcráneo (fragmento distal de húmero).

Finalmente, se registran dos nuevos géneros y especies para la familia Proterotheriidae, *Uruguayodon alius* de la Formación Raigón (Corona et al. 2019) y *Pseudobrachytherium breve* para la Formación Camacho (Corona et al. 2020) para la cual Corona et al. (2020) registran por primera vez a *Neobrachytherium* cf. *ameghinoi* en Uruguay.

## 1.4 Objetivos

### 1.4.1 Objetivo general

Realizar una revisión sistemática de ejemplares inéditos correspondientes a la Familia Protheroetheriidae para Uruguay utilizando la metodología clásica aplicada en paleontología de vertebrados.

### 1.4.2 Objetivos específicos

- 1- Describir y determinar materiales inéditos para Uruguay.
- 2- Determinar la importancia de caracteres craneomandibulares (osteológicos y dentarios), para los taxones estudiados.
- 3- Realizar prospecciones en unidades donde fueron realizados hallazgos para la Familia Protheroetheriidae.

## 1.5 BIBLIOGRAFÍA

- 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** (1889) Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Obras completas y correspondencia científica 6:1-1027
- 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
- Buckley M** (2015) Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American “ungulates”. *Proceedings of the Royal Society, Biology* 282.20142671.
- Chimento NR, Angolin FL** (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 RL** (1983). The origin and affinities of the South American Condylarthra and early tertiary Litopterna (Mammalia). *Am Mus Novit* 2772:1-49
- Cifelli RL, Villarroel 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
- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2018) The humerus of Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) and its systematic usefulness: the case of "*Proterotherium berroi*". *Ameghiniana* 55:150-161. <https://doi.org/10.5710/AMGH.10.12.2017.3148>
- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2019) A new genus of Proterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *J of Vertebr Paleontol.* <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1567523>
- Corona A, Badín AC, Perea D, Ubilla M, Schmidt GI** (2020) A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay. *J S Am Earth Sci* 102. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>
- Croft D, Gelfo J, López G** (2020) Splendid Innovation: The Extinct South American Native Ungulates. *Annu Rev Earth Planet Sci* 48:259:290.
- Frenguelli J** (1921) Sobre un proterotérico del Pampeano superior de Córdoba. *Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 7:7-23
- Ghizzoni M, Corona A, Ubilla M, Perea D** (2020) Estimación de masa corporal de proterotéricos del Cuaternario (Mammalia, Litopterna) y descripción de un nuevo ejemplar de *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921. *Revista Brasileira de Paleontologia* 23:153-162
- 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

- 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
- McGrath A, Flynn J, Wyss AR** (2020a) Protheriids and Macrauchiids (Litopterna: Mammalia) from the Pampa Castillo fauna, Chile (Early Miocene, Santacrucian SALMA) and a new phylogeny of Protheriidae. J Syst Palaeontol 18:717-738. <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1662500>
- Morosi, E.; M. Ubilla** (2018) Dietary and palaeoenvironmental inferences in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheriidae) using carbon and oxygen isotopic stable isotopes (Late Pleistocene, Uruguay). Historical Biology 31:196-202.
- Schmidt GI, Ferrero BS** (2014). Taxonomic reinterpretation of *Theosodon hystatus* Cabrera and Kraglievich, 1931 (Litopterna, Macrauchiidae) and phylogenetic relationships of the family. Journal of Vertebrate Paleontology, 34:1231-1238
- Schmidt GI** (2015). Actualización sistemática y filogenia de los protheriidae (Mammalia, litopterna) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. Revista Brasileira de Paleontología. 18: 521-546
- Schmidt GI, Montalvo CI, Sostillo R, Cerdeño E** (2018). Protheriidae (Mammalia, Litopterna) from the Cerro Azul Formation (late Miocene), La Pampa Province, Argentina. Journal of South American Earth Sciences. 83:165-177
- Scott WB** (1910) Mammalia of the Santa Cruz beds. Part 1: Litopterna. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia (1896-1899) 7:1-156
- Simpson GG** (1980) Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals. Yale University, New Haven. 266 pp.
- Shockey BJ, White E, Anaya F, McGrath A** (2022) A new protheriid (Mammalia, Litopterna) from the Salla Beds of Bolivia (upper Oligocene): phylogeny and litoptern patellar pit knee locks. J Vertebr Paleontol 42:e2162409. <https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2162409>

- Soria MF** (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, Rinderknecht A** (2011). The first cranial remains of the Pleistocene proterotheriid *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. Journal of Vertebrate Paleontology, 31:193-201
- Villafañe AL, Ortiz-Jaureguizar E, 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
- Welker F, Collins MJ, Thomas JA, Wadsley M, Brace S, et al.** (2015) Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. Nature 522:81-84



## CAPÍTULO 2

### MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes descritos en esta contribución correspondientes a la familia Protheroetheriidae, se encuentran depositados en diferentes instituciones tanto de Uruguay como de Argentina. Esta información se detalla en los capítulos correspondientes al taxón al cual fueron determinados (Capítulos 3 y 4). La metodología específica realizada para cada taxón se detalla en su capítulo correspondiente.

#### 2.1 Criterios taxonómicos empleados

La metodología empleada consistió en la descripción detallada y comparativa de los restos craneales y postcraneales. Para la descripción de los restos craneales y mandibulares no dentarios se siguieron los criterios de Soria (2001), Ubilla et al. (2011), Corona et al. (2019) y Corona et al. (2020); para la descripción del material dentario se siguió la nomenclatura anatómica y los criterios taxonómicos de Soria (2001), Schmidt (2013, 2015) y actualizaciones de Croft et al. (2020), McGrath et al. (2020) y Corona et al. (2020); finalmente, para la descripción del material postcraneal se siguió a Scott (2010), Soria (2001) y Scherer et al. (2009).

Para la comparación de materiales se realizó la revisión directa de alrededor de 140 especímenes depositados en colecciones científicas regionales. En la misma fueron revisados los siguientes géneros y especies: *Lambdaconus suinus* (Ameghino 1897); *Lambdaconus inaequifacies* (Ameghino 1904); *Lambdaconus lacerum* (Ameghino 1902); *Prolicaphrium specillatum* (Ameghino 1902); *Paramacrauchenia scamnata* (Ameghino 1902); *Paramacrauchenia inexpectata* (Soria 2001); *Tetramerorhinus lucarius* (Ameghino 1894); *Tetramerorhinus cingulatum* (Ameghino 1891); *Tetramerorhinus mixtum* (Ameghino 1894); *Tetramerorhinus prosistens* (Ameghino 1899); *Thoatherium minusculum* (Ameghino 1887); *Diadiaphorus majusculus* (Ameghino 1887); *Diadiaphorus? caniadensis* (Kramarz y

Bond 2005); *Anisolophus australis* (Burmeister 1879); *Anisolophus floweri* (Ameghino 1887); *Anisolophus minusculus* (Roth 1899); *Neobrachytherium ameghinoi* (Soria 2001); *Neobrachytherium intermedium* (Moreno y Mercerat 1891); *Neobrachytherium morenoi* (Rovereto 1914); *Neobrachytherium ullumense* (Soria 2001); *Thoatheriopsis mendocensis* (Soria 2001); *Proterotherium cervioides* (Ameghino 1883); *Epecuenia thoatheroides* (Cabrera 1939); *Epitherium laternarium* (Ameghino 1888b); *Diplasiotherium robustum* (Rovereto 1914); *Eoauchenia primitiva* (Ameghino 1888a); *Neolicaphrium recens* (Frenguelli 1921); *Neolicaphrium major* (Soria 2001); *Brachytherium cuspidatum* (Ameghino 1883); *Picturotherium migueli* (Kramarz y Bond 2005); *Uruguayodon alius* (Corona et al. 2019); *Pseudobrachytherium breve* (Corona et al. 2020).

La lista detallada de los materiales revisados se encuentra en el Anexo 2.

## 2.2 Abreviaturas dentarias

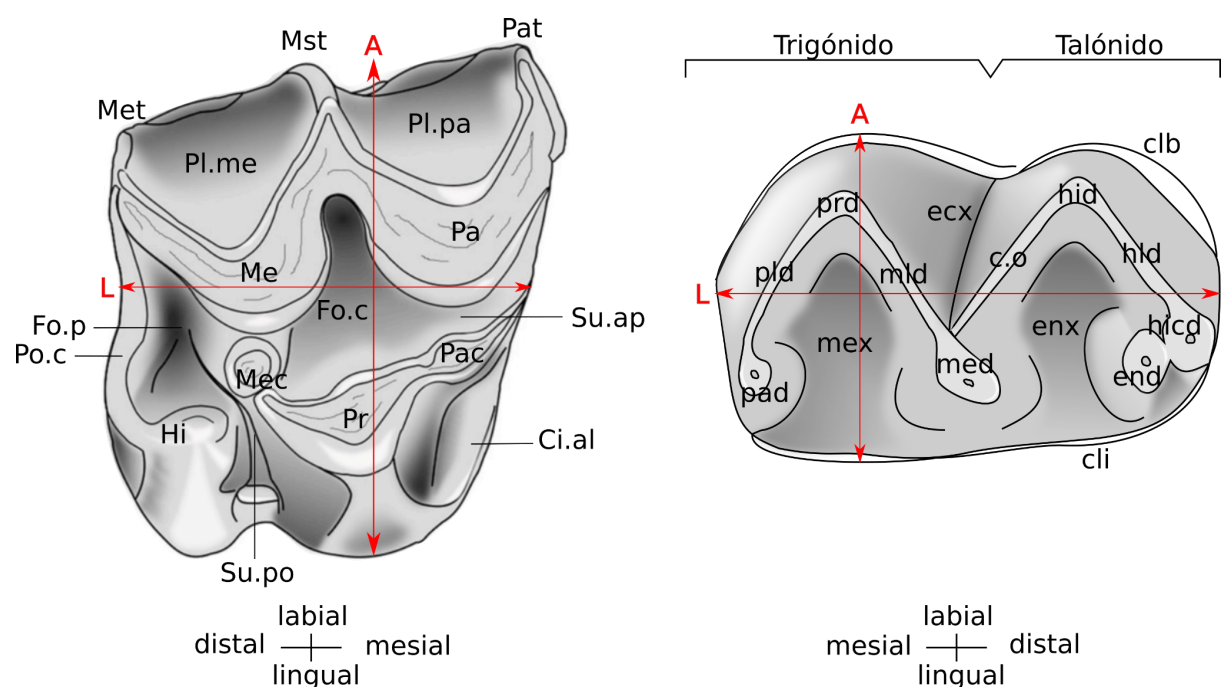
**A**, ancho; **Ci.al**, cíngulo anterolingual; **clb**, cíngulo labial; **cli**, cíngulo lingual; **c.o**, crístida obliqua; **dp**, premolar inferior deciduo; **ecx**, ectofléxido; **end**, entocónido; **enx**, entofléxido; **Fo.c**, foseta central; **Fo.p**, foseta posterior; **Hi**, hipocono; **hicd**, hipoconúlido; **hid**, hipocónido; **hld**, hipolofido; **L**, largo; **M/m**, molar superior/inferior; **Me**, metacono; **Mec**, metacónulo; **med**, metacónido; **Met**, metastilo; **mex**, metafléxido; **mld**, metalófido; **Mst**, mesostilo; **P/p**, premolar superior/inferior; **Pa**, paracono; **Pac**, paracónulo; **pad**, paracónido; **Pat**, parastilo; **pld**, paralófido; **Pl.me**, pliegue del metacono; **Pl.pa**, pliegue del paracono; **Po.c**, postcíngulum; **Pr**, protocono; **prd**, protocónido; **Su.ap**, surco anteroposterior; **Su.po**, surco posterior.

### 2.3 Medidas dentarias y postcraneales consideradas

Las medidas (en milímetros) se tomaron con un calibre Truper CALDI-6MP (precisión 0,01 mm). Las medidas que sean aproximadas tendrán un \*.

#### 2.3.1 Medidas dentarias consideradas

Las medidas dentarias superiores e inferiores consisten en el diámetro mesiodistal (Largo) y el diámetro bucolingual máximo (Ancho) (Fig. 2.1).



**Figura 2.1.** Esquema de molares de Proterotheriidae con nomenclatura dentaria y medidas consideradas (Modificado de Schmidt 2015, Corona et al. 2020). Molar superior y molar inferior respectivamente.

#### 2.3.2 Medidas postcraneales consideradas

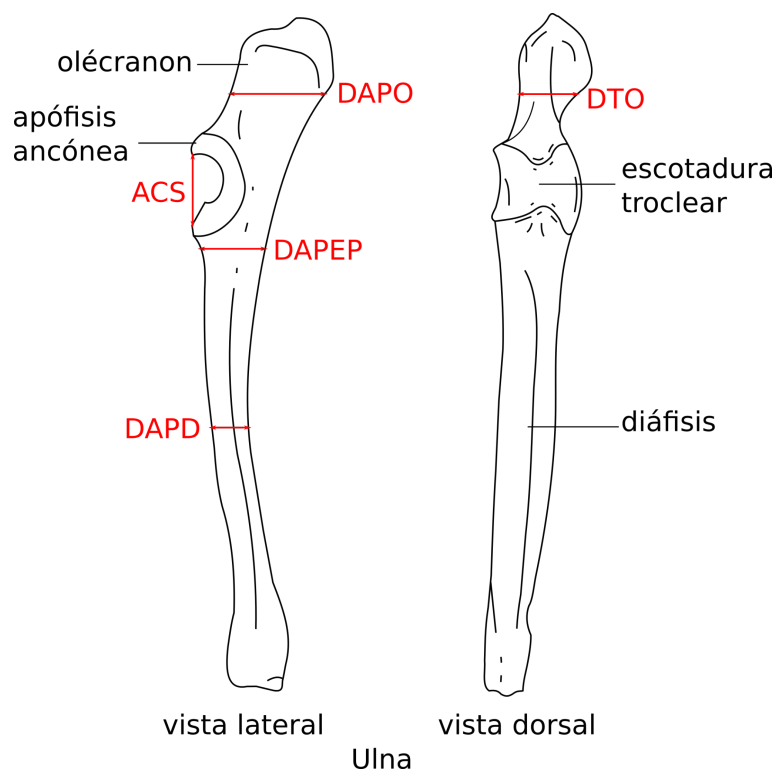
Para las medidas postcraneales se utilizaron las de Schmidt (2013), a la cual se sumaron nuevas: Calcáneo (DTC y DAC) y se modificaron otras para Metápodos y falanges (DAPEP, DTEP, DAPED y DTED).

**Ulna** (Fig. 2.2): ACS, Altura de la cavidad sigmoidea; DAPO, diámetro anteroposterior del olécranon; DTO, diámetro transverso del olécranon; DAPEP, diámetro anteroposterior de la epífisis proximal; DAPD, diámetro anteroposterior de la diáfisis.

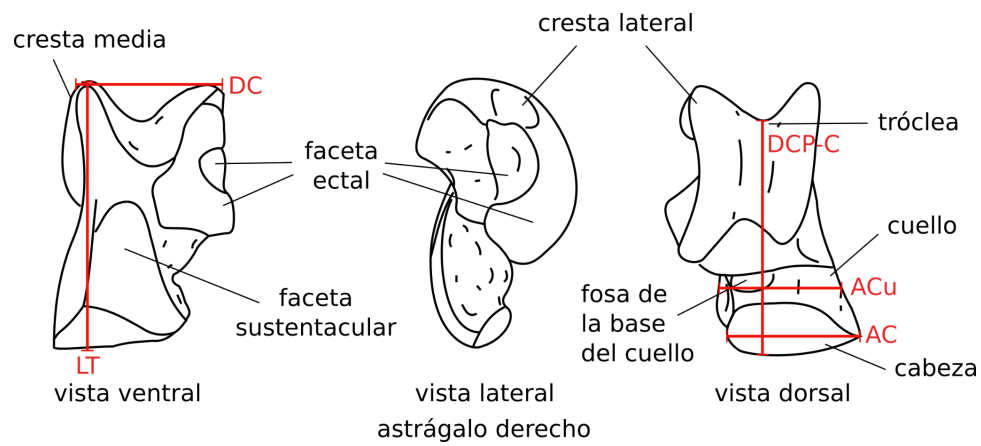
**Astrágalo** (fig. 2.3): LT, longitud total; DC, distancia entre crestas; AC, ancho de la cabeza; ACu, ancho del cuello; DCP-C, distancia entre la concavidad de la polea y la cabeza.

**Calcáneo** (fig. 2.4): DTC, diámetro transverso del cuello; DAC, diámetro anteroposterior del cuello; DAP, diámetro anteroposterior máximo debajo de la polea fibular.

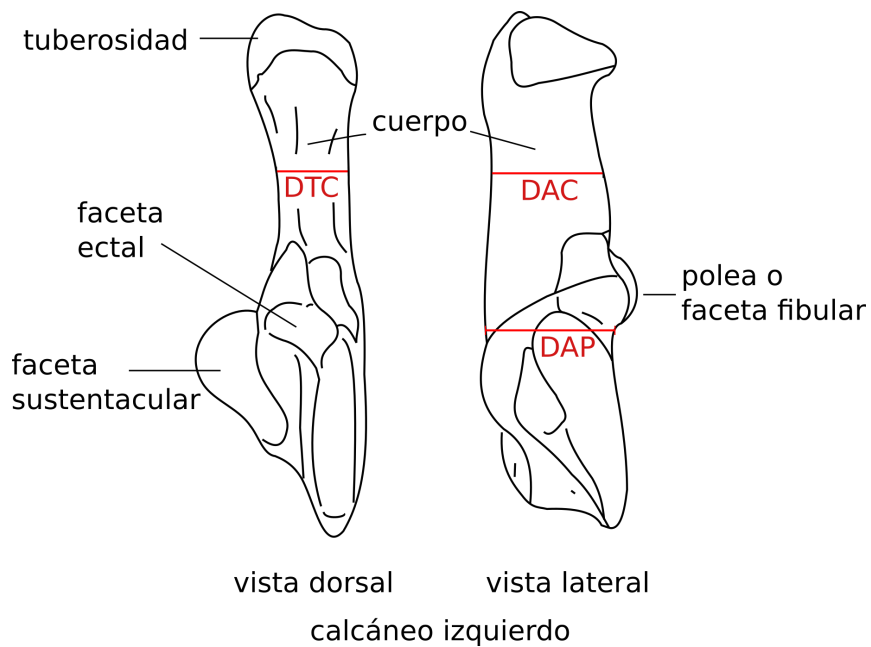
**Metápodos y falanges** (fig. 2.5): LT, largo total; DAPEP, diámetro anteroposterior máximo de la epífisis proximal; DTEP, diámetro transverso máximo de la epífisis proximal; DAPD, diámetro anteroposterior de la diáfisis; DTD diámetro transverso de la diáfisis; DAPED, diámetro anteroposterior máximo de la epífisis distal; DTED, diámetro transverso máximo de la epífisis distal.



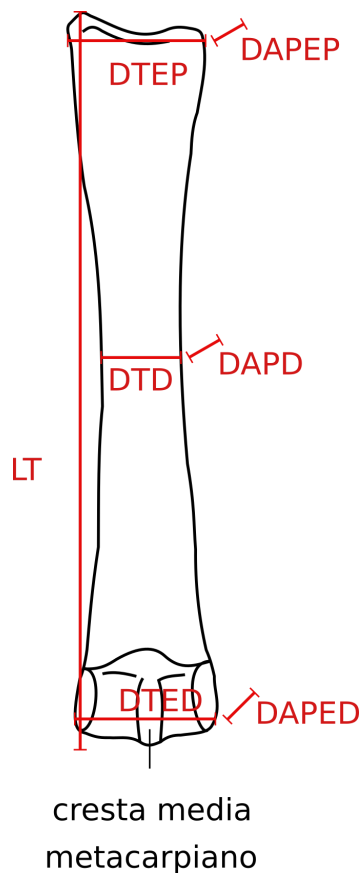
**Figura 2.2.** Ulna de Proterotheriidae (modificado de Schmidt 2013).



**Figura 2.3.** Astrágalo de Proterotheriidae (modificado de Schmidt 2013).



**Figura 2.4.** Calcáneo de Proterotheriidae (modificado de Schmidt 2013).



**Figura 2.5.** Metacarpo de Proterotheriidae (modificado de Schmidt 2013).

## 2.4 BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino F** (1883) Sobre una colección de mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes (Argentina). *Ameghiniana* 11:295-311
- 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** (1888a) 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** (1888b) Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. P. E. Coni, Buenos Aires pp 17

- Ameghino F** (1891) 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** (1894) Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. Imp. de P. E. Coni é hijos.
- Ameghino F** (1897) Mamíferos cretáceos de la Argentina. Segunda contribución al conocimiento de la fauna mastológica de las capas con restos *Pyrotherium*. *Boletín Instituto Geográfico Argentina* 18:406-429, 431-521
- Ameghino F** (1899) Sinópsis geológico-paleontológica. Suplemento (Adiciones y correcciones). La Plata, pp. 1-13
- Ameghino F** (1902) Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17:71-140
- Ameghino F** (1904) Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés An. Mus. Nac. Buenos Aires 9:1-541
- Burmeister H, Maupas E, Daireaux E** (1879) Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivant et éteints) P. E. Coni, Buenos Aires. 555 pp
- Cabrera A** (1939) Los géneros de la familia Typotheriidae. *Physis*, Buenos Aires 14:359-372
- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2019) A new genus of Poterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *J of Vertebr Paleontol*.  
<https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1567523>
- Corona A, Badín AC, Perea D, Ubilla M, Schmidt GI** (2020) A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay. *J S Am Earth Sci* 102.  
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>

- Croft D, Gelfo J, López G** (2020) Splendid Innovation: The Extinct South American Native Ungulates. *Annu Rev Earth Planet Sci* 48:259-290.
- Frenguelli J** (1921) Sobre un proterotérico del Pampeano superior de Córdoba. *Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 7:7-23
- Hoffstetter R, Soria MF** (1986) *Neodolodus colombianus* gen. et sp. nov., un nouveau Condylarthre (Mammalia) dans le Miocene de Colombie. *Comptes Rendus de la Académie de Sciences, Paris*, 303, série II, 17:1619-1622
- Kramarz AG, Bond M** (2005). Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia. *Ameghiniana*, 42:611-625
- 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*. 57:159-188.  
<https://doi.org/10.5710/AMGH.03.03.2020.3268>
- Moreno FP, Mercerat A** (1891) Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: paleontología. 1. *Rev Mus La Plata* 1:222-236
- Roth S** (1899) Aviso preliminar sobre mamíferos mesozoicos encontrados en Patagonia *Rev. Mus. La Plata* 9:141-197
- Rovereto C** (1914) Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25:1-250
- Scherer C, Gregis Pitana V, Ribeiro AM** 2009. Proterotheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12, 231-246
- Schmidt GI** (2013). Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo)



- Schmidt GI** (2015). Actualización sistemática y filogenia de los proterotheriidae (Mammalia, litopterna) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*. 18: 521-546
- Scott WB** (1910) Mammalia of the Santa Cruz beds. Part 1: Litopterna. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia (1896-1899) 7:1-156
- Soria MF** (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, Rinderknecht A** (2011) The first cranial remains of the Pleistocene proterotheriid *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31:193-201

### CAPÍTULO 3

#### NUEVOS REPORTES, ACTUALIZACIONES Y COMENTARIOS ADICIONALES SOBRE *Neobrachytherium ullumense* SORIA, 2001 (LITOPTERNA, PROTEROTHERIIDAE) EN EL MIOCENO TARDÍO DE URUGUAY Y ARGENTINA

El presente capítulo fue realizado con la coautoría de **Andrea Corona, Gabriela Schmidt, Daniel Perea y Martín Ubilla** ya que es un manuscrito que se encuentra sometido en la revista *Journal of Mammalian Evolution*.

#### RESUMEN

Se describen nuevos ejemplares de Proterotheriidae de varias localidades y unidades litoestratigráficas del Mioceno Tardío de Uruguay (Formación Camacho) y Argentina (Formaciones Loma de Las Tapias y Cerro Azul). Se describe por primera vez el holotipo de *Neobrachytherium ullumense*. Se expande la diagnosis de *Neobrachytherium ullumense* considerando e incluyendo la siguiente combinación de características: cráneo gracil y corto, a diferencia de *Epitherium laternarium* y de tamaño similar a *Neobrachytherium morenoi*. Premaxilares proyectados anteriormente, y divergentes del plano sagital, diferente de *Epitherium laternarium*. Órbita con borde rostral al nivel de la raíz posterior de M1 similar a *Neobrachytherium morenoi*. Cóndilos occipitales proyectados ventralmente, a diferencia de *Neobrachytherium morenoi* y *Pseudobrachytherium breve*. P3-P4 con cíngulo anterolingual extendido distalmente como se encuentra en *Thoatheriopsis mendocensis*. M2 con metacónulo reducido, de base circular, interrumpiendo el surco posterolingual como en *Neobrachytherium morenoi*. M3 con hipocono bien desarrollado separado del protocono por un surco posterolingual como en *Neobrachytherium intermedium*. p4-m3 con trigónido corto y entocónido libre, más o menos cercano al hipolofúlido. p4-m3 con paracónido orientado hacia el metacónido y con la cristida oblicua cerrando a nivel del metacónido. Se proporciona una actualización de *Neobrachytherium ullumense* especialmente de su morfología craneal y dental. La misma, había sido reportada previamente para los niveles

del Mioceno Tardío chasiquenses y huayquerienses en las provincias de San Juan y Buenos Aires de Argentina. En esta contribución se amplía el rango de distribución geográfica de la especie hacia un límite más oriental (Departamento de San José, Uruguay).

### 3.1 INTRODUCCIÓN

La familia Protheriidae Ameghino (1887) constituye un grupo de ungulados nativos sudamericanos (UNAS) extintos, pertenecientes al orden Litopterna Ameghino (1889). Las diferencias entre especies se observan principalmente en los caracteres craneales y mandibulares (Soria 2001). Sin embargo, los caracteres más importantes con connotaciones taxonómicas son los que se observan en la dentición. Algunas de estas características en la dentición superior son: desarrollo, forma y posición del metacónulo, desarrollo de estilos y pliegues labiales del paracono y metacono, presencia de cíngulo labial y el tipo de conjunción entre protocono e hipocono. Sin embargo, los siguientes caracteres en la dentición inferior han sido ampliamente utilizados y discutidos para diferenciar especies: ausencia o presencia de entocónido y su posición relativa con respecto al hipoconúlido, distancia entre paracónido y metacónido y desarrollo del cíngulo labial (Soria 2001; Schmidt 2015; Schmidt et al. 2018; Corona et al. 2019)

El principal objetivo de este capítulo es actualizar el conocimiento de la especie *Neobrachytherium ullumense* Soria (2001) y ampliar la diagnosis a través de una descripción comparativa de nuevos ejemplares de varias localidades y unidades litoestratigráficas del Mioceno Tardío de Uruguay y Argentina. Se discuten además, las principales características en las que se basa actualmente la identificación de *N. ullumense* y se describen algunos cambios en la distribución geográfica de *Neobrachytherium*.

**3.1.1 Abreviaturas institucionales:** **FC-DPV**, Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay; **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, USA; **MACN PV**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección

Paleontología Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; **MCNAM-PV**, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J.C. Moyano”, Mendoza, Argentina; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MMH-CH**, Museo Municipal de Ciencias Naturales “Vicente Di Martino”, Colección Arroyo Chasicó, Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina; **MMP**, Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Buenos Aires, Argentina; **MNHN**, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; **PVL**, Colección Paleontología Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; **PVSJ**, Museo de la Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina.

### **3.1.2 Distribución geológica y geográfica**

#### **3.1.2.1 Formación Loma de las Tapias**

La Formación Loma de Las Tapias (Serafini et al. 1986), aflorante en el centro sur de la Provincia de San Juan, incluye el Miembro Inferior Limolita La Colmena y el Miembro Superior Arenisca Albardón. El primero, presenta en la base un conglomerado brechoso, superpuesto por limolitas y arcillas alternadas con areniscas finas y medias. El miembro superior, se compone por areniscas conglomerádicas alternadas con areniscas finas, medias y gruesas; y limolitas y arcillas intercaladas con bancos conglomerádicos frecuentemente ubicados hacia el tope de dicho miembro. La edad radiométrica de 7,0 +/- 0,9 M.a. determinada sobre tobas ha sido obtenida para el miembro superior por Bercowski et al. (1986). Estudios bioestratigráficos basados en los mamíferos presentes en los estratos superiores del miembro Limolita La Colmena, y la parte inferior del miembro Arenisca Albardón indican ensambles que pertenecen a las Edad Mamífero Terrestre de América del Sur (SALMAs por su sigla en inglés) Chasicuense y Huayqueriense (Contreras et al. 2019). Los ejemplares aquí descritos fueron exhumados del nivel basal de la Arenisca del Albardón, conjunto A (Contreras y Baraldo 2011), de edad Chasicuense.

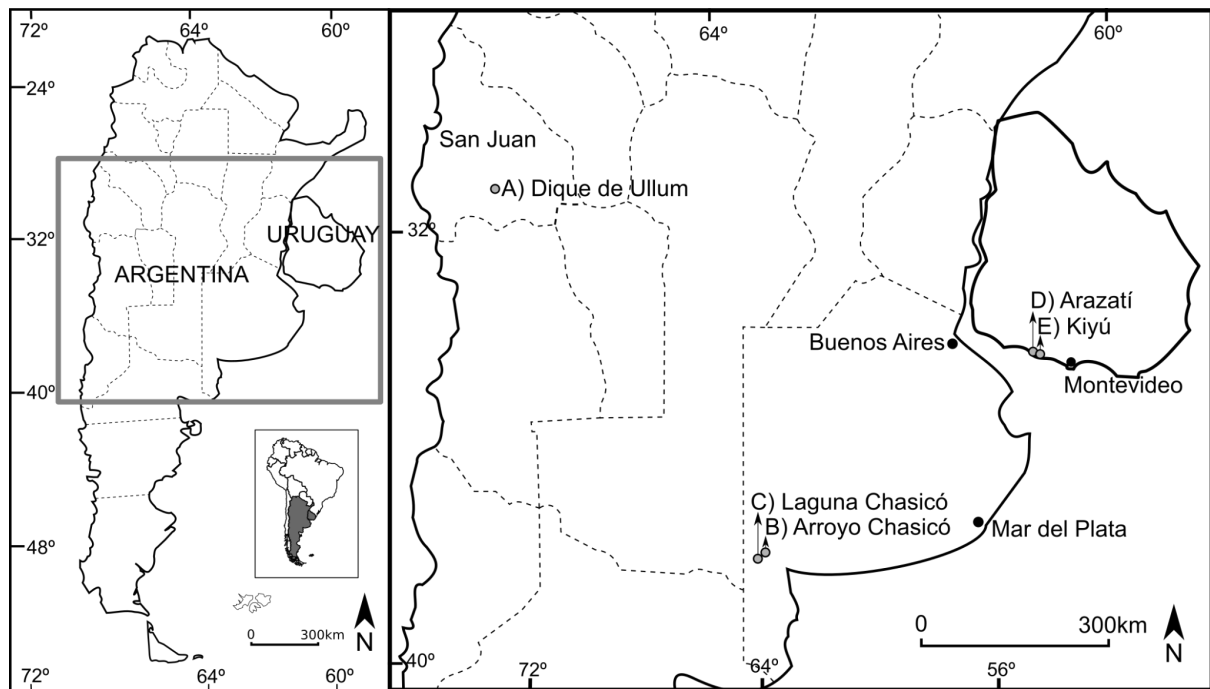
### **3.1.2.2 Formación Cerro Azul**

Los estratos sedimentológicos del Arroyo Chasicó han sido históricamente asignados a la Formación Arroyo Chasicó. Esta unidad ha sido recientemente sinonimizada (junto con otras formaciones) a la Formación Cerro Azul, ya que es la única unidad definida con criterios litoestratigráficos para un área amplia, sin definición bioestratigráfica. Los depósitos contienen sedimentos muy finos, desde limolitas hasta limolitas arenosas, de colores rojizos a marrones, con niveles interpretados como paleosuelos (Folguera y Zárate 2009; Montalvo et al. 2019; Schmidt et al. 2022). Las exposiciones ocurren en el Centro y Este de la Provincia de La Pampa, Suroeste de la Provincia de Buenos Aires y Sureste de la Provincia de Mendoza (Argentina). Las interpretaciones bioestratigráficas y biocronológicas sugieren la presencia de faunas típicas tanto chasicuenses como huayquerienses en diferentes niveles dentro de la Formación Cerro Azul. Romano et al. (2023) indicaron que la ordenación faunística y la edad obtenida con análisis de regresión identifican una sucesión de faunas/localidades que cubren el rango temporal entre 8-5.33 Ma. Sin embargo, el contenido de mamíferos apoya la presencia del SALMA chasicuenses en los niveles inferiores de las localidades de Arroyo Chasicó y Laguna Chasicó (Zárate et al. 2007; Tomassini et al. 2023; Romano et al. 2023), de donde se describen algunos ejemplares.

### **3.1.2.3 Formación Camacho**

La Formación Camacho (Goso y Bossi 1966) aflora en varios puntos de la costa de los departamentos de San José y Colonia, sur de Uruguay. Esta unidad comprende dos miembros: el inferior, Miembro San Pedro, está compuesto por limolitas bioturbadas de color gris verdoso, intercaladas con areniscas que contienen una alta riqueza fosilífera (de este nivel provienen los ejemplares FC-DPV 3414 y MNHN 3216); y el superior Miembro Cerro Bautista compuesto predominantemente de capas de arenisca maduras blancas intercaladas con arenisca más gruesa (Martínez 1994; Perea y Martínez 2004).

La Formación Camacho tiene una edad Mioceno Tardío, representando específicamente la Piso/Edad Huayqueriense, según evidencias isotópicas y bioestratigráficas (del Río et al. 2018; Perea et al. 2020, 2023).



**Figura 3.1.** Ubicación geográfica del área en la que se colectaron los especímenes estudiados: **A**, Dique de Ullum (Formación Loma de las Tapias, Chasiquense); **B**, Arroyo Chasicó (Formación Cerro Azul, Chasiquense); **C**, Laguna Chasicó (Formación Cerro Azul, Chasiquense); **D**, Arazatí (Formación Camacho, Huayqueriense); **E**, Kiyú (Formación Camacho, Huayqueriense).

## 3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 3.2.1 Materiales estudiados

Los ejemplares descritos en este capítulo fueron recuperados de varios afloramientos del Mioceno Tardío de Argentina y Uruguay. El ejemplar PVSJ 337 fue colectado de la Formación Loma de Las Tapias, en la localidad Dique de Ullum (Provincia de San Juan, Argentina) (Fig. 3.1.A). Los ejemplares de la Formación Cerro Azul (anteriormente

Formación Arroyo Chasicó, Provincia de Buenos Aires, Argentina) (Folguera y Zárate 2009; Montalvo et al. 2019; Schmidt et al. 2022) fueron colectados de Arroyo Chasicó (MMP-M 311, MMH- CH-84-4-101, 102 y 103, MLP 68-VIII-5-1 y MMP-M 980) y Laguna Chasicó (MMP-M 585) (Fig 3.1.B,C). Los ejemplares colectados en Uruguay fueron exhumados de sedimentos de la Formación Camacho, en las localidades de Arazatí (MNHN 3216) y Kiyú (FC-DPV 3414), Departamento de San José, en la costa del Río de la Plata (Fig. 3.1.D).

La metodología empleada en este capítulo (criterios taxonómicos y medidas utilizadas) se detallan en el Capítulo 2.

### 3.3 RESULTADOS

#### PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden: LITOPTERNA Ameghino, 1889

Suborden: LOPHOLIPTERNA Cifelli, 1983

Familia: PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887

Subfamilia: PROTEROTHERIINAE Ameghino, 1885

Género: *Neobrachytherium* Soria, 2001

**Especie tipo:** *Licaphrium intermedium* Moreno and Mercerat, 1891.

**Distribución estratigráfica y edad:** Chasiquense a Montehermosense SALMAs.

Formaciones Corral Quemado, Andalhuala, Ituzaingó, Loma de las Tapias, Cerro Azul, Huayquerías, Salicas y Camacho.

**Distribución geográfica:** provincias de Catamarca, Entre Ríos, San Juan, Buenos Aires, La Pampa, Mendoza y La Rioja (Argentina); departamento de San José (Uruguay).

*Neobrachytherium ullumense* Soria (2001).

Figuras 3.2 A-C, 3.3 A-E, 3.4, 3.5 y 3.7 A-G.

**Holotipo:** PVSJ 126, cráneo comprimido dorsoventralmente, con P2-M3 derechos y P3-M3 izquierdos.

**Material referido:** **PVSJ 135**, fragmento mandibular izquierdo con p4 y m3; **PVSJ 231**, fragmento mandibular derecho con m3 parcial; **MCNAM-PV 3222**, maxilar izquierdo parcial con P4 (incompleto) y M1-M3; **MCNAM-PV 3223**, fragmento mandibular izquierdo con m2-m3; **MCNAM 3224**, falange incompleta; **MCNAM 3225**, vértebra cervical;

**MMH-CH-83-3-65**, fragmento mandibular derecho con porción lingual de m1 o m2; **MMP M 311**, porción posterior de un cráneo, M2-M3 derechos y M1-M3 izquierdos; **FC-DPV 3414**, fragmento mandibular derecho con p3-m3; **MNHN 3216**, fragmento mandibular izquierdo con m3; **PVSJ 337**, hemimandíbula derecha casi completa con p4-m2 parcial y m3 completa, y sínfisis mandibular con i2 y p2 izquierdos; **MLP 68-VIII-5-1**, fragmento mandibular derecho con m1-m2 y m3 parcial; **MMH-CH-84-4-101**, fragmento mandibular derecho con m2, **MMH-CH 84-4-102**, tercer metápodo central (Mt III), **MMH-CH 84-4-103**, cúbito y radio sin epífisis distal.

#### **Diagnosis extendida** (modificado de Soria (2001))

Cráneo grácil y corto, a diferencia de *Epitherium laternarium*, de tamaño similar a *Neobrachytherium morenoi*. Premaxilares proyectados anteriormente no divergentes del plano sagital, diferente de *Epitherium laternarium*. Órbita con borde rostral al nivel de la raíz posterior de M1 similar a *Neobrachytherium morenoi*. Cóndilos occipitales proyectados ventralmente, a diferencia de *Neobrachytherium morenoi* y *Pseudobrachytherium breve*. P3-M2 similar a *N. intermedium*, sin pliegues labiales del paracono y metacono como *N. ameghinoi*; P3-P4 con cíngulo anterolingual extendido distalmente como en *Thoatheriopsis mendocensis* y formando un foseta de esmalte en M1-M2; M2 con metacónulo reducido de base circular, interrumpiendo el surco posterolingual similar a *N. ameghinoi* y *N. morenoi*; M3 con hipocono separado del protocono por un surco posterolingual como en *N. intermedium* y diferente de *N. ameghinoi*, *B. cuspidatum* y *P. breve*. p4-m3 con trigónido mesiodistalmente más corto que otros proterotéridos (p. ej. *Tetramerorhinus*, *Anisolophus*,



*Epitherium laternarium* y *Paramacrauchenia scamnta*) y entocónido ubicado distalmente en el talónido, libre, más o menos cerca del hipoconúlido; p4-m3 con paracónido orientado hacia el metacónido y cristida oblicua cerrándose a nivel del metacónido.

**Distribución geográfica:** Valle de Ullum, Departamento de Ullum, Provincia de San Juan, y Arroyo Chasicó, Laguna Chasicó, Arenas Blancas, Provincia de Buenos Aires, Argentina; Localidades de Arazatí y Kiyú, Departamento de San José, Uruguay.

**Distribución estratigráfica:** Edades/Etapas: Chasicuense y Huayqueriense. Formaciones Loma de las Tapias, Cerro Azul y Camacho.

### 3.3.1 Descripción comparativa de los materiales referidos a *N. ullumense*

#### 3.3.1.1 Descripción del holotipo

**3.3.1.1.1 Cráneo.** PVSJ 126 está casi completo y pertenece a un ejemplar adulto; es grácil y corto a diferencia de *Epitherium laternarium* que es robusto y alargado. Es más grande que *T. minusculum* pero más pequeño que *T. cingulatum*; comparable en tamaño a *Neobrachytherium morenoi* (Tabla 3.1). Debido a efectos tafonómicos, se encuentra comprimido dorsoventralmente. Se conserva casi toda la serie dental: P2-M3 derecha y P3-M3 izquierda (M3 fragmentado) (Fig. 3.2).

En vista dorsal, el cráneo está casi completo pero fracturado, siendo el lado derecho el más fragmentado. Faltan los nasales y parte del maxilar derecho. El premaxilar se proyecta anteriormente como en *Pseudobrachytherium breve*, pero esto puede deberse al grado de compresión. Además, el premaxilar no diverge del plano sagital, como sí sucede en *E. laternarium*. El plano dorsal del rostro y el plano oclusal convergen en el extremo anterior, como en *P. breve* y *E. laternarium* y se diferencia de *E. primitiva* donde es más pronunciado y *P. specillatum*, *T. lucarius*, *T. mixtum*, *T. cingulatum* y *Dia. majusculus* donde son paralelos. Sólo se conserva la zona central izquierda del frontal.

La zona dorsal del cráneo está mal conservada, pero se puede ver la porción final de la cresta sagital, en la zona distal.

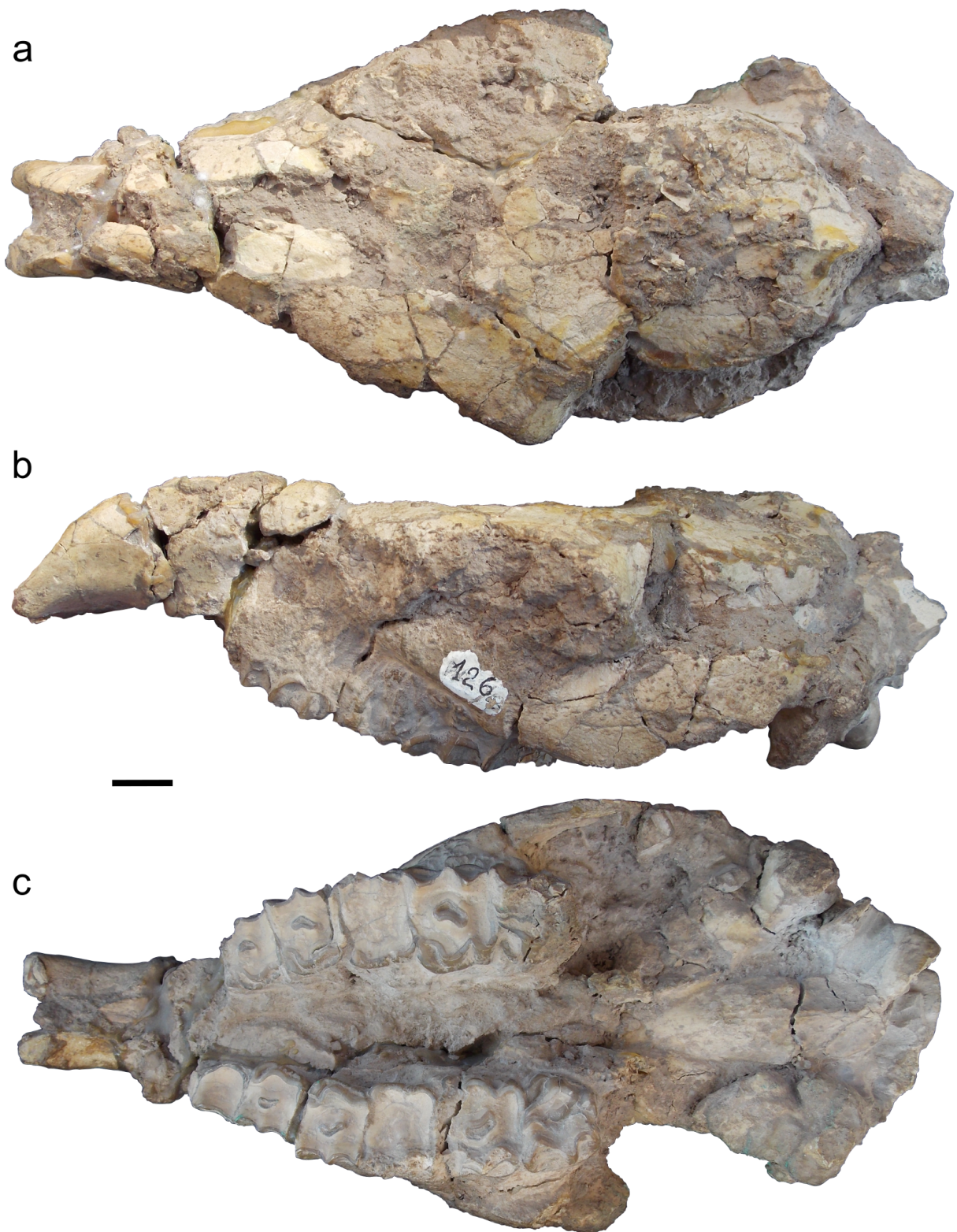
Lateralmente, el parietal derecho, el yugal y el arco cigomático se encuentran fragmentados; el lado izquierdo está mejor conservado mostrando el lacrimal, yugal y un arco cigomático graciles similar a *Neobrachytherium morenoi*, *Neolicaphrium recens* y *P. breve* y diferente de *Tetramerorhinus mixtum*, *Dia. majusculus* y *Prolicaprium specillatum* donde es más robusto. Dichos huesos delimitan una órbita cerrada, con el borde rostral situado al nivel de la raíz posterior de M1 como en *T. cingulatum*, *N. morenoi* y *P. breve*, a diferencia de *N. recens* y *E. laternarium* donde se encuentra a nivel de M2. Sin embargo, puede deberse a una deformación del cráneo.

El basicráneo está moderadamente conservado en la región del basiesfenoides, estando peor conservado en el basioccipital; la zona posterior izquierda del cráneo está mejor conservada y contiene la apófisis glenoidea y el cóndilo izquierdo fragmentado. Este último se proyecta ventralmente como sucede en *T. minusculum*, *Dia. majusculus*, *T. cingulatum* y *T. mixtum*, a diferencia de *N. morenoi*, *P. breve* y *E. laternarium* donde los cóndilos occipitales están al mismo nivel que el basioccipital y se proyectan distalmente.

No se conservan ni el paladar ni la región posterior del paladar.

**3.3.1.1.2 Dentición superior.** Los incisivos están rotos, pero las raíces todavía están en los alvéolos. La dentición está muy desgastada, lo que corresponde a su condición de adulto. P2 tiene forma rectangular, con la región lingual redondeada y el borde distal más grande que el mesial. P3 y P4 son más grandes que P2 y morfológicamente similares a M1, con el protocono más desarrollado que el hipocono y el paracono y el metacono de tamaño similar. En P3 y P4, el cíngulo anterolingual está extendido distalmente como en *Thoatheriopsis mendocensis*; en M1, en cambio, corresponde al ángulo anterolingual del diente, debido al desgaste extremo, mientras que en M2 el cíngulo anterolingual es corto y bien desarrollado formando un foseta y ubicado mesialmente como en *Brachytherium cuspidatum* y *Tetramerorhinus mixtum*, diferente de *Pseudobrachytherium breve* y *Th. mendocensis* donde se une a la base del protocono. P4 y M1 son similares en tamaño, siendo el molar de mayor tamaño M2, con el parastilo y el mesostilo más desarrollados que el metastilo. Los

pliegues labiales del paracono y metacono están ausentes como en *N. ameghinoi*, a diferencia de *Neobrachytherium intermedium* y *Neobrachytherium morenoi*. Las concavidades entre los estilos labiales son cortas y profundas como en *N. ameghinoi*. El cíngulo lingual es una superficie crenulada como en *Th. mendocensis*. El hipocono es ligeramente más pequeño que el protocono y está ubicado más labialmente, como en *P. breve*, a diferencia de *B. cuspidatum* que tiene un hipocono robusto. Debido al grado de desgaste, no se puede observar el metacónulo. El M3 es de menor tamaño que M2 y trapezoidal. El paracono está más desarrollado que el metacono, estando muy desarrollados el parastilo y el mesostilo, a diferencia del metastilo; no se observan pliegues labiales del paracono y el metacono. El cíngulo anterolingual se limita al borde mesial formando un foseta, llegando hasta la base del protocono. El protocono está bien desarrollado y separado del hipocono por un surco posterior como en *N. intermedium* y diferente de *N. ameghinoi*, *B. cuspidatum* y *P. breve*.



**Figura 3.2.** Holotipo de *Neobrachytherium ullumense* (PVSJ 126): cráneo en vistas **A**, dorsal; **B**, lateral; **C**, ventral. La barra de escala equivale a 1 cm.

### 3.3.1.2 Descripción comparativa del material referido

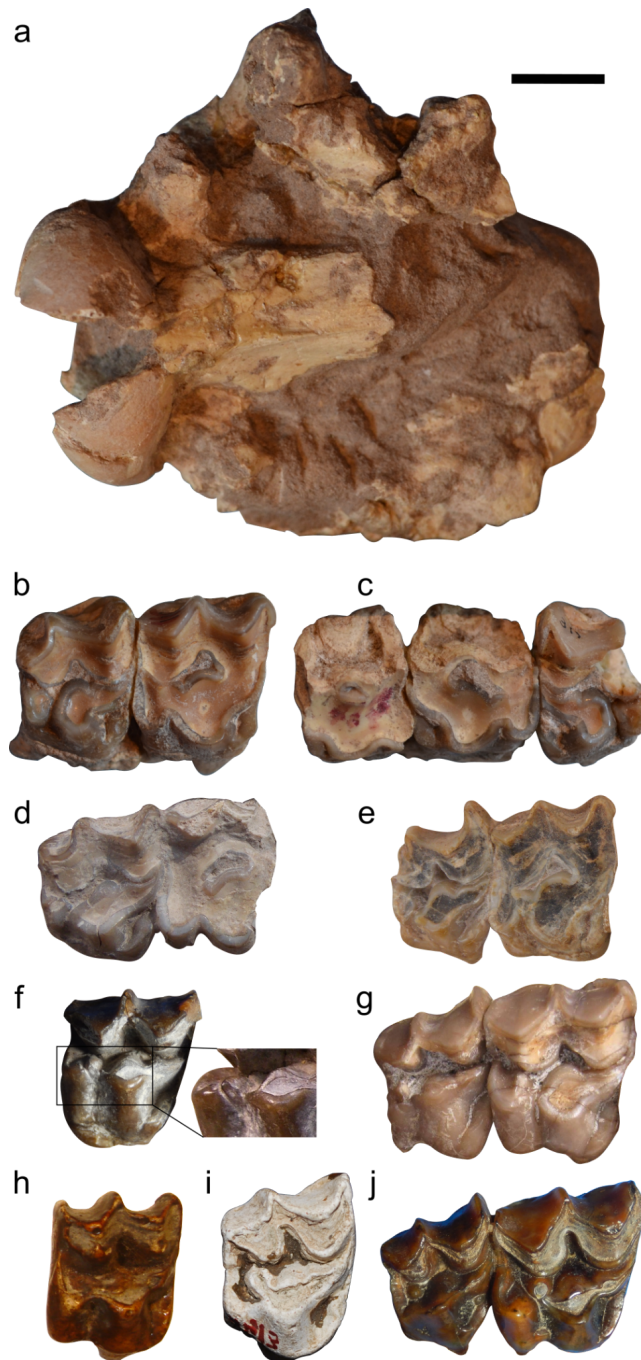
**3.3.1.2.1 Cráneo.** El espécimen MMP 311 (Fig. 3.3.A) conserva la porción posterior del cráneo con una parte posterior de los cóndilos parietales fragmentados, basioccipitales y occipitales. Está comprimido dorsoventralmente, mostrando un alto grado de fragmentación en la región dorsal y lateral derecha. En este último se encuentra la apófisis posglenoidea, siendo el basicráneo la zona mejor conservada. El basicráneo conserva tanto los cóndilos occipitales como el basioccipital. Los cóndilos occipitales se proyectan posteriormente (el izquierdo desplazado anteriormente por distorsión), de forma muy diferente al holotipo de *Neobrachytherium ullumense*, en el que los cóndilos occipitales muestran una proyección ventral. Esta diferencia puede explicarse por el grado de deformación de la muestra MMP 311.

**3.3.1.2.2 Dentición superior.** La dentición superior del espécimen MMP 311 (Fig. 3.3.B-C) conserva M2-M3 derechos y M1-M3 izquierdos (M1-M2 sin el lado labial y M3 sin metacono). Tamaño comparable al de *N. morenoi* (Tabla 1). En M1-M3 las concavidades entre los estilos labiales son cortas y profundas como en PVSJ 126 (Fig. 3.3D) y MCNAM PV 3222 (Fig. 3.3E). Todos los molares carecen de pliegues labiales del paracono y metacono como en PVSJ 126, MCNAM PV 3222 y *N. ameghinoi* (Fig. 3.3.H-I), a diferencia de *N. morenoi* (Fig. 3.3F) y *N. intermedium* (Fig. 3.3G) en donde se observan pliegues. El cíngulo labial es fuerte y bien marcado, al igual que el anterolingual, pero el lingual se observa mejor en la base del surco posterolingual de M3, similar al MCNAM PV 3222. En M1-M2 el hipocono está bien desarrollado pero más pequeño que el protocono y ubicado en una posición más labial, similar a PVSJ 126 y MCNAM PV 3222. M2 presenta un pequeño metacónulo con base circular (mejor observado en M2 izquierdo) interrumpiendo el surco posterolingual, similar a *N. morenoi* (Fig. 3.3F), pero en este último el metacónulo está más relacionado con el hipocono. Se diferencia de *Diadiaphorus majusculus*, *B. cuspidatum* y *Proterotherium cervioides*, en que ambas cúspides están completamente aisladas. Ésta condición no se puede observar en el holotipo de *N. ullumense* (PVSJ 126) (Fig. 3D) debido

al grado de desgaste, pero es observable en MCNAM PV 3222. El cíngulo anterolingual en M1-M2 está bien desarrollado formando una foseta, pero no unido a la base del protocono, similar a PVSJ 126, MCNAM PV 3222, el resto de especies del género (*N. morenoi*, *N. intermedium*, *N. ameghinoi*), *Brachytherium cuspidatum* (Fig. 3.3J), *P cervioides* y *Thoatherium minusculum*. MMP 311 se diferencia de *Anisolophus floweri*, porque en este último el cíngulo anterolingual está unido al protocono, y también se diferencia de *Diadiaphorus majusculus* y *Thoatheriopsis mendocensis* donde este cíngulo se extiende hasta el surco posterolingual.

M3 es más pequeño que M2 y tiene forma trapezoidal, como en *B. cuspidatum* y un surco posterolingual similar a PVSJ 126 y MCNAM PV 3222. El parastilo es el estilo más desarrollado, seguido por el mesostilo y el metastilo, como en *Tetramerorhinus cingulatum*. El hipocono del M3 derecho de MMP 311 parece estar formado por dos cúspides unidas (donde una de ellas podría ser un pequeño metacónulo, Fig. 3.3.B). Esta condición difiere de PVSJ 126 y MCNAM PV 3222 donde solo existe una cúspide (hipocono) y como solo se observa en este ejemplar probablemente responda a una variación individual.





**Figura 3.3.** **A-E**, *Neobrachytherium ullumense*, MMP 311, **A**, porción posterior del cráneo en vista ventral; **B**, derecha M2-M3; **C**, izquierda M1-M3; **D**, PVSJ 126 (holotipo), derecha M2-M3; **E**, MCNAM PV 3222, derecha M2-M3; **F**, *Neobrachytherium morenoi*, MACN 8428, derecha M2; **G**, *Neobrachytherium intermedium*, PVL 3152, derecha M2-M3; **H-I**, *Neobrachytherium ameghinoi*, **H**, MACN A-1401, izquierda M1 o M2 (molde) (invertida); **I**, MACN 4413, izquierda M3 (molde) (invertida); **H**, *Brachytherium cuspidatum*, MACN A 14303, derecha M2-M3. La barra de escala equivale a 1 cm.

**3.3.1.2.3 Mandíbula.** El ejemplar FC-DPV 3414 (Fig. 3.4, A1-3), aunque no es el más completo, conserva más dientes que los ejemplares descritos anteriormente, conteniendo p3-m3. PVSJ 337 (Fig. 3.4. B1-3) preserva la rama mandibular derecha casi completa con el cíngulo lingual de p4, el área lingual posterior de m1, la parte lingual de m2, m3 completo y la sínfisis mandibular con i2 y p2 izquierdos. MLP 68-VIII-5-1 (Fig. 3.4. C1-3), MNHN 3216 (Fig. 3.4. E1-3) y MMH-CH 84-4-101 (Fig. 4. D1-3), no se encuentran tan completo como los anteriores, conservando la porción posterior de la rama mandibular con raíces posteriores de p4, m1-m2 y m3 completo (MLP 68-VIII-5-1), porción posterior de la rama mandibular derecha con m3 (MNHN 3216 ), y m2 derecho (MMH-CH 84-4-101).

Todos los fragmentos mandibulares son delgados, más pequeños que *Tetramerorhinus cingulatum* y más grandes que *Thoatherium minusculum* (Tabla 3.2). Todos los ejemplares tienen desgaste e imbricación dentaria, por lo que pertenecen a individuos adultos. Los bordes superior e inferior de la rama divergen posteriormente, especialmente marcado en PVSJ 337, como *T. cingulatum*, *Prolicaphrium specillatum*, *Brachytherium cuspidatum* y *Diplasiotherium robustum*, y diferentes de *Tetramerorhinus mixtum*, *T. minusculum* y *Anisolophus* en que ambos bordes son paralelos. El borde inferior de la rama está claramente curvado en PVSJ 337 y ligeramente curvado en FC-DPV 3414, similar a *Uruguayodon alius*, *Anisolophus*, *Dip. robustum* y *Lambdaconus lacerum*, y diferente de *B. cuspidatum*, *Neolicaphrium recens* y *Diadiaphorus majusculus* en que este borde es recto. El ejemplar FC-DPV 3414 muestra un pequeño foramen en la cara labial de la rama mandibular, cerca de la zona posterior de p3 y otro en el lado lingual, en la zona mesial de p3.

**3.3.1.2.4 Dentición inferior.** Todos los dientes tienen la dimensión mesiodistal más larga que la labiolingual. En FC-DPV 3414, el p3 es más pequeño que el p4 y el talónido es más ancho que el trigonido. El metacónido es mesiodistalmente alargado y más cercano al hipoconúlido que al paracónido como en *T. minusculum*, *B. cuspidatum* y *P. specillatum* y es diferente de *Epitherium laternarium* y *Dia. majusculus*. El paracónido y el parastilo se



insinúan y terminan en una posición más labial respecto al metacónido. El metafléxico es más largo que el entofléxico, como en *B. cuspidatum* y *U. alius*, diferente de *A. floweri*. El paralóxico es corto, localizado mesiodistalmente y orientado oblicuamente, como en *A. floweri* y *B. cuspidatum*, a diferencia de *E. laternarium*, en el que adopta una posición labiolingual.

El p4 (FC-DPV 3414) tiene el trigónido y talónido morfológicamente similares, pero el talónido es más ancho que el trigónido. El metacónido está más desarrollado que en p3 y más cerca del hipoconúlido que del paracónido, lo que resulta en un entofléxico profundo y agudo. En esta característica es similar a *B. cuspidatum* y *P. specillatum* y se diferencia de *E. laternarium* y *Dia. majusculus*, en el que el metacónido está más cerca del paracónido que del hipoconúlido. El entocónido no se puede observar en los ejemplares FC-DPV 3414 y PVSJ 337, debido al avanzado grado de desgaste de los dientes.

El m1 tiene forma cuadrangular, similar a *T. cingulatum* y diferente de *N. ameghinoi* y *Lambdaconus suinus*, en los que es más rectangular. El talónido es ligeramente más grande que el trigónido como en *N. ameghinoi* y *P. scamnata*, a diferencia de *L. suinus*.

El m2 muestra el talónido ligeramente más ancho que el trigónido. El metacónido bien desarrollado está más separado del hipoconúlido que del paracónido, en contraste con *N. ameghinoi*, en el que el metacónido está más cerca del paracónido; el hipoconúlido es muy robusto. En los ejemplares PVSJ 337 y MMH-CH 84-4-101, el m2 tiene un entocónido muy desarrollado, cercano al hipoconúlido y en una posición más lingual respecto a éste. Esta característica no se puede observar en FC-DPV 3414 debido al desgaste avanzado de los dientes. El ectofléxico es un valle bien marcado en FC-DPV 3414 y MMH-CH 84-4-101, que llega al centro del diente. Lingualmente, el entofléxico en m2 de FC-DPV 3414 es más profundo que el metafléxico como en PVSJ 337 y *P. specillatum*.

El m3 es el menos desgastado, especialmente en MNHN 3216, PVSJ 135 y MLP 68-VIII-5-1. Es el diente más estrecho, en comparación con los molares anteriores, especialmente el talónido; el trigónido es mesiodistalmente más corto que el talónido, como en *A. australis*, *Neolicaphrium* y *N. ameghinoi*, a diferencia de *Dia. majusculus* y *Dip.*

*robustum* donde la diferencia entre los lóbulos no es tan notoria. En MLP 68-VIII-5-1, PVSJ 337, PVSJ 135, MCNAM PV 3223 y MNHN 3216 el paracónido está orientado hacia el metacónido, especialmente en MNHN 3216, a diferencia de *N. ameghinoi* y *N. intermedium*. El considerable grado de desgaste de los dientes no permite observar esta característica en el ejemplar FC-DPV 3414 (Tabla 3). El metacónido está más cerca del paracónido que del hipoconúlido, lo que da como resultado un metafléxico más corto que el entofléxico. El metacónido es la cúspide más lingual. La crístida obliqua se cierra a nivel del metacónido, a diferencia de *N. ameghinoi* y *N. intermedium*, en los que se cierra sobre el metalórido. En posición muy distal en el entofléxico se observa un entocónido aislado, incluso muy cerca del hipoconúlido. Esas cúspides están especialmente cerca en PVSJ 337, FC-DPV 3414, MCNAM PV 3223 y MNHN 3216, a diferencia de *Neolicaphrium recens* y *Neobrachytherium intermedium* (MLP 12-316, holotipo), en los que el entocónido está unido al hipoconúlido por una cresta, diferente de *N. ameghinoi* donde el entocónido está ubicado en el centro del talónido. Se observa una ligera constricción en la pared labial del lóbulo distal de m3, más resaltada en FC-DPV 3414 y MNHN 3216 que en PVSJ 337 y MLP 68-VIII-5-1, y ligeramente marcada en MCNAM PV 3223. Esta depresión no se puede asumir como un tercer lóbulo rudimentario como se observa en *Tetramerorhinus*, o *Lambdaconus* y *Prolicaphrium*, que tienen un tercer lóbulo completamente bien formado. La serie p3-m3 contiene un cingulo bien desarrollado que rodea todo el diente.



**Figura 3.4.** *Neobrachytherium ullumense*, mandíbulas y dentición inferior en vistas oclusal, labial y lingual. **A**, FC-DPV 3414, fragmento mandibular derecho con p3-m3; **B**, PVSJ 337, hemimandíbula derecha con p4-m2 parcial y m3 completo, y sínfisis mandibular con i2 y p2 izquierdos; **C**, MLP 68-VIII-5-1, fragmento mandibular derecho con m1-m2 y m3 parciales; **D**, MMH-CH 84-4-101, fragmento mandibular derecho con m2. **E**, MNHN 3216, fragmento mandibular izquierdo con m3. La barra de escala equivale a 1 cm.

**3.3.1.2.5 Restos postcraneales.** Los ejemplares MMH-CH 84-4-103 y MMH-CH 84-4-102 se encuentran asociados físicamente y pertenecen al ejemplar anteriormente referido MMH-CH 84-4-101.

El radio-ulna derecho está casi completo y co-osificado en toda su longitud (MMH-CH 84-4-103, Fig. 3.5. A). Se diferencia de los descritos e ilustrados por Scott (1910) (*Diadiaphorus* y "*Proterotherium*") y MACN PV 3135, en los que la ulna y el radio están cerca uno del otro, pero no fusionados. El ejemplar MMH-CH 84-4-103 conserva el olécranon comprimido lateralmente, grueso y orientado hacia el plano medial. La muesca troclear y la superficie articular humeral están bien excavadas, la apófisis coronoides es notoria y la apófisis ancónea aparece ligeramente proyectada lateralmente.

Medidas\*: Altura de la cavidad sigmoidea: 12.6 mm; diámetro anteroposterior del olecranon: 16.1 mm; diámetro transverso del olecranon: 9.1 mm; diámetro anteroposterior de la epífisis proximal: 19.7 mm; diámetro anteroposterior de la diáfisis: 13.4 mm.

Mt III derecho (MMH-CH 84-4-102, Fig. 3.5B). El metatarso está completo, preservando la apófisis plantar posterior y la carina. El ancho transversal proximal es menor que el distal. En vista anterior, en el extremo proximal, la superficie articular del ectocuneiforme parece asimétrica, con el área medial más baja que la lateral (Fig. 3.5. B1). La cara anterior muestra dos ligeros bordes paralelos que delimitan una superficie relativamente plana. En vista medial (Fig. 3.5. B2), la apófisis plantar posterior está muy desarrollada y se proyecta ventralmente y hacia arriba. La epífisis distal muestra una cresta medial bien definida. La zona lateral y medial de la epífisis distal es bastante lisa.

Medidas\*: largo total: 79.8 mm; diámetro transverso máximo de la epífisis proximal: 17.9 mm; diámetro transverso máximo de la epífisis distal: 18.3 mm; diámetro anteroposterior máximo de la epífisis proximal: 12.4 mm; diámetro anteroposterior máximo de la epífisis distal: 11.1 mm; diámetro transverso de la diáfisis: 13.3 mm; diámetro anteroposterior de la diáfisis: 9.5 mm.



**Figura 3.5.** *Neobrachytherium ullumense*, **A**, MMH-CH 84-4-103, radio-ulna derecho en vista anterior y medial; **B**, MMH-CH 84-4-102, Metatarsiano III en vista anterior y medial. La barra de escala equivale a 2 cm.

Comentarios: el holotipo de *Neobrachytherium ullumense* Soria (2001) consiste en un cráneo comprimido dorsoventralmente por efectos tafonómicos, con P2-M3 derechos y P3-M3 izquierdos. El ejemplar referido fue publicado con el acrónimo y número PVSJ 120 (Soria 2001), pero la identificación de colección correcta es PVSJ 126. Por otro lado, el ejemplar alojado en el Museo de La Plata, recuperado de la Formación Cerro Azul, publicado anteriormente como *Neobrachytherium* sp. (MLP 58-VIII-5-1) (Soria 2001), pertenece en realidad al acrónimo y número MLP 68-VIII-5-1.

El análisis comparativo exhaustivo realizado ha permitido determinar caracteres diagnósticos dentales y craneales de *N. ullumense*. La presencia de estas características en los nuevos especímenes aquí descritos (incluidos restos craneales, dentición superior,

mandíbulas más completas, así como elementos postcraneales asociados) permiten la indudable asignación de estos materiales a este taxón. Los nuevos restos postcraneales (radio-ulna y metatarsiano), se suman a los previamente estudiados y descritos por Cerdeño (2000, 2003): una vértebra cervical (MCNAM-PV 3225) y una falange lateral incompleta (MCNAM- PV 3224) mejorando el conocimiento de esta especie.

### **3.3.2. Descripción comparativa de los materiales referidos a *Neobrachytherium* cf. *N. ullumense***

***Neobrachytherium* cf. *N. ullumense*** Soria (2001).

Figura 3.6

Material referido: MMP 585, M2-M3 izquierdos; MMP 980, hemimandíbula izquierda casi completa con p4 parcial y m1-m3, fragmento mandibular derecho con m2-m3, astrágalo derecho, epífisis distal izquierda de tercer metápodo y primera falange completa.

**3.3.2.1 Dentición superior.** El espécimen MMP 585 (Fig. 3.6. F) conserva M2-M3 derecho con un grado avanzado de desgaste dental. Los pliegues labiales paracono y metacono están ausentes, como en PVSJ 126 y MCNAM PV 3222, a diferencia de *N. morenoi* y *N. intermedium*, en los que ambos pliegues están presentes, incluso apenas desarrollados. M2 y M3 muestran un cíngulo labial fuerte y un cíngulo lingual débil. M2 tiene un hipocono bien desarrollado, más pequeño que el protocono y ubicado más lingualmente que este último. El avanzado grado de desgaste dentario no permite la observación del metacónulo en M2 y del surco posterolingual. El cíngulo anterolingual en M2-M3 no está adherido al protocono, como en los ejemplares MMP 311, MCNAM PV 3222 y PVSJ 126 de *N. ullumense* y *Brachytherium cuspidatum*, *Neobrachytherium ameghinoi*, *N. intermedium* y *N. morenoi*. M3 es más pequeño que M2 y tiene forma trapezoidal, como en *B. cuspidatum*, a diferencia de *Eoauchenia primitiva* donde tiene forma rectangular. El parastilo es el estilo más desarrollado seguido del mesostilo y el metastilo. El hipocono está presente, como en *N. ullumense*, *N. ameghinoi* y *N. intermedium*, a diferencia de *B. cuspidatum* y *P. breve*.

**3.3.2.2 Mandíbula.** El ejemplar MMP 980 conserva la hemimandíbula izquierda casi completa, excepto la apófisis coronoides y la zona distal, inmediatamente por encima de la apófisis angular (Fig. 3.6A). Contiene m1 sin el protocónido, región lingual de m2 y m3 completo. La hemimandíbula derecha (Fig. 3.6. B) se encuentra más fragmentada que la izquierda, careciendo la sínfisis y la zona posterior de la rama mandibular y conservando la región lingual de p4 y m2-m3. La rama mandibular es ancha, similar a *Dia. majusculus*, a diferencia de *T. mixtum* donde es más estrecha. La apófisis coronoides es vertical respecto al plano oclusal como en *T. mixtum*, a diferencia de *U. alius* y *T. minusculum*, que muestra un ángulo más abierto. El cóndilo está en posición transversal y la superficie articular está orientada en dirección mesiodistal. La fosa masetérica no está tan marcada como en *U. alius*.

**3.3.2.3 Dentición inferior.** El p4 conserva sólo la porción lingual, con un cíngulo bien marcado. El metacónido está fuertemente desarrollado y ubicado más cerca del hipoconúlido que del paracónido, lo que resulta en un entofléxido corto como en *N. ullumense* (FC-DPV 3414 y PVSJ 135) y *B. cuspidatum*, a diferencia de *E. laternarium* y *Dia. majusculus* donde el metacónido está más cerca del paracónido. No se observa entocónido, posiblemente debido al grado de desgaste dentario.

El m1 tiene forma cuadrangular. Debido al grado de desgaste no se ven cíngulos. El talónido es ligeramente más grande que el trigonido como en *N. ameghinoi* y *P. scamnata*. El m2 es similar al m1, pero un poco más grande. El talónido es más ancho que el trigónido. Hay un cíngulo bien marcado que rodea el diente. El metacónido bien desarrollado está más separado del hipoconúlido que del paracónido como en *B. cuspidatum*, a diferencia de *N. ameghinoi* donde el metacónido está más cerca del paracónido; el hipoconúlido es muy robusto, a diferencia del paracónido, que está poco desarrollado. El entocónido no se distingue, probablemente debido al grado de desgaste dentario. El ectofléxido es el valle más marcado, llegando a la zona media del diente, seguido por el entofléxido, con el metafléxido apenas desarrollado como en *N. ullumense*.

El m3 es extremadamente estrecho en relación a su longitud, con el trigónido más ancho y más corto que el talónido como en *N. ullumense*, *N. ameghinoi*, *A. australis* y *Neolicaphrium*, a diferencia de *Dia. majusculus* y *Dip. robustum* donde la diferencia entre los lóbulos no es tan notoria. Se observa un cingulo continuo a lo largo de la base del diente, a diferencia de *N. ameghinoi*, que presenta dentículos pequeños. El metacónido es la cúspide ubicada más lingualmente y está más cerca del paracónido que del hipoconúlido, lo que resulta en un metafléxico más corto que el entofléxico. Hay un entocónido bien desarrollado, ubicado distalmente en el entofléxico, adherido al hipoconúlido, resultado del desgaste de los dientes. La crístida obliqua se cierra a nivel del metacónido como en *N. ullumense*, a diferencia de *N. ameghinoi* y *N. intermedium*, en los que se cierra a nivel del metalófico. Se observa una concavidad muy lisa en la pared labial del lóbulo distal de m3.

**3.3.2.4 Postcráneo.** El tamaño del astrágalo, la epífisis distal del Mt III y su primera falange son similares a los de MACN PV 8430 de *N. intermedium* y MNHN 2966 (*Proterotheriidae* indet.).

En el ejemplar MMP 980, el astrágalo muestra la cresta lateral apenas más grande que la medial. Sin embargo, la tróclea es simétrica con respecto al plano sagital (Fig. 3.6. C1). En vista dorsal, en la base del cuello, se observa una ligera meteorización de la superficie del hueso. La fosa se encuentra debajo de la tróclea y se dirige hacia la cresta lateral.

Medidas: longitud total: 30.7 mm; distancia entre crestas: 16.9 mm; ancho del cuello: 14.4 mm ancho de la cabeza: 14.9 mm\*; distancia entre la concavidad de la polea y la cabeza: 26.5 mm.

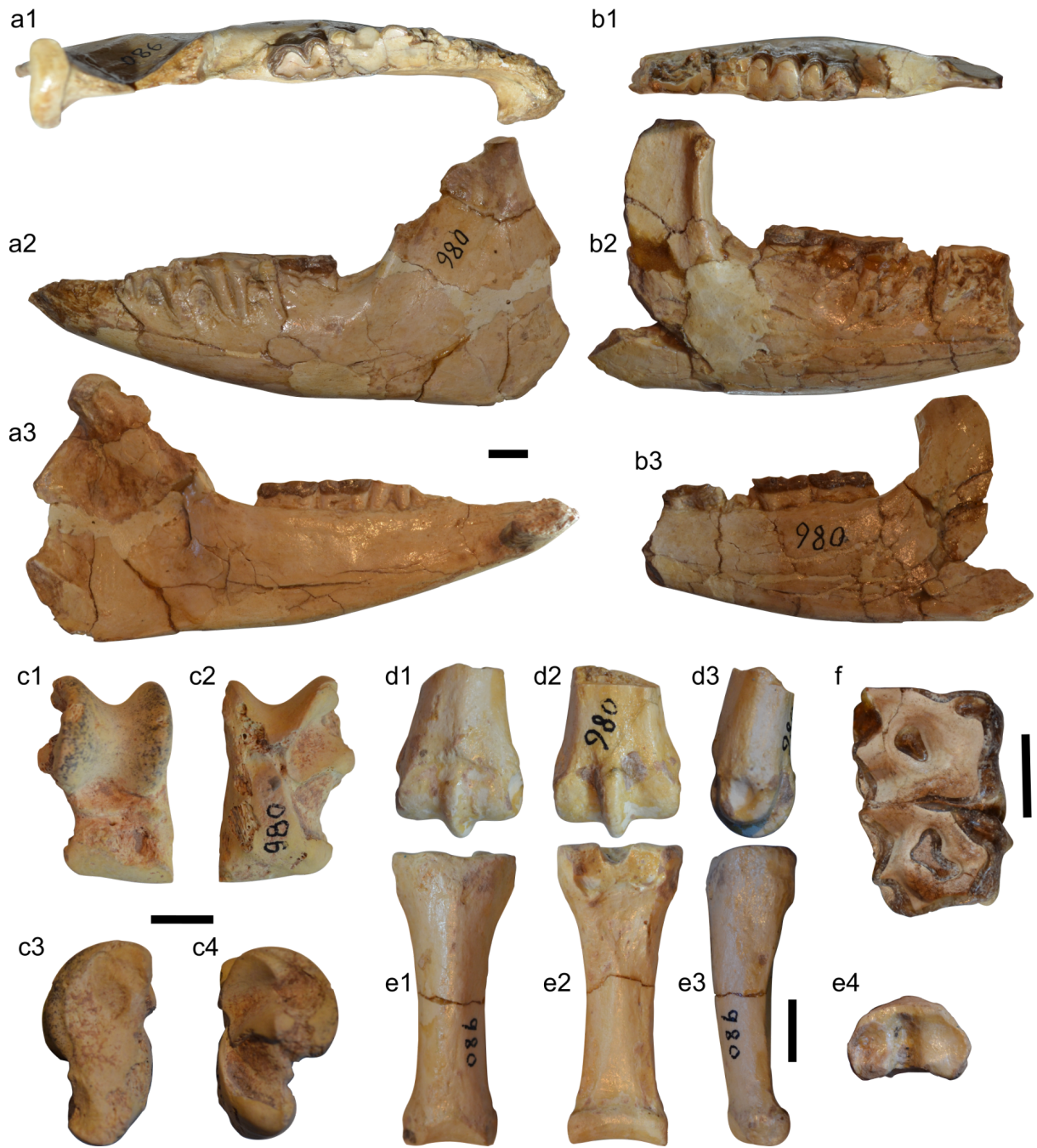
La epífisis distal del metapodio III tiene una cresta media bien marcada y el cóndilo medial es apenas más grande que el lateral (fig. 3.6. D1-2). Tanto en el plano lateral como en el medial de la epífisis distal, hay dos pequeños orificios de inserción de ligamentos, siendo el lateral más ancho que el medial (Fig. 3.6. D3).

Medidas: ancho distal: 19.0 mm; ancho anteroposterior de la epífisis distal: 11.8 mm.



La falange proximal (Fig. 3.6. E) es más delgada que en *Diadiaphorus*. La diáfisis es más estrecha que la de otros proteroteridos, siendo la epífisis proximal la porción más ancha del hueso. La superficie dorsal es apenas convexa. En vista ventral (Fig. 3.6. E2), en la porción proximal se pueden observar dos fosas; la fosa medial es más profunda y más proximal que la lateral y esta última, se extiende ligeramente más mesiodistalmente. En la epífisis proximal se define claramente la concavidad intermedia, que se articula con la cresta mediana del metapodial III. A ambos lados de esta cavidad articular existen dos concavidades glenoideas, siendo la medial más ancha que la lateral (Fig. 3.6. E4). Medidas: largo total: 45.2 mm; diámetro transverso máximo de la epífisis proximal: 18.7 mm; diámetro transverso máximo de la epífisis distal: 15.1 mm; diámetro anteroposterior máximo de la epífisis proximal: 12.9 mm\*; diámetro anteroposterior máximo de la epífisis distal: 6.6 mm\*; diámetro transverso de la diáfisis: 10. mm6\*; diámetro anteroposterior de la diáfisis: 9.2 mm\*.

Comentarios: en los Proterotheriidae, las características dentales son la principal herramienta para una asignación taxonómica precisa. Como se indicó anteriormente, los especímenes MMP 585 y MMP 980 muestran diferencias con otros proterotéridos y similitudes importantes con especímenes aquí reconocidos como *N. ullumense*. Sin embargo, presentan un alto grado de desgaste dental (ambos corresponden a individuos seniles), lo que enmascara ciertas características (p. ej., presencia de metacónulo y surco posterolingual en M2). Por esta razón, la asignación más parsimoniosa para ellos es *Neobrachytherium* cf. *N. ullumense*.



**Figura 3.6.** *Neobrachytherium* cf. *N. ullumense* MMP 980 **A**, mandíbula izquierda; **B**, mandíbula derecha en vistas oclusal, labial y lingual; **C**, astrágalo derecho en C1, dorsal, C2, ventral, C3, lado lateral y C4, lado medial; **D**, epífisis distal de metápodo III; **E**, primera falange del dedo izquierdo III en 1, dorsal, 2, ventral, 3, lateral, 4, extremo proximal de la primera falange; **F**, MMP 585, M2-M3 izquierdo en vista oclusal. La barra de escala equivale a 1 cm.

**Tabla 3.1.** Medidas (en milímetros) de la dentición superior de varias especies de Protheroheriidae utilizadas para comparaciones. L, longitud (longitud mesiodistal); A, ancho (longitud bucolingual). <sup>1</sup>Schmidt (2015); <sup>2</sup>Soria (2001).

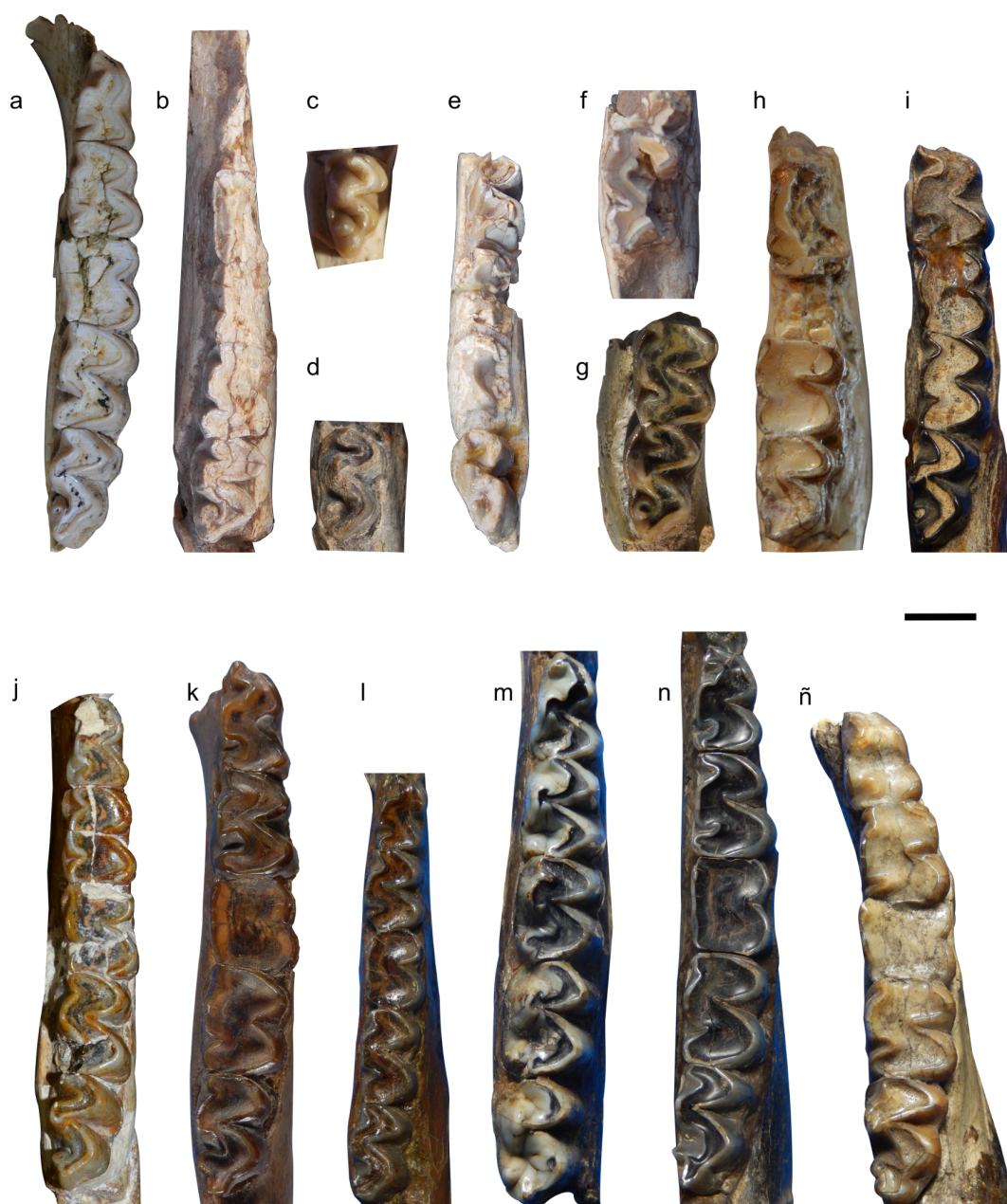
| Especies                           | acrónimo y N°          | M1 L/A      | M2 L/A      | M3 L/A      |
|------------------------------------|------------------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>N. ullumense</i> (holotipo)     | PVSJ 126               | 13.24/15.62 | 14.04/16.42 | 13.52/15.60 |
| <i>N. cf. N. ullumense</i>         | MMP 585                |             | 13.9/17.26  | 13.67/16.28 |
| <i>N. ullumense</i>                | MMP 311 derecho        |             | 14.15/17.46 | 11.95/16.74 |
| <i>N. ullumense</i>                | MMP 311 izquierdo      |             | 13.85/-     | 11.76/16.45 |
| <i>N. ullumense</i>                | MCNAM-PV 3222          | 13.78/15.88 | 14.73/17.23 | 12.45/16.41 |
| <i>N. ameghinoi</i> <sup>1</sup>   | MACN PV 9150           | 14.1/16.3   |             |             |
| <i>N. ameghinoi</i> <sup>1</sup>   | MACN PV 13212          | 14.6/19.8   |             |             |
| <i>N. ameghinoi</i> <sup>1</sup>   | MLP M-177              | 14.1/18.5   |             |             |
| <i>N. ameghinoi</i> <sup>1</sup>   | MLP M-178              |             |             | 14.6/20.4   |
| <i>N. morenoi</i>                  | MACN PV 8428 derecho   | 13.2/15.5   | 15.1/18.1   |             |
| <i>N. morenoi</i>                  | MACN PV 8428 izquierdo | 13.6/16.1   | 14.8/17.2   |             |
| <i>N. intermedium</i> <sup>2</sup> | PVL 3152               | 12.7/11.9   | 15/17.7     | 12.3/10.7   |
| <i>N. intermedium</i>              | MACN-PV 8430           |             |             | 13.03/17.09 |
| <i>B. cuspidatum</i>               | MACN A 14303           |             | 16.6/19.1   | 12.8/16.8   |
| <i>T. cingulatum</i>               | MACN A 8666 derecho    | 14.5/18     | 15.8/10.5   | 12.6/19     |
| <i>Th. minusculum</i>              | MACN A 9080-81 derecho | 10.8/14.2   | 13/17       | 12.9/15.5   |

**Tabla 3.2.** Medidas (en milímetros) de la dentición inferior de varias especies de Protheroetheriidae utilizadas para comparaciones. L, longitud; A, ancho.

| Especie                    | acrónimo y N°                                | p3 L/A     | p4 L/A      | m1 L/A      | m2 L/A      | m3 L/A      |
|----------------------------|----------------------------------------------|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>N. ullumense</i>        | FC-DPV 3414                                  | 13.51/8.40 | 13.74/10.25 | 13.36/10.62 | 15.08/9.49  | 15.59/8.20  |
| <i>N. ullumense</i>        | MNHN 3216                                    |            |             |             |             | 15.5/9.1    |
| <i>N. ullumense</i>        | PVSJ 337                                     | 11.67/?    | 13.32/?     | 11.82/?     | 14.41/?     | 15.16/10.25 |
| <i>N. ullumense</i>        | MMH-CH 84-4-101                              |            |             |             | 13.7*/8.83  |             |
| <i>N. cf. N. ullumense</i> | MMP 980 derecho                              |            |             |             | 13.49/12.12 | 15.3/10.55  |
|                            | MMP 980 derecho                              |            |             | 11.3/11     | 13.48/11.68 | 15.12/10.34 |
| <i>N. ullumense</i>        | PVSJ 135                                     |            |             |             |             | 15.5/9.5    |
| <i>N. ullumense</i>        | PVSJ 231                                     |            |             |             |             | 17.2/10.1   |
| <i>N. ullumense</i>        | MCNAM PV 3223                                |            |             |             | 14.1/11.0   | 15.6/9.1    |
| <i>N. ullumense</i>        | MLP 68-VIII-5-1                              |            |             |             |             | 15.6/8.2    |
| <i>N. ameghinoides</i>     | MACN PV 14308 holotipo                       |            | 14.3/12.2   | 12.9/10.9   | 13.7/10.8   | 16.2/10.3   |
| <i>N. ameghinoides</i>     | MLP 12-102                                   |            | 15.2/9.4    | 14.2/8.7    | 15.2/9.2    | 15.2/7.9    |
| <i>N. intermedium</i>      | MLP 12-316 holotipo                          |            |             |             | 14.7/11     | 16/7.5      |
| <i>N. intermedium</i>      | FMNH P 14500                                 | 12.69/9.06 | 13.83/10.91 | 12.65/11.5  | 14.45/?     | 16.63/9.59  |
| <i>T. cingulatum</i>       | MACN A 8665 holotipo<br>derecho<br>izquierdo |            | 13.8/11.5   | 13.5/11     | 14.6/11.2   | 17.8/10.2   |
|                            |                                              | 13.7/9.8   | 14.2/11.9   | 13.4/11.5   | 15.1/11.5   | 17/10       |
| <i>Th. minusculum</i>      | MACN A- 2995 holotipo                        | 11.2/7.4   | 11.5 / 8.3  | 11.4/8.9    | 12.7 / 8.5  | 13.8 / 8.9  |

**Tabla 3.3.** Caracteres diagnósticos en m3 para *N. ullumense* propuestos por diferentes autores y su presencia en los nuevos ejemplares aquí examinados.

|                   |                                                                                 | PVSJ<br>135 | PVSJ<br>321 | PVSJ<br>337 | MCNAM<br>PV 3223 | MLP<br>68-VIII-5-1 | FC DPV<br>3414 | MNHN<br>3216 | MMP<br>980 |
|-------------------|---------------------------------------------------------------------------------|-------------|-------------|-------------|------------------|--------------------|----------------|--------------|------------|
| Soria<br>(2001)   | paracónido orientado<br>hacia el metacónido                                     | X           | ?           | X           | X                | X                  |                | X            | ?          |
|                   | trigónido corto                                                                 | X           | X           | X           | X                | X                  | X              | X            | X          |
|                   | entocónido bunoide                                                              | cónico      | ?           | X           | X                | X                  | cónico         | cónico       | ?          |
|                   | entocónido aislado                                                              | X           | ?           | X           | X                | X                  | X              | X            | ?          |
| Cerdeño<br>(2003) | Cíngulo labial y lingual<br>marcado y continuo,<br>ligeramente<br>protuberante. | X           | X           | X           | X                | X                  | X              | X            | X          |
|                   | Entocónido cercano al<br>hipolofúlido                                           |             | ?           | X           | X                |                    | X              | X            | ?          |
| Schmidt<br>(2015) | Cristida oblicua<br>cerrando a nivel del<br>metacónido                          | ?           | X           | X           | X                | X                  | X              | X            | ?          |



**Figura 3.7.** Mandíbulas en vista oclusal de diferentes especies de Proterotheriidae. **A-G** *Neobrachytherium ullumense*: **A.** FC-DPV 3414, **B.** PVSJ 337, **C.** MNHN 3216, **D.** MLP 68-VIII-5-1, **E.** PVSJ 135 (invertido), **F.** PVSJ 231, **G.** PVSJ 3223 (invertida); **H.** *Neobrachytherium* cf. *N. ullumense*, MMP 980; **I.** *Neobrachytherium ameghinoi*, MACN-PV 14308. **J.** *Neobrachytherium intermedium* (invertido), FMNH P 14500; **K.** *Brachytherium cuspidatum*, MLP 70-I-10-3 (invertida); **L.** *Thoatherium minusculum*, MACN-A 9081. **M.** *Anisolophus floweri*, MACN-A 10315; **N.** *Tetramerorhinus cingulatum*, MACN-A 8664 (invertido). **Ñ.** *Prolicaphrium specillatum*, MACN-A 52-239. La escala equivale a 1 cm.

### 3.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

#### 3.4.1 Análisis comparativos y taxonómicos.

La comparación de los ejemplares FC-DPV 3414, MNHN 3216, PVSJ 337, MLP 68-VIII-5-1, MMP 311, MMP 585, MMH-CH-84-4-101, 102 y 103, y MMP-M. 980 con alrededor de 140 ejemplares más representativos y completos pertenecientes a Proterotheriidae nos ha permitido asignar los referidos ejemplares a *Neobrachytherium ullumense* y *N. cf. N. ullumense* (MMP 585 y MMP 980).

La revisión de especímenes argentinos de *N. ullumense* publicados previamente (Soria 2001; Cerdeño 2003), y la comparación con los nuevos especímenes aquí descritos de San Juan (PVSJ 337), Buenos Aires (MLP 68-VIII-5-1, MMP 311, MMP 585, MMH-CH-84-4-101, 102, 103 y MMP 980), y Uruguay (FC-DPV 3414 y MNHN 3216), han mostrado similitudes y variaciones intraespecíficas. Las diferencias más evidentes se pueden observar en el tercer molar inferior y superior y por eso, las características de esos dientes tradicionalmente han sustentado toda la sistemática de la familia.

##### 3.4.1.1 Dentición superior

Soria (2001) indicó en la diagnosis de *Neobrachytherium ullumense* “P3-M2 muy similares a los de *N. intermedium*, con metacónulo lofoide; M3 sin metacónulo y con hipocono”. Es necesario señalar que el metacónulo de todos los ejemplares publicados anteriormente y los nuevos ejemplares aquí descritos no se observan en la serie P3-M1 debido al avanzado grado de desgaste dentario. Sin embargo, en M2 hay un metacónulo bien definido, con base circular, unido al protocono e hipocono (MMP 311 y MCNAM PV 3222). Respecto a la ausencia de metacónulo en M3, en el ejemplar MMP 311, está presente una cúspide labial (presumiblemente un metacónulo), más grande que el hipocono. Está bien adherido al hipocono y parece fusionado. Debido a esta característica, que solo presenta MMP 311, se considera una variación individual. De acuerdo a los comentarios anteriores, se propone ampliar la diagnosis de la siguiente manera: M2 con metacónulo reducido, de base circular, interrumpiendo el surco posterolingual, similar a *N. ameghinoi* y *N. morenoi*; M3 con

hipocono bien desarrollado separado del protocono por un surco posterolingual como en *N. intermedium* y diferente de *N. ameghinoi*, *B. cuspidatum* y *P. breve*.

### 3.4.1.2 Dentición inferior

Soria (2001) indicó como características diagnósticas de *N. ullumense*: “p4-m3 con trigónido corto en relación a otros Proterotheriidae, con paracónido orientado hacia el metacónido, asemejándose a Anisolambdidae”. Este último carácter sólo es perceptible en el p4 de PVSJ 135, m2 de MMH-CH-84-4-101, y m3 de algunos individuos (PVSJ 135, PVSJ 337, MCNAM PV 3223, MLP 68-VIII-5-1, y MNHN 3216); Soria también añadió “m3 con un entocónido bunoide libre como en *N. ameghinoi*”. Sin embargo, se observan variaciones en la forma de esta cúspide en especímenes previamente reportados como *N. ullumense* así como en los nuevos especímenes descritos en esta contribución (Tabla 3.3). Se observó que la forma del entocónido de m3 presentan dos morfologías: cónica (PVSJ 135, FC DPV 3414, MNHN 3216) y bunoide (PVSJ 337, MCNAM-PV 3223, MLP 68-VIII-5-1, PVSJ 231). Además, Cerdeño (2003) señaló la presencia de cíngulos labiales y linguales bien marcados y continuos, ligeramente sobresalientes, de los cuales se confirma su presencia en todos los ejemplares estudiados; y entocónido en m3 cercano al hipoconúlido. Este último carácter también muestra ligeras variaciones: en PVSJ 135 y MLP 68-VIII-5-1 el entocónido está situado distalmente en el talónido, pero no tan cerca del hipolofúlido como se puede observar en los ejemplares PVSJ 337, MCNAM-PV 3223, FC-DPV 3414 y MNHN 3216. Respecto a la presencia de entocónido en la serie premolar-molar: el m3 de *N. ameghinoi* tiene un entocónido libre, en una posición central en el entoflécido (Schmidt 2015). En el m3 de *N. intermedium*, el entocónido está conectado al hipoconúlido por una cresta lingual (Soria, 2001), aunque Schmidt (2013, 2015) indicó que en algunos ejemplares (FMNH P 14500, Fig. 7J) de *N. intermedium* tienen un entocónido libre, en una posición más lingual en comparación con otros ejemplares reportados previamente para la especie. Según nuestro análisis comparativo, el espécimen PVSJ 135 muestra un entocónido cónico, ubicado distalmente en el talónido de p4. Este característica no ha sido mencionada por



investigadores anteriores. Además, el ejemplar PVSJ 337 descrito anteriormente tiene un entocónido fuertemente desarrollado en m2 adherido al hipolofúlido, como consecuencia del desgaste avanzado de los dientes. La revisión realizada de varios géneros y especies en el contexto de esta investigación permite concluir que si un entocónido está presente en p4 y m3, también lo está en m1 y m2 (*B. cuspidatum*, *N. recens*, *T. cingulatum*, *T. lucarius*, *T. mixtum*, *T. prosistens*, *Anisolophus floweri* y *Lambdaconus lacerum*). Por lo que, a la diagnosis de *N. ullumense* en la serie dental p4-m3 se propone incluir entocónido aislado y localizado distalmente en el talónido, libre y más o menos cercano al hipoconúlido. Finalmente, Schmidt (2013, 2015) indicó que en *N. ullumense* la cristida obliqua en m3 se cierra a nivel de metacónido. Esta característica se observó en todos los especímenes estudiados (no observable en PVSJ 135). Este carácter es muy importante porque permite distinguir a *N. ullumense* de otras especies del género, como *N. ameghinoi* y *N. intermedium*, en las que la cristida obliqua se cierra a nivel del metalófido. La asignación de Schmidt et al. (2022) indicando que en los ejemplares de *N. ullumense* de la Formación Loma de las Tapias y la localidad de Arroyo Chasicó la cristida obliqua se cierra a nivel del metalófido, fue un error involuntario.

### **3.4.2 Limitaciones para una asignación taxonómica precisa**

Aunque el ejemplar MMP 980 conserva dentición inferior asociada a elementos postcraneales (astrágalo, metapodial y primera falange del dedo III), no es posible una determinación taxonómica confiable de *N. ullumense*. Las principales dificultades de este ejemplar son el avanzado desgaste dentario que no permite la observación o descripción de otras características diagnósticas, sumado a que el esqueleto postcranial de la familia Protheroheriidae es muy conservador desde el punto de vista morfológico, del que sólo se pueden observar variaciones de tamaño (Soria 2001; Schmidt 2013; Corona et al. 2018). Además, Soria (2001) destacó que la diáfisis y la epífisis distal de los huesos metacarpiano y metatarsiano III no difieren en morfología y tamaño entre sí. Lo mismo se aplica a las primeras falanges. Por lo que, debido a que los restos aquí estudiados (epífisis del

metapodio III y primera falange del tercer dedo) están bastante fragmentados no es posible asignarlos al miembro anterior o posterior.

Sólo considerando la dentición, existen similitudes morfológicas y de tamaño de los ejemplares MMP 980 y MMP 585 con otros ejemplares de *N. ullumense* así como con *N. intermedium* (MACN PV 8430). Además, *N. ullumense* ha sido la única especie de Proterotheriidae recuperada de la Formación Cerro Azul. Por lo tanto, el enfoque más parsimonioso es asignar tanto MMP 980 como MMP 585 a como *Neobrachytherium* cf. *N. ullumense*.

### **3.4.3 Asignaciones taxonómicas adicionales**

Además del holotipo de *N. ullumense* correctamente identificado como PVSJ 126, Soria (2001) también refiere restos mandibulares (PVSJ 135, fragmento mandibular izquierdo con p4 y m3 (Fig. 3.7E); PVSJ 231, porción mandibular derecha con m3 desgastado e incompleto (Fig. 3.7F)). Esa asignación se basó en que los ejemplares estaban alojados en la misma colección, tienen la misma procedencia y tamaño correlativo que el holotipo (cráneo). A pesar de los riesgos de esta práctica y sus consecuencias, especialmente porque los ejemplares involucrados son fragmentarios, a partir de la exhaustiva comparación morfológica aquí realizada, esta investigación concuerda con Soria (2001). Por otro lado, respecto al ejemplar MLP 68-VIII-5-1, rectificamos la asignación anterior y consideramos este ejemplar como *N. ullumense*, en base a la presencia de las siguientes características diagnósticas: trigónido corto, entocónido ubicado distalmente en el talónido y cercano al hipoconúlido, paracónido orientado hacia el metacónido y la crístida oblicua cerrándose al nivel del metacónido.

### **3.4.4 Diversidad y distribución regional de *Neobrachytherium ullumense***

La alta diversidad de la familia Proterotheriidae ya ha sido reportada, con el principal pico de riqueza de especies en la Piso/Edad Santacrucense. Este valor disminuyó gradualmente hacia el final del Mioceno, con pequeños picos durante el Mioceno Medio y Tardío (McGrath

et al. 2020a, 2020b). Durante la Piso/Edad Huayqueriense de Argentina y Uruguay se destaca el registro de Protheriidae involucrando varias localidades y unidades litoestratigráficas, con especies compartidas, y también endémicas (Villafañe et al. 2006; Schmidt 2015; Schmidt et al. 2018). Estos hechos implican un amplio rango de distribución geográfica, especialmente en lo que respecta al género *Neobrachytherium* y sus cuatro especies: *N. ameghinoi*, *N. intermedium*, *N. morenoi* y *N. ullumense*.

En este aporte, la presencia de *N. ullumense* se extiende a un límite más oriental en el sur de Uruguay (localidades de Arazatí y Kiyú), ya que estuvo restringida a las provincias de San Juan (Valle de Ullum) y Buenos Aires (Arroyo Chasicó, Laguna Chasicó y Arenas Blancas) provincias de Argentina.

Todos los registros previos a este trabajo fueron unos pocos ejemplares reportados indiscutiblemente como *N. ullumense* del Chasicuense (Mioceno Tardío) de Argentina: Provincia de San Juan, Formación Loma de las Tapias con los materiales previamente mencionados PVSJ 135 y PVSJ 231 (Soria 2001); Provincia de Buenos Aires, Formación Cerro Azul con material dental superior e inferior (MCNAM-PV 3222 y 3223), una vértebra cervical (MCNAM 3225), una falange lateral incompleta (MCNAM 3224) del Arroyo Chasicó (Cerdeño 2000, 2003) y un fragmento mandibular derecho con la porción lingual de m1 o m2 (MMH-CH-83-3-65) de Arenas Blancas (parte baja del arroyo Chasicó) (Tomassini et al. 2023). Este último registro de *N. ullumense* se suma a taxones típicos de la Piso/Edad Chasicuense de la región pampeana de Argentina. Cabe señalar que los nuevos ejemplares de Uruguay aquí descritos representan el primer reporte indudable de la especie en depósitos huayquerienses.

### **3.4.5 AGRADECIMIENTOS**

A: Ricardo Martínez y Diego Abelín (PVSJ), Guillermo Campos (MCNAM-PV), Alejandra Rojas (FC-DPV), Andrés Rinderknecht (MNHN), Susana Bargo (MLP), Marcelo Reguero (MLP), Agustín Martinelli (MACN PV), Pablo Ortiz (PVL), N. Sánchez y M. Retamozo (MMH-CH), y Matías Taglioretti y Fernando Scalglia (MMP), por permitir el acceso a los

ejemplares bajo su cuidado; Víctor Contreras por compartir datos estratigráficos y brindar bibliografía y Raúl Vezzosi por ayudar durante los trabajos de campo.

#### 4.4.6 BIBLIOGRAFÍA

- 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** (1889) Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Obras completas y correspondencia científica 6:1-1027
- Bercowski F, Berenstein LR, de Johnson NM, Naeser CW** (1986) Sedimentología, magnetoestratigrafía y edad isotópica del Terciario en Loma de Las Tapias, Ullum, provincia de San Juan. 1º Reunión Argentina de Sedimentología, Asociación Argentina de Sedimentología:169-172
- Cerdeño E** (2000) Los mamíferos de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno superior), Provincia de Buenos Aires, depositados en el Museo “J. C. Moyano” de Mendoza. Ameghiniana 37:503-511
- Cerdeño E** (2003) *Neobrachytherium ullumense* (Protheriidae, Litopterna) en el Mioceno superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Ameghiniana 40:505-508
- Cifelli RL** (1983). The origin and affinities of the South American Condylarthra and early tertiary Litopterna (Mammalia). Am Mus Novit 2772:1-49
- Contreras VH, Baraldo JA** (2011) Calibration of the Chasican-Huayquerian stages boundary (Neogene), San Juan, western Argentina. In: Salfity J, Marquillas R (ed) Cenozoic geology of the Central Andes of Argentina, SCS Publisher, Salta, pp 111-121

- Contreras VH, Bracco AI, Baraldo JA** (2019) Estratigrafía, bioestratigrafía y cronología del Mioceno superior de la provincia de San Juan (Argentina). *Opera Lilloana* 52:177-206
- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2018) The humerus of Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) and its systematic usefulness: the case of "*Proterotherium berroi*". *Ameghiniana* 55:150-161. <https://doi.org/10.5710/AMGH.10.12.2017.3148>
- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2019) A new genus of Poterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *J of Vertebr Paleontol.* <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1567523>
- Corona A, Badín AC, Perea D, Ubilla M, Schmidt GI** (2020) A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay. *J S Am Earth Sci* 102. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>
- Croft D, Gelfo J, López G** (2020) Splendid Innovation: The Extinct South American Native Ungulates. *Annu Rev Earth Planet Sci* 48:259:290. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-072619-060126>
- del Río C, Martínez S, McArthur JM, Thirlwall MF, Pérez L** (2018) Dating late Miocene marine incursions across Argentina and Uruguay with Sr-isotope stratigraphy. *J S Am Earth Sci* 85:312-324. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.05.016>
- Folguera A, Zárate M** (2009) La sedimentación neógena continental en el sector extrandino de Argentina central. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64:692-712
- Goso H, Bossi JC** (1966) Cenozoico. In: Bossi JC (ed) *Geología del Uruguay*. Universidad de la República, Montevideo, pp 259-305
- Martínez S** (1994) Bioestratigrafía (invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). Dissertation, Universidad de Buenos Aires
- McGrath A, Flynn J, Wyss AR** (2020a) Proterotheriids and Macraucheniids (Litopterna: Mammalia) from the Pampa Castillo fauna, Chile (Early Miocene, Santacrucian

- SALMA) and a new phylogeny of Proterotheriidae. *J Syst Palaeontol* 18:717-738.  
<https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1662500>
- McGrath A, Anaya F, Croft D** (2020b) New proterotheriids from the Middle Miocene of Quebrada Honda, Bolivia, and body size and diversity trends in proterotheriid and macraucheniid litopterns (Mammalia). *Ameghiniana*. 57:159-188.  
<https://doi.org/10.5710/AMGH.03.03.2020.3268>
- Montalvo CI, Tomassini RL, Sostillo, R, Cerdeño E, Verzi D H, Visconti G, Folguera A, Schmidt GI** (2019) A Chasicuan (Late Miocene) vertebrate assemblage from Cerro Azul Formation, central Argentina. Geomorphological and and biochronological considerations. *J South Am Earth Sci* 95:102218.  
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102218>
- Moreno FP, Mercerat A** (1891) Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: paleontología. 1. *Rev Mus La Plata* 1:222-236
- 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. Geología, paleontología y recursos naturales. Cenozoico, DIRAC, Montevideo, pp 105-124
- Perea D, Verde M, Toriño M, Montenegro F, Ubilla M, Manzuetti A** (2020) A complex association of invertebrates, vertebrates and traces fossils in the marina Camacho Formation (Late Miocene of Uruguay): biostratigraphy and paleoenvironments. *Ameghiniana* 57:266-277. <https://doi.org/10.5710/AMGH.29.02.2020.3327>.
- Perea D, Corona A, Ubilla M, Manzuetti A, Badín AC, Montenegro F, Toriño P, Rinderknecht A** (2023) The Camacho Formation of Uruguay (late Miocene): New vertebrate findings, biostratigraphic update, associated environments, and chronostratigraphic remarks. *J S Am Earth Sci*: 104585.  
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104585>
- Romano CO, Bonini R, Hemming S, Cenizo M, Pardiñas UFP, Prevosti FJ** (2023) Advances in the understanding of Neogene mammalian fauna in the Pampean

Region (Central Argentina) through revising “Biozone” hypotheses based on new dates and biochronological analyses. *Ameghiniana* 60:465-491.

<https://doi.org/10.5710/AMGH.07.07.2023.3551>

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

**Schmidt GI (2013)** Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía. Dissertation, Universidad Nacional de La Plata

**Schmidt GI (2015)** Actualización sistemática y filogenia de los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) del “Mesopotamiense” (mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Rev Bras de Paleontol* 18:521-546

**Schmidt GI, Montalvo CI, Sostillo R, Cerdeño E** (2018) Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) from the Cerro Azul Formation (Late Miocene), La Pampa Province, Argentina. *J S Am Earth Sci* 83:165-177.

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.02.009>

**Schmidt GI, Montalvo CI, Cerdeño E, Sostillo R, Tomassini RL, Bonini RA** (2022) Updated data on Litopterna from the Huayquerian Stage/Age (Late Miocene-Early Pliocene) of central-east Argentina. *CR Palevol* 21:721-743.

<https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a32>

**Serafini RL, Bustos NE, Contreras VH** (1986) Geología de la Formación Loma de Las Tapias (nov. nom.), quebrada de Ullum, provincia de San Juan. 1º Jornadas sobre Geología de Precordillera, Buenos Aires, Asociación Geológica Argentina, Serie A, Monografías y Reuniones 2:77-82

**Shockey BJ, White E, Anaya F, McGrath A** (2022) A new proterotheriid (Mammalia, Litopterna) from the Salla Beds of Bolivia (upper Oligocene): phylogeny and litoptern patellar pit knee locks. *J Vertebr Paleontol* 42:e2162409.

<https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2162409>

**Soria MF** (2001) Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 1:1-167

**Tomassini R, Montalvo C Beilinson E, Barasoain D, Schmidt G, Cerdeño E, Zurita A, Bonini R, Miño-Boilini Á, Rasia L Gasparini G** (2023) On the validity of the *Macrochorobates scalabrinii* Biozone (Early Huayquerian Stage/Age, Late Miocene). Multi-proxy analysis of the enigmatic Arenas Blancas site (Buenos Aires Province, Argentina). Andean Geol 50:22-56.  
<http://dx.doi.org/10.5027/andgeoV50n1-3459>

**Villafañe AL, Ortiz-Jaureguizar E, 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

**Zárate MA, Schultz PH, Blasi A, Heil C, King J, Hames W** (2007) Geology and geochronology of the type Chasicoan (late Miocene) mammal-bearing deposits of Buenos Aires Province (Argentina). J S Am Earth Sci 23:81-90.  
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2006.09.018>



## CAPÍTULO 4

### NUEVOS REGISTROS DE *Neolicaphrium recens* FRENGUELLI, 1921 EN EL PLEISTOCENO TARDÍO DE URUGUAY: IMPLICANCIAS MORFOLÓGICAS Y GEOGRÁFICAS

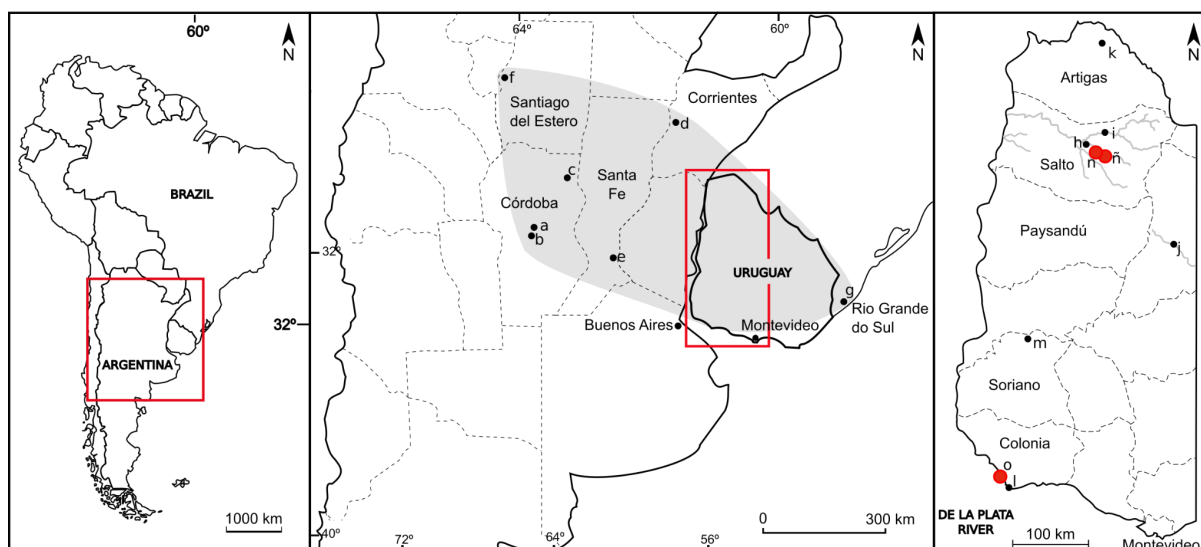
#### RESUMEN

La familia Protheriidae (Mammalia, Litopterna) constituye un grupo de mamíferos ungulados nativos extintos que vivieron exclusivamente en el Cenozoico de Sudamérica. Su diversidad alcanzó el pico máximo durante el Mioceno temprano, Piso/Edad Santacrucense, disminuyendo gradualmente hasta fines del Mioceno. Posteriormente, la familia reduce severamente su diversidad y frecuencia, siendo hasta ahora *Neolicaphrium recens* el único representante en el Pleistoceno Tardío. En esta contribución se presentan nuevos hallazgos de *N. recens* provenientes de la Formación Sopas (Pleistoceno Tardío) y la Formación Dolores (Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano). En la Fm. Sopas fueron colectados para el departamento de Salto (norte de Uruguay) en las siguientes localidades: en Paso Buey Negro (Río Arapey Chico) un calcáneo y astrágalo derechos y dos fragmentos mandibulares con p4-m2 derechos y m1-m3 (m3 en erupción) de un mismo individuo juvenil (FC DPV 3427); en el Arroyo Arerunguá, localidad Paso Potrero, se recolectó un astrágalo derecho (CPG 122-1) y en el Arroyo Sopas, una mandíbula prácticamente completa de un ejemplar juvenil, con dp2-dp4, y m1 en erupción izquierdos, y p1, dp2-dp4, y m1 en erupción derechos (MNHN 3186), un fragmento de rama mandibular derecha que preserva p3-m2 (CPG 93-2), y un M2 izquierdo (CPG 2-2). Por otro lado, los especímenes provenientes de la Formación Dolores, en el departamento de Colonia (sur de Uruguay) corresponden a una falange I del dedo III (MNHN 3919) y un metacarpiano del dedo III (MNHN 3958) de la localidad El Caño. Para el estudio de los materiales juveniles se realizaron radiografías y tomografías con el objetivo de observar cambios en la estructura y/o morfología de los dientes (deciduos y permanentes). De esta forma, se discute la utilidad de estas técnicas

como una poderosa herramienta ayudando a la descripción y estudio de especímenes juveniles de *N. recens*. Finalmente, estos materiales permiten ampliar el conocimiento morfológico de *N. recens* a nivel cráneo mandibular y postcraneal, incorporando datos de juveniles, así como extender su distribución a nuevas localidades de Uruguay para la Formación Sopas (Paso Buey, Río Arapey Chico y Paso Potrero, Arroyo Arerunguá) y la Formación Dolores (El Caño).

#### 4.1 INTRODUCCIÓN

El orden Litopterna (Ameghino 1889), integra un grupo de mamíferos ungulados nativos extintos que vivieron exclusivamente en el Cenozoico de Sudamérica. Estudios recientes proponen que este orden junto a los Notoungulata se encuentran emparentados con los Perissodactyla (Buckley et al. 2015; Welker et al. 2015; Chimento y Agnolin, 2020). Dentro de los taxones que integran los Litopternos, la familia Proterotheriidae es la más diversa (Croft et al., 2020), alcanzando su pico máximo durante el Mioceno Temprano, Piso/Edad Santacrucense, disminuyendo gradualmente hasta fines del Mioceno (McGrath et al. 2020). Posteriormente, la familia reduce severamente su diversidad y abundancia, siendo hasta ahora *Neolicarphrium recens* (Frenguelli 1921) el único representante en el Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano. *N. recens* se registra durante el Pleistoceno Temprano al Holoceno (Bond et al. 2009; Vezzosi et al. 2009 y Ghizzoni et al., 2020) con una distribución que abarca el centro y norte de Argentina, Uruguay y posiblemente el sur de Brasil (Corona et al. 2019) (Fig. 4.1).



**Figura 4.1.** Distribución geográfica de *Neolicaphrium recens*. Se señalan todas las localidades donde se han registrado hallazgos. **A**, Altos de San Vicente, Córdoba; **B**, Departamento Tercero Arriba, Córdoba; **C**, El Silencio, Córdoba; **D**, Arroyo Toropí, localidad de Bella Vista, Corrientes; **E**, Provincia de Santa Fe; **F**, Río Dulce, departamento de Río Hondo, Santiago del Estero; **G**, Playa Hermenegildo, estado de Rio Grande do Sul; **H**, Arroyo Sopas, departamento de Salto; **I**, Río Arapey Grande, departamento de Salto; **J**, Arroyo Malo, departamento de Tacuarembó; **K**, Río Cuareim, departamento de Artigas; **L**, Bahía de Colonia; **M**, Cañada de Tabárez, departamento de Soriano; **N**, Paso Buey Negro, Río Arapey Chico, departamento de Salto; **Ñ**, Arroyo Arerunguá, localidad Paso Potrero, departamento de Salto; **O**, El Caño, departamento de Colonia.

#### 4.1.1 Distribución estratigráfica y geográfica

La distribución de *N. recens* en Argentina comprende las provincias de Córdoba, Corrientes, Santa Fe y Santiago del Estero. Frenguelli (1921) documenta el primer registro (rama mandibular incompleta) en rocas bonaerenses de la provincia de Córdoba (Fig. 4.1a). Dicha contribución no fue aceptada hasta Bond et al. (2001), ya que la familia Proterotheriidae se creía extinta en el Plioceno. Para la misma provincia, se describen posteriormente restos postcraneales (Tauber, 2000) y dentales tanto superiores como inferiores (Luna et al. 2015) (Fig. 4.1b), ambos sin procedencia estratigráfica precisa, a los cuales Schmidt et al., (2016)

suman nuevos restos compuestos por dentición asociada a postcráneo proveniente de la Formación Lagunilla del Plata del Pleistoceno Tardío (Fig. 4.1c). En la provincia de Corrientes se registra un fragmento mandibular de juvenil proveniente de la Formación Toropí del Pleistoceno superior (Fig. 4.1d). Sin embargo, Álvarez (1974) considera al ejemplar como redepositado de niveles inferiores. Por otra parte, en Santa Fe (Fig. 4.1e) se describe un nuevo espécimen juvenil para la Formación Tezanos Pinto del Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano, Piso/Edad Lujanense (Vezzosi et al. 2009; Vezzosi et al. 2019). Finalmente, en Santiago del Estero Gaudioso et al., (2017) presentan una rama mandibular derecha que representa el registro más septentrional y occidental para la especie (Fig. 4.1f). Respecto a Brasil, existen registros postcraneales (astrágalo y calcáneo) en depósitos pleistocenos del estado de Rio Grande do Sul (Fig. 4.1g) que posiblemente correspondan a *N. recens*. Sin embargo, son necesarios más hallazgos para confirmarlo (Scherer et al. 2009).

Respecto al registro de *N. recens* en Uruguay, el mismo se encuentra en dos formaciones, la Formación Sopas del Pleistoceno Tardío (Bond et al., 2001; Ubilla et al., 2011) y la Formación Dolores del Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano (Ubilla y Martínez 2016; Ubilla et al. 2018). La Formación Sopas (Antón 1975) es la que presenta el mayor número de registros de la especie y el primer hallazgo para Uruguay. Éste último corresponde a dos ramas mandibulares, derecha con p3-m3 e izquierda con p2-m2 de un mismo individuo proveniente del Arroyo Sopas (Fig. 4.1h) (Bond et al. 2001). De esta unidad también proviene el resto craneal más completo conocido de *N. recens* (Río Arapey Grande (Fig. 4.1i) (Ubilla et al. 2011). Ambas localidades pertenecen al departamento de Salto. Además, fueron colectados dientes superiores aislados de la localidad Arroyo Malo, en el departamento de Tacuarembó (Fig. 4.1j) (Ubilla et al. 2011). Posteriormente Corona et al. (2019, 2021) registran fragmentos maxilares provenientes del río Cuareim (departamento de Artigas) (Fig. 4.1k) y un fémur completo, del río Arapey Grande del departamento de Salto (Fig. 4.1i).

En lo que respecta a la Formación Dolores del Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano (Ubilla et al., 2018), fue registrado un fragmento maxilar en la bahía de Colonia (Fig. 4.1l) (Ghizzoni et al., 2020) y un húmero proveniente del departamento de Soriano (Fig. 4.1m) (Corona et al., 2018). En la presente contribución se darán a conocer nuevos registros de la especie *N. recens* tanto para la Formación Sopas como para la Formación Dolores.

#### **4.1.2 Contexto cronológico y ambiental**

La Formación Sopas del Pleistoceno Tardío presenta una distribución parcheada en el norte de Uruguay sobre los márgenes de los arroyos y ríos (departamentos de Artigas, Salto, Tacuarembó, Paysandú y Río Negro) (Ubilla et al., 2004). Litológicamente se encuentra compuesta de base a techo por conglomerados con matriz pelítica, areniscas finas a gruesas con matriz limosa asociados a un contexto fluvial; y lutitas y limolitas masivas amarronadas con clastos de grava y carbonatos, vinculadas a llanuras de inundación y paleosuelos (Ubilla et al. 2016; Ubilla y Martínez 2016). Edades radiocarbónicas indican una relación con la Estadío Marino isotópico 3 (MIS 3, últimos 60 a 25 Ma) (Ubilla y Perea, 2023; Cabrera et al. 2023).

Estudios paleoecológicos para la especie *N. recens* basados en análisis de microdesgaste dentario e isótopos estables de carbono y oxígeno en dientes, indican una dieta ramoneadora, consumiendo principalmente hojas y frutos de árboles y arbustos, y en menor medida pasturas; ésto permite inferir además, junto a la fauna asociada ambientes de sabanas arboladas y semiabiertas (Morosi y Ubilla 2017; Corona et al. 2019). Sumado a ésto, fueron realizados estudios de estimación de masa corporal obteniendo un rango de 20-40 kg para *N. recens* (Ghizzoni et al. 2020; Corona et al. 2021).

Por otro lado, la Formación Dolores del Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano aflorante en el sur de Uruguay en los departamentos de Río Negro, Soriano, Colonia y Canelones (Ubilla y Martínez, 2016; Ubilla et al., 2018) se encuentra compuesta por arcilla, arena y grava de color marrón con intercalaciones gris-verdosas e incrustaciones carbonáticas. La

misma se vincula a climas áridos y fríos asociados al último máximo glacial, particularmente el MIS-2 (Ubilla y Martínez, 2016). Además, cuenta con dataciones numéricas de  $^{14}\text{C}$  y OSL que arrojan la edad entre 32.2 a 8.8 Ka AP (Ubilla et al. 2018).

El objetivo en este capítulo de la tesis es dar a conocer nuevos ejemplares de la especie, provenientes de depósitos cuaternarios de Uruguay, particularmente de dos unidades, Formación Sopas (Pleistoceno Tardío) y Formación Dolores (Pleistoceno Tardío - Holoceno Temprano).

**4.1.3 Abreviaturas de colecciones (institucionales y particulares):** **Ctes-PZ UNNE**, Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina; **CORD-PZ**, Museo de Paleontología Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba, Vertebrados e Invertebrados fósiles; **CPG**, Colección Paleontológica Ghizzoni; **FC-DPV**, Colección Paleontológica de Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay; **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, USA; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; **MACN-S**, Museo Arqueológico y de Ciencias Naturales de Salto, Salto, Uruguay; **MACN PV**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Paleontología Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; **MAMM-PV**, Colección Paleontológica del Museo de Ciencias Naturales de la Región de Ansenusa “Aníbal Montes” de la localidad de Miramar, Córdoba, Uruguay ; **MCN-PV**, Coleção Ciências de Paleovertebrados, Museu de Ciencias Naturais, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brasil; **MRFA-PV**, Museo Regional “Florentino Ameghino” Paleontología de Vertebrados, Río Tercero, Córdoba, Argentina; **MHD-P**, Museo Histórico Departamental de Artigas, Artigas, Uruguay; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; Argentina; **MNHN**, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; **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.

## **4.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.2.1 Materiales estudiados**

Los especímenes descritos de la Formación Sopas en este capítulo provienen de localidades del departamento de Salto y corresponden a: un M2 izquierdo (CPG 2-2), una mandíbula prácticamente completa de un ejemplar juvenil, con dp2-dp4 y m1 en erupción izquierdos, y p1, dp2-dp4 y m1 en erupción derechos (MNHN 3186), y un fragmento de rama mandibular derecha que preserva p3-m2 (CPG 93-2) del Arroyo Sopas (Fig. 1h); un calcáneo y un astrágalo derechos, y dos fragmentos mandibulares con p4-m2 derechos y m1-m3 (m3 en erupción) de un mismo individuo juvenil (FC DPV 3427) de la localidad Paso Buey Negro (Río Arapey Chico) (Fig. 4.1n); un astrágalo derecho (CPG 122-1) del Arroyo Arerunguá, localidad Paso Potrero (Fig. 4.1ñ).

Los especímenes provenientes de la Formación Dolores, en el departamento de Colonia corresponden a una falange I del dedo III (MNHN 3919) y un metacarpiano del dedo III (MNHN 3958) de la localidad El Caño (Fig. 4.1o).

Se brindan descripciones comparativas detalladas siguiendo la nomenclatura anatómica y los criterios taxonómicos de Soria (2001), Schmidt (2013, 2015) y actualizaciones de Croft et al. (2020), McGrath et al. (2020b) y Corona et al. (2020). Las medidas (en milímetros) se tomaron con un calibre Truper CALDI-6MP (precisión 0,01 mm).

### **4.2.2 Imagenología para el estudio de juveniles**

Para el estudio de materiales juveniles fueron realizadas tomografías computarizadas y radiografías con el objetivo de observar el desarrollo dentario (deciduo o permanente), así como su estructura (morfología).

Las tomografías computarizadas se realizaron en el Hospital de Clínicas Dr. Manuel Quintela, Montevideo, Uruguay, con el equipo General Electric modelo OPTIMA de 16 cortes. Los cortes realizados fueron los mismos que los usados para huesos del oído, con sección de corte de 0,6 mm, obteniendo cortes axiales, sagitales y coronales. Para el tratamiento de las imágenes obtenidas se utilizó el programa libre RadiAnt.

Las radiografías se realizaron en la Facultad de Veterinaria UdelaR, con un equipo fijo marca Vetter Rems y un digitalizador marca Carestream. Se utilizó como técnica un Kilovoltaje (Kv) y miliamperios por segundo (mÁs) de: 75 Kv - 0.1 mÁs, 80 Kv y 0.1 mÁs, 80 Kv y 0.3 mÁs y 90 Kv y 0.5 mÁs; Se utilizaron incidencias latero-laterales, dorso-ventrales y oblicuas.

#### 4.3 RESULTADOS

##### PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden: LITOPTERNA Ameghino, 1889

Suborden: LOPHOLIPTERNA Cifelli, 1983

Familia: PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887

Subfamilia: PROTEROTHERIINAE Ameghino, 1885

Género: ***Neolicaphrium*** Frenguelli, 1921

Especie tipo: *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921

*Neolicaphrium recens*

Figuras 4.2-4.7

**Holotipo:** MLP 34-V-22-12, rama mandibular izquierda incompleta con p3-m3.



### **Materiales referidos:**

**MHD-P 509**, Fragmentos maxilares derecho e izquierdo con P4-M3, la porción yugal del arco cigomático y una pequeña parte del hueso lagrimal preservada; **MPAC 1113**, porción maxilar derecha con P4-M3; **MACN-PV 16603b** M3 derecho; **MACN-S-92**, cráneo incompleto que incluye: superficie dorsal con frontales, parte de la tribuna con el incisivo derecho, P2-P3 y M1-M3 izquierdos, P2-M1 derechos y parte de M2-3 incluido el alvéolo para P1 (sin conservar), órbita izquierda parcialmente preservada, arcos cigomáticos incompletos, escamoso izquierdo con fosa glenoidea, superficie occipital incluyendo el vértice y ambos cóndilos occipitales y proceso paraoccipital derecho; **FC-DPV-749**, fragmento de maxilar derecho con M2-M3; **Ctes-PZ UNNE 1604**, rama mandibular izquierda incompleta, con parte de la sínfisis y dpl-dp4, m1-m2 de un individuo joven; **CORD-PZ 1767-1769**, ramas mandibulares derecha e izquierda fragmentarias con dp3-m1 y p3-m1 respectivamente; **CORD-PZ 1769** autopodio de miembro izquierdo; **FC-DPV-776**, mandíbula incompleta con p2-m2 izquierdo y p3-m3 derecho de un individuo anciano; **MRFA-PV-0007**, maxilar derecho con P3-M3; **MRFA-PV-0565**, fragmento mandibular izquierdo con m2-m3; **MAMM-PV 098**, m2, esmalte labial de un molar superior, fragmentos de vértebras, porción de pelvis, fémures sin epífisis distal, rótula, tibias, astrágalo, navicular, metatarsiano III, falange II y falange ungueal; **MG-PV 3958**, fragmento mandibular derecho de un individuo juvenil con dp1-dp4; **MPAT 073**, hemimandíbula derecha con al región de la sínfisis m1 y los alvéolos de pm1-pm4 y m2-m3 y un m2 aislado; **MNHN 3186**, mandíbula prácticamente completa de un juvenil con la serie dentaria izquierda p2, dp3, dp4, y m1y derecha p1, p2, dp3, dp4, y m1 en eclosión; **FC-DPV 3427**, calcáneo y astrágalo derechos, y dos fragmentos mandibulares con p4-m2 derechos y m1-m3 (m3 en erupción) izquierdos de un individuo juvenil; **CPG 122-1**, astrágalo derecho; **CPG 93-2**, fragmento de rama mandibular derecha que preserva p3-m2; **CPG 2-2**, M2 izquierdo; **MNHN**, primer falange del dedo III; **MNHN 3958**, metatarsiano del dedo III.

**Diagnosis** (Bond et al., 2001): dientes molariformes, especialmente m1-m3, con corona relativamente alta, pero todavía "mesodontes", no hipsodontes; p3-m3 con entocónido bien desarrollado conectado por una cresta corta (postentolófido) a un hipoconúlido que se proyecta lingualmente. El m3 tiene hipoconúlido proyectado posteriormente, formando una especie de "tercer lóbulo" rudimentario. Los valles del trigónido y talónido (metafléxico y entofléxico, respectivamente) son estrechos y llegan hasta la parte inferior de la corona, relativamente penetrantes. Pliegue labial (ectofléxico) muy profundo y penetrante. El cóngulo labial y lingual no es continuo, el labial se encuentra restringido a la parte anterior y posterior de los molariformes inferiores; el cóngulo lingual es liso y forma un borde en la base de los valles linguales. Una capa bien desarrollada de cemento está presente al menos en el p3-m3.

**Diagnosis ampliada** (Ubilla et al., 2011): proterotérido de tamaño pequeño (*N. recens*) a mediano (*N. major*) como *Thoatherium minusculum* y *Eoauchenia primitiva*; superficie dorsal del cráneo casi paralela a la superficie oclusal de la serie dentaria, a diferencia de *E. primitiva* por tener una superficie dorsal anteriormente convergente; diferente de *Diadiaphorus majusculus* y *Epitherium laternarium* por tener órbitas relativamente grandes y de *Tetramerorhinus* spp. y *Th. minusculum* por tener un diastema grande; foramen infraorbitario ubicado en el nivel P4 (generalmente ubicado en P3 en todos los demás géneros); los procesos paraoccipitales son largos, diferente de *Th. minusculum* y *Tetramerorhinus cingulatum* donde son más cortos; incisivos superiores caniniformes muy grandes, más largos que en otros géneros; premolares y molares superiores con corona relativamente baja, comparables a *Ep. laternarium*; P2 casi cuadrangular, poco común en proteroteridos; diferente de *Eoauchenia primitiva* por tener cóngulo mesiolingual en P4-M3; serie de molares superiores mesiodistalmente más corta que *D. majusculus*, *Anisolophus minusculus* y *Ep. laternarium*, con el metacónulo reducido a una pequeña cresta transversal que conecta el hipocono con el metacono, como en *Th. minusculum*; diferente de *Eo. primitiva* por tener el hipocono casi ausente en M3; M3 subtrapezoidal y por debajo de la

órbita, a diferencia de *D. majusculus*, *Th. minusculum* y *Ep. laternarium* en el que está posterior o cerca del borde posterior de la órbita.

**Distribución geográfica de los materiales estudiados:** Arroyo Sopas, Paso Buey Negro (Rio Arapey Chico) y Paso del Potrero (Arroyo Arerenguá), departamento de Salto; El Caño, departamento de Colonia, Uruguay.

**Distribución estratigráfica de los materiales estudiados:** Formación Sopas (Edad Lujanense, Pleistoceno Tardío); Formación Dolores (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano).

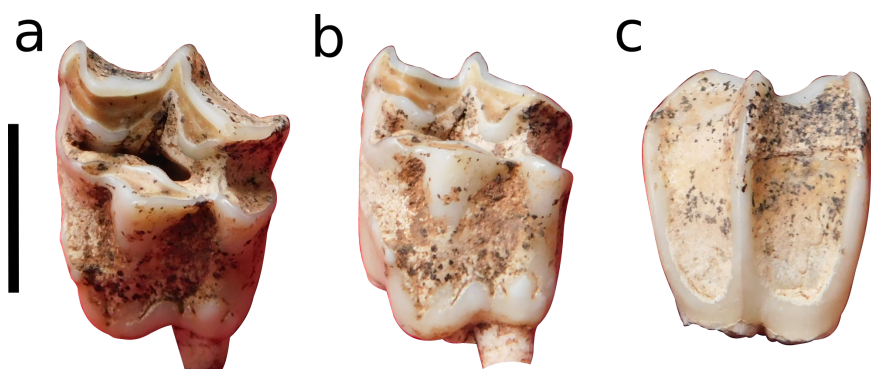
#### **4.3.1 Descripción comparativa de los materiales provenientes de la Formación Sopas**

##### **4.3.1.1 CPG-2-2**

El material corresponde a un M2 izquierdo (Fig. 4.2) que preserva sólo la corona, de forma subtrapezoidal y tamaño comparable a *Th. minusculum*. Presenta poco desgaste, por lo que se trata de un adulto joven. Se observa cemento rellenando las cavidades. El mesostilo es el estilo más desarrollado, seguido por el parastilo y metastilo. El metacono y el paracono son las cúspides que se encuentran más desarrolladas. Se observa el hipocono sin desgaste unido al protocono, por lo que el surco posterolingual no conecta con la foseta central. El cíngulo anterolingual se encuentra desarrollado, no unido al protocono, continuado con el cíngulo lingual con forma de dentículos (Figura 4.2b). El surco anteroposterior se encuentra bien desarrollado, angosto y unido a la foseta central; la foseta posterior no se observa debido a que está interrumpida por el metacónulo. Se observa un metacónulo poco desarrollado, en forma de cresta unido al hipocono similar a *Th. minusculum*.

Medidas: antero-posterior: 14.0 mm; buco-lingual: 13.9 mm.

Comentarios: a pesar de ser un material muy fragmentario, debido a su escaso desgaste es posible observar características diagnósticas como “metacónulo reducido a una pequeña cresta transversal que conecta el hipocono con el metacono (Ubilla et al., 2011)”.



**Figura 4.2.** *Neolicaphrium recens* (CPG2-2). M2 izquierdo en vista oclusal, lingual y labial.

Escala 1 cm.

#### 4.3.1.2 MNHN 3186

Mandíbula prácticamente completa de un juvenil que preserva la serie dentaria izquierda con dp2-dp4 y m1 en erupción; serie dentaria derecha con p1, p2, dp3, dp4 y m1 en erupción (Fig. 4.3a; Fig. 4.4) (Tabla 4.1). La mandíbula es de tamaño pequeño, comparable a *Th. minusculum*. Presenta deformación sobre el plano sagital, con la zona mesial de la mandíbula fragmentada, por lo que no se observan los incisivos y los caninos.

El borde superior e inferior de la rama mandibular se encuentran casi paralelos al igual que FC DPV 776, Ctes-PZ 1604, *Neolicaphrium major*, *Tetramerorhinus mixtum*, *Th. minusculum* y *Anisolophus* y se diferencia de *Neobrachytherium ullumense*, *T. cingulatum* y *Prolicaphrium specillatum*. El borde inferior de la rama mandibular es recto al igual que FC DPV 776, Ctes-PZ 1604, *N. major*, *Brachytherium cuspidatum* y *Diadiaphorus majusculus*, a diferencia de *Uruguayodon alius* donde es curvo (Fig. 4.3a). El punto de la sínfisis más distal se encuentra entre la parte distal de p1 y mesial de p2 al igual que Ctes-PZ 1604, a diferencia de *N. major* donde se encuentra a nivel del p1.

Los dientes contienen cemento a lo largo de toda la serie y la dimensión mesiodistal es más larga que la labiolingual. Los dientes deciduos se encuentran imbricados, con alto grado de desgaste y con esmalte de coloración más oscura que los m1 permanentes. Además, los dientes de la serie decidua (dp3-dp4) presentan un tamaño mayor que los definitivos (m1-m2). Lo mismo ocurre en *B. cuspidatum* (MLP 69-XII-2-4) y *N. major* (MLP 52-X-5-94). A su vez, se observa que en todos los ejemplares de *N. recens* los dientes permanentes son de menor tamaño que sus homólogos deciduos (Tabla 4.1).

El dp1 es el premolar de menor tamaño, preservando sólo el derecho, casi sin desgaste. La relación del diámetro mesiodistal es muy grande respecto a la bucolingual en comparación a *T. mixtum*. Presenta tres cúspides poco desarrolladas, encontrándose el metacónido más cerca del protocónido que del hipocónido. Tanto el protocónido como el hipocónido presentan una pequeña y poco desarrollada cresta en la mitad lingual como sucede en el p1 permanente de *N. major*.

El dp2 le sigue en tamaño al dp1. El pararcónido está bien desarrollado y contiene una cresta pequeña mesio-lingual, diferenciándose de *N. major* en que la misma parece una cúspide de base circular. El paralófidio se encuentra orientado ubicado buco-lingualmente a diferencia de *D. majusculus* y *B. cuspidatum* donde se encuentra poco desarrollado y de forma oblicua. El dp2 muestra un indicio de metacónido que se dirige hacia la zona distal, marcando un leve entofléxido al igual de *D. majusculus* y *N. major*, a diferencia de *Diplasiotherium robustum* donde el metacónido se dirige más lingualmente. El protocónido es la cúspide más desarrollada.

El dp3 es el diente de mayor tamaño mesiodistalmente y se encuentra muy desgastado como sucede en el dp3 del holotipo de *B. cuspidatum*. El ancho del lóbulo posterior es mayor que del anterior, resultando en un metafléxido más amplio que el entofléxido. El paralófidio está orientado oblicuamente al igual que *N. major*. Se observan cíngulos labiales poco desarrollados, encontrándose más marcados en la zona del ectofléxido. El hipocónido es la cúspide ubicada más labialmente y el hipoconúlido la más lingual. El metacónido se encuentra más cerca del hipoconúlido que del pararcónido y se extiende mesiodistalmente.

El paracónido presenta una cúspide asociada en la zona lingual, al igual que *T. lucarius* y *B. cuspidatum*, a diferencia de *N. major* donde no se observa. El paralófidio se ubica de forma oblicua mesiodistalmente como sucede en *B. cuspidatum*. No se observa la presencia de entocónido como sucede en *N. major*.

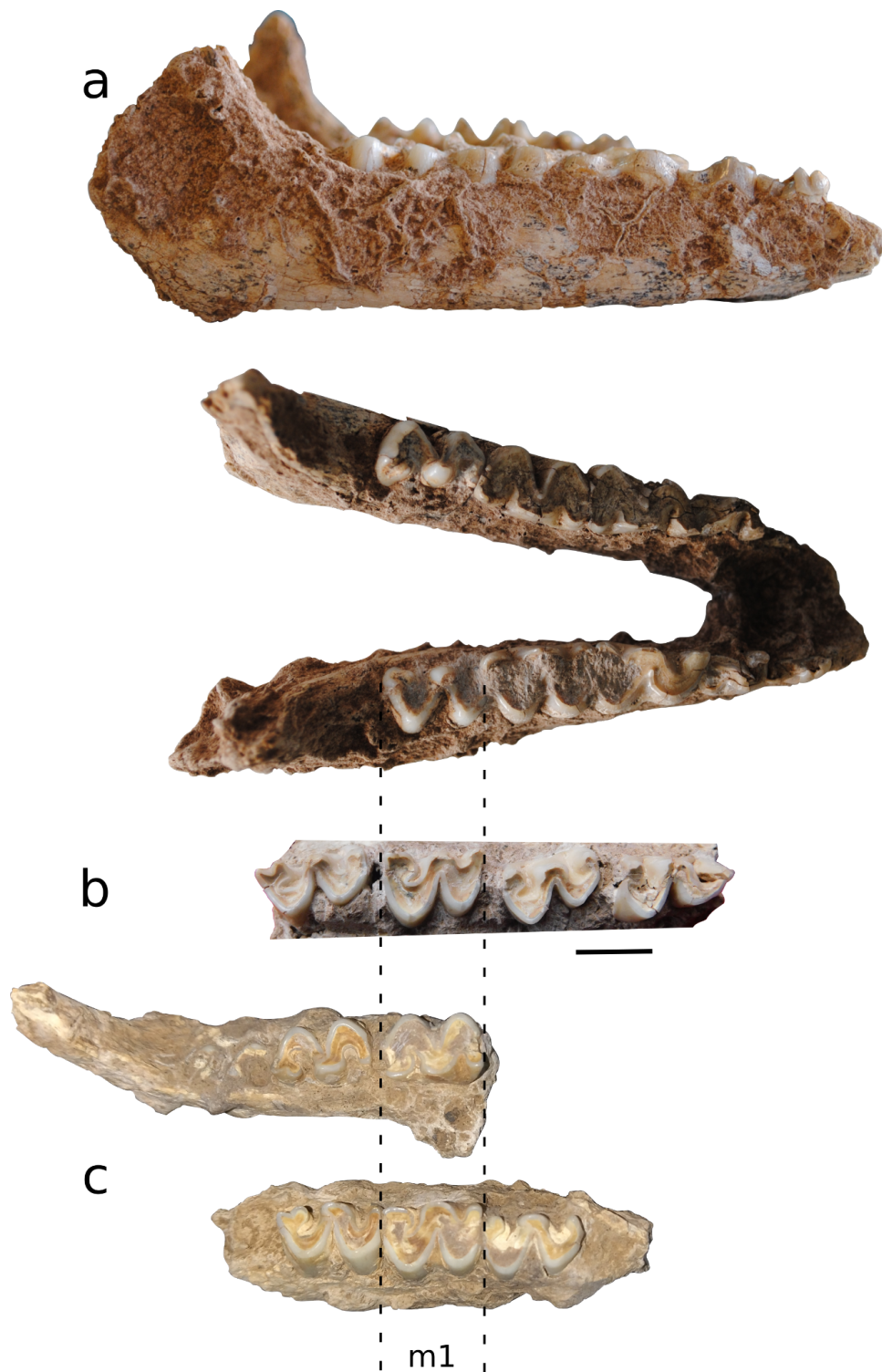
El dp4 es menor al dp3 y mayor al m1. Los lóbulos posterior y anterior son similares en forma y tamaño, siendo el diente más simétrico de la serie. El metacónido se encuentra más cerca del paracónido que del hipoconúlido, resultando en un entofléxido más desarrollado que el metafléxido. El metacónido e hipoconúlido se encuentran igualmente ubicados lingualmente. No se observa un entocónido como en *N. major*, a diferencia de *B. cuspidatum*. Al igual que en el dp3, el paracónido presenta una cúspide asociada en la zona lingual.

El m1 se encuentra en eclosión, por lo que presenta un desgaste casi nulo. Es menor al dp4, con el lóbulo posterior mayor al anterior. No se observa la presencia de cíngulo. El metacónido se encuentra más cercano al paracónido que al hipoconúlido como en el ejemplar MPAT 073. El paracónido está orientado hacia el metacónido como sucede en *Neobrachytherium ullumense*. Se observa un entocónido bunoide asociado al hipoconúlido y ubicado más lingualmente que este último como sucede en *N. major* y *B. cuspidatum* a diferencia de *D. majusculus* que no lo presenta.

La observación de m2 fue mediante las técnicas de radiografías (Fig. 4.4b) y tomografía computarizada (Fig. 4.4c-d). Tanto el m2 derecho como el izquierdo se encuentran no erupcionados en la mandíbula muy cerca de la superficie, posicionados oblicuamente respecto al plano oclusal. Al igual que en m1, el metacónido se encuentra más cerca del paracónido que del hipoconúlido, con el paracónido orientado hacia el metacónido como sucede en PZ-Ctes 1604 y *N. ullumense*. Se observa un entocónido conectado al hipoconúlido por una cresta.

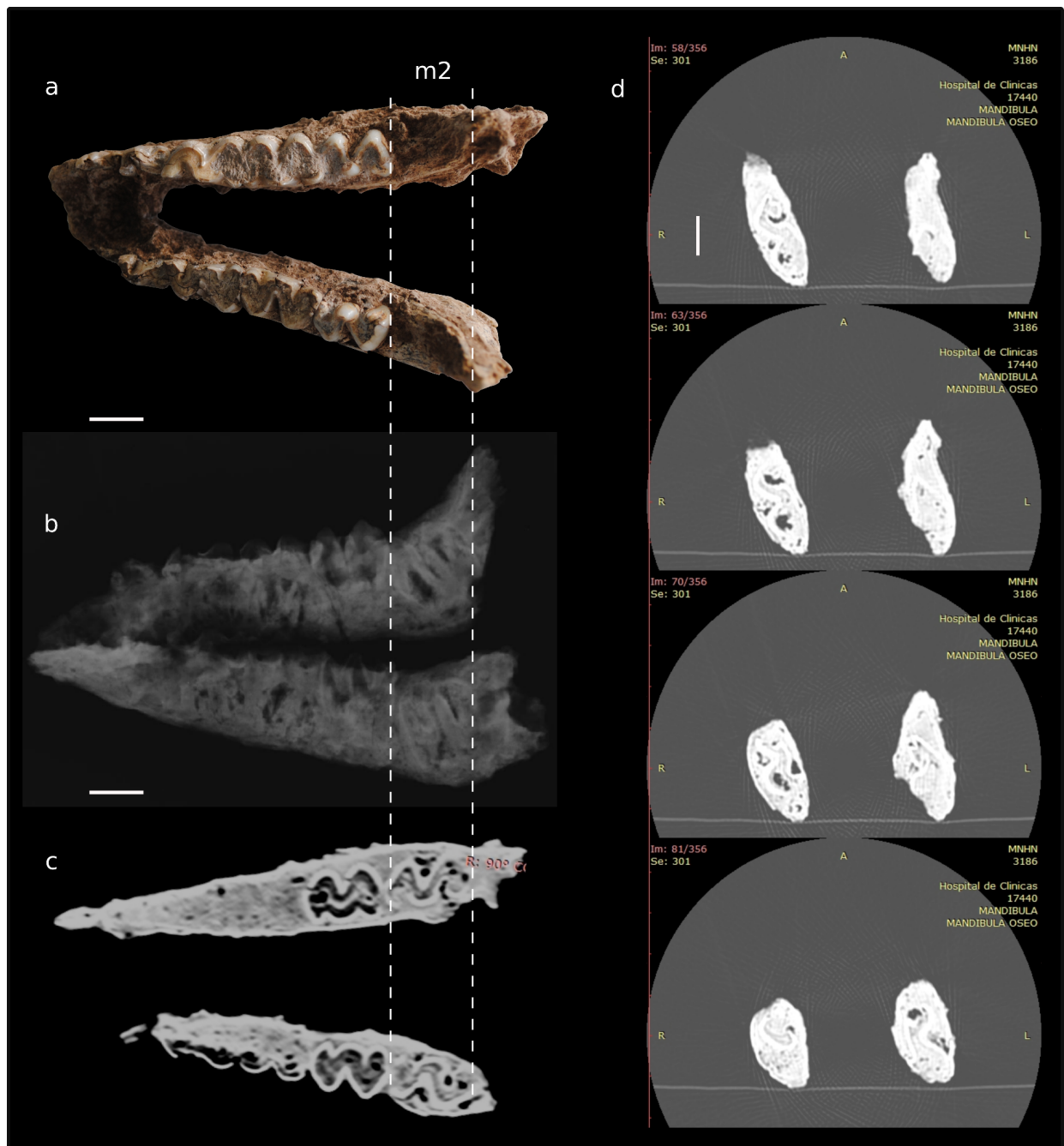
No se observa evidencia de los m3, teniendo además poco espacio para su desarrollo. Es posible que esto se deba a que el tamaño de los premolares permanentes es menor que el de los deciduos, por lo que aún no hay espacio suficiente para el desarrollo de m3.

Comentarios: se trata de la mandíbula más completa conocida para la especie *Neolicaphrium recens*, por lo que tiene gran significado sistemático. Además, por tratarse de un individuo juvenil, resulta importante e interesante para un estudio ontogenético, pudiendo ser comparado con otros individuos juveniles de la especie, así como con el holotipo de la otra especie incluida en el género, *N. major*, correspondiente a una rama mandibular izquierda con p1 en erupción, dp2-dp4, m1 y m2 en erupción.



**Figura 4.3.** *Neolicaphrium recens*. **A**, (MNHN 3186) mandíbula prácticamente completa con la serie dentaria izquierda con dp2-dp4 y m1 en erupción y serie dentaria derecha con p1, p2, dp3, dp4, y m1 en erupción en vista lateral derecha y oclusal; **B**, (CPG 93-2) fragmento de rama mandibular derecha con serie dentaria p3-m2; **C**, (FC-DPV 3427) fragmentos mandibulares derecho con p4-m2 e izquierdo con m1-m3 (m3 en erupción). Escala 1 cm.





**Figura 4.4.** *Neolicaphrium recens* (MNHN 3186). **A**, fotografía digital; **B**, rayos X (90 Kv y 0.5 mÁs); **C**, tomografía computarizada, corte axial; **D**, tomografía computarizada, secciones en corte coronal en sentido distal a mesial. En la imagen de la radiografía se observa a m2 dispuesto oblicuamente respecto al plano oclusal, mientras que en la imagen de la tomografía se observan las cúspides de m2, donde se observa con claridad el entocónido y la proyección posterior del paracónido. Escala 1 cm.

#### 4.3.1.3 CPG 93-2

Fragmento de rama mandibular derecha que preserva la serie dentaria de p3-m2 (Fig. 3b). Debido al grado de desgaste es un adulto joven. Actualmente los dientes se encuentran separados debido a agentes tafonómicos. Sin embargo, presentan desgaste en las caras mesiales y distales, seguramente porque se encontraban imbricados. No se observa la parte ósea de la mandíbula, sólo sedimento. La serie dentaria contiene cemento relleno de cavidades; los cíngulos están poco desarrollados; la relación del diámetro mesiodistal es mayor a la bucolingual, y el ancho (linguolabial) del lóbulo posterior mayor es al del lóbulo anterior (Tabla 1).

El p3 es el que presenta mayor diferencia en relación a la forma y tamaño de los lóbulos posterior y anterior, siendo el largo del lóbulo anterior mayor al posterior y el ancho del posterior mayor al anterior como sucede en *N. major* y *B. cuspidatum*. El metacónido se encuentra más cerca del hipocónido que del paracónido, encontrándose este último más labialmente desplazado y orientado hacia el metacónido. Como resultado de lo anterior, el metaflérido es más amplio que el entoflérido. El paralórido se ubica de forma oblicua mesiodistalmente como sucede en *Prolicaphrium specillatum* y *Tetramerorhinus cingulatum*. Se observa un entocónido unido al hipoconúlido, encontrándose las dos cúspides al mismo nivel y ubicadas más lingualmente, similar a *B. cuspidatum*, diferente de *Lambdaconus lacerum* donde el entocónido se encuentra ubicado lingualmente al hipoconúlido y *T. cingulatum* que no tiene entocónido.

El p4 es más pequeño que p3, el lóbulo anterior y posterior son morfológicamente similares. El metacónido se encuentra más cerca del paracónido que del hipoconúlido, ingresando el entoflérido más labialmente; el paracónido es la cúspide que se encuentra más labialmente y está orientada hacia el metacónido como sucede en *N. ullumense*. Se observa un entocónido más pequeño que en p3 y muy unido al hipoconúlido.

El m1 es el diente que presenta mayor desgaste. El metacónido se encuentra más cercano al paracónido que del hipoconúlido, siendo el paracónido la cúspide más lingual. El entocónido en el m1 es el más robusto, posiblemente por el grado de desgaste y se

encuentra unido al hipoconúlido. El entofléxido es el flexido más profundo, dirigiéndose posteriormente en la parte central del lóbulo posterior.

El m2 presenta los lóbulos casi del mismo tamaño. El metacónido se encuentra levemente más cercano al paracónido que al hipoconúlido; el metafléxido es menos desarrollado que el ectofléxido y este último al igual que en el m1 se dirige a la zona distal en la parte centro labial siendo muy angosto. El paracónido es la cúspide que se encuentra más lingualmente y se dirige hacia el metacónido como sucede en Ctes-PZ 1604 y *N. major*. Se observa entocónido más robusto que en el resto de los dientes unido al hipoconúlido.

Comentarios: a pesar de la cantidad de carbonato que contiene el ejemplar, los dientes se encuentran totalmente expuestos. El grado de desgaste de los mismos indica que es un adulto joven. Debido a la presencia de características diagnósticas (p3-m3 con entocónido bien desarrollado conectado por una cresta corta al hipoconúlido), es posible determinarlo inequívocamente como *N. recens*.

#### **4.3.1.4 FC-DPV 3427**

Fragmentos mandibulares con p4-m2 derechos y m1-m3 (m3 en erupción) izquierdo de un mismo individuo juvenil (Fig. 4.3c y Fig. 4.5) (Tabla 4.1). Los dientes contienen cemento rellenando las cavidades y gran porcentaje de carbonato. Los dientes de la serie derecha están imbricados, y los m1 y m2 de la izquierda están separados pero tienen desgastada la cara distal y mesial respectivamente, por lo que debían encontrarse imbricados. En la serie p4-m2 el metacónido se encuentra más cerca del paracónido que del hipoconúlido, el entofléxido se dirige distalmente y el entocónido se encuentra unido al hipoconúlido por una cresta.

El p4 es el diente de menor tamaño y contiene el ancho del lóbulo posterior mayor al del anterior. El paracónido se encuentra dirigido hacia el metacónido como sucede en *N. major* y *B. cuspidatum*, a diferencia de *Lambdaconus lacerum* donde no se observa paracono y

*Th. minusculum* donde se orienta lingualmente. El entocónido se dispone más lingual que el hipoconúlido como sucede en *B. cuspidatum* y *N. major*.

El m1 es el diente más gastado y el más ancho de la serie. El lóbulo posterior es más largo que el anterior y el entocónido es el más robusto de la serie como sucede en Ctes-PZ 1604.

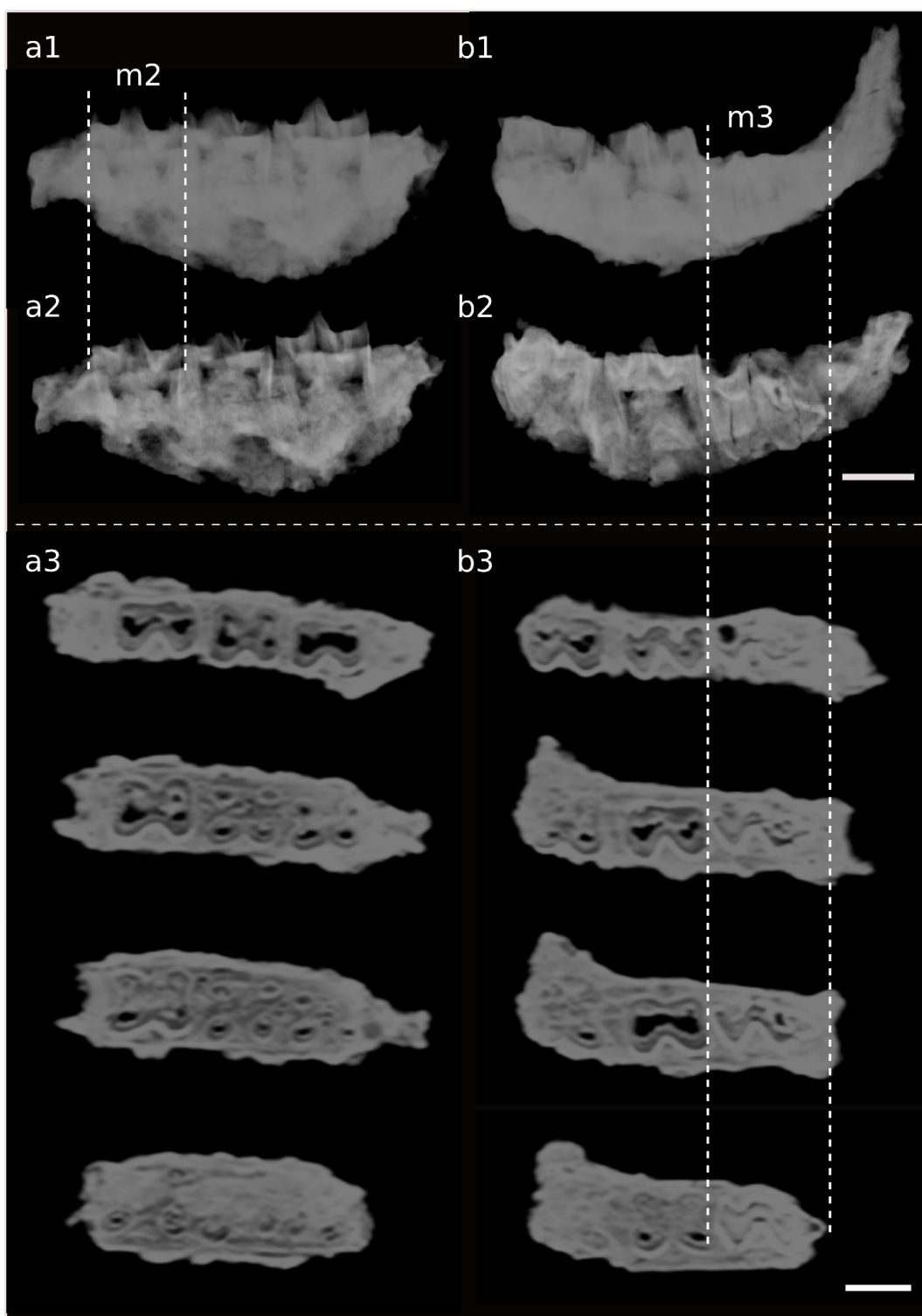
El m2 el lóbulo anterior es similar al posterior en comparación a los otros dientes de la serie.

El entocónido se encuentra ubicado levemente más lingual que el hipoconúlido como sucede en Ctes-PZ 1604 y MLP 34-V-22-12, a diferencia de *T. cingulatum* donde se ubica más lingualmente.

El m3 izquierdo se encuentra en erupción. La observación del mismo mediante técnicas de tomografía computarizada (Fig. 4.5 a3-b3) permiten observar el metacónido más cerca del paracónido que del hipoconúlido y el entocónido conectado al hipoconúlido por una cresta.

El hipoconúlido está proyectado posteriormente. La técnica de rayos X (Fig. 4.5 a1-2 y b1-2) no permite observar en detalle el m3, pero sí la disposición del mismo en el fragmento mandibular, con mayor resolución utilizando la técnica 90 Kv y 0.5 mÁs.

Las medidas del m3 fueron tomadas desde la base del fragmento mandibular, por lo que son estimadas. En el fragmento mandibular derecho no se observó ningún diente no erupcionado.



**Figura 4.5.** *Neolicaphrium recens* (FC-DPV 3427). **A**, fragmento mandibular derecho; **B**, fragmento mandibular izquierdo. **1-2**, técnica de rayos X en vista labial **1**, 80 Kv y 0.3 mÁs. **2**, 90 Kv y 0.5 mÁs; **3**, técnica de tomografía computarizada en vista oclusal. En la rama mandibular izquierda (**b3**) se observa claramente la estructura de **m3**, conteniendo un entocónido unido al hipoconúlido. Escala 1 cm.

Calcáneo: el calcáneo derecho (Fig. 4.6a) exhibe desgaste en la zona proximal (tuberosidad) y en la distal y contiene leves incrustaciones carbonáticas. En general, es estilizado, con la porción articular posterior más ancha, como el material MCN-PV 8948. A pesar de que la tuberosidad se encuentra rota, parece ligeramente más ancha y gruesa que el cuerpo. En vista dorsal el cuerpo es angosto y la faceta fibular es convexa. En vista medial, la faceta ectal se dispone levemente en el plano dorsal y mayormente en el lateral, extendiéndose distalmente. La faceta sustentacular se encuentra fragmentada.

Medidas: DTC: 8.1 mm; DAC: 19.2 mm; DAP: 21.6 mm.

Astrágalo: el astrágalo derecho (Fig. 4.6b) se encuentra fragmentado y con importantes incorporaciones carbonáticas. Es de tamaño similar a *Epecuenia thoatherioides* (MLP 37-III-7-12). Respecto a la relación entre el largo total y el ancho, el largo total es más corto que otros ejemplares. Muestra la cresta lateral más grande que la medial. La tróclea está incompleta. En vista dorsal, el cuello contiene carbonato, por lo que la fosa no se puede observar.

Medidas: LT: 31.8; DC: 18.5; AC: 16.6; ACu: 16.4; DCP-C: 28.5\*

Comentarios: el material FC-DPV 3427 representa uno de los primeros registros de dentición asociada a postcráneo para la especie *N. recens*. Además, por tratarse de un individuo juvenil resulta importante e interesante para un estudio ontogenético. Finalmente, este material proviene de una nueva localidad para la Formación Sopas, Paso Buey Negro (Río Arapey Chico).

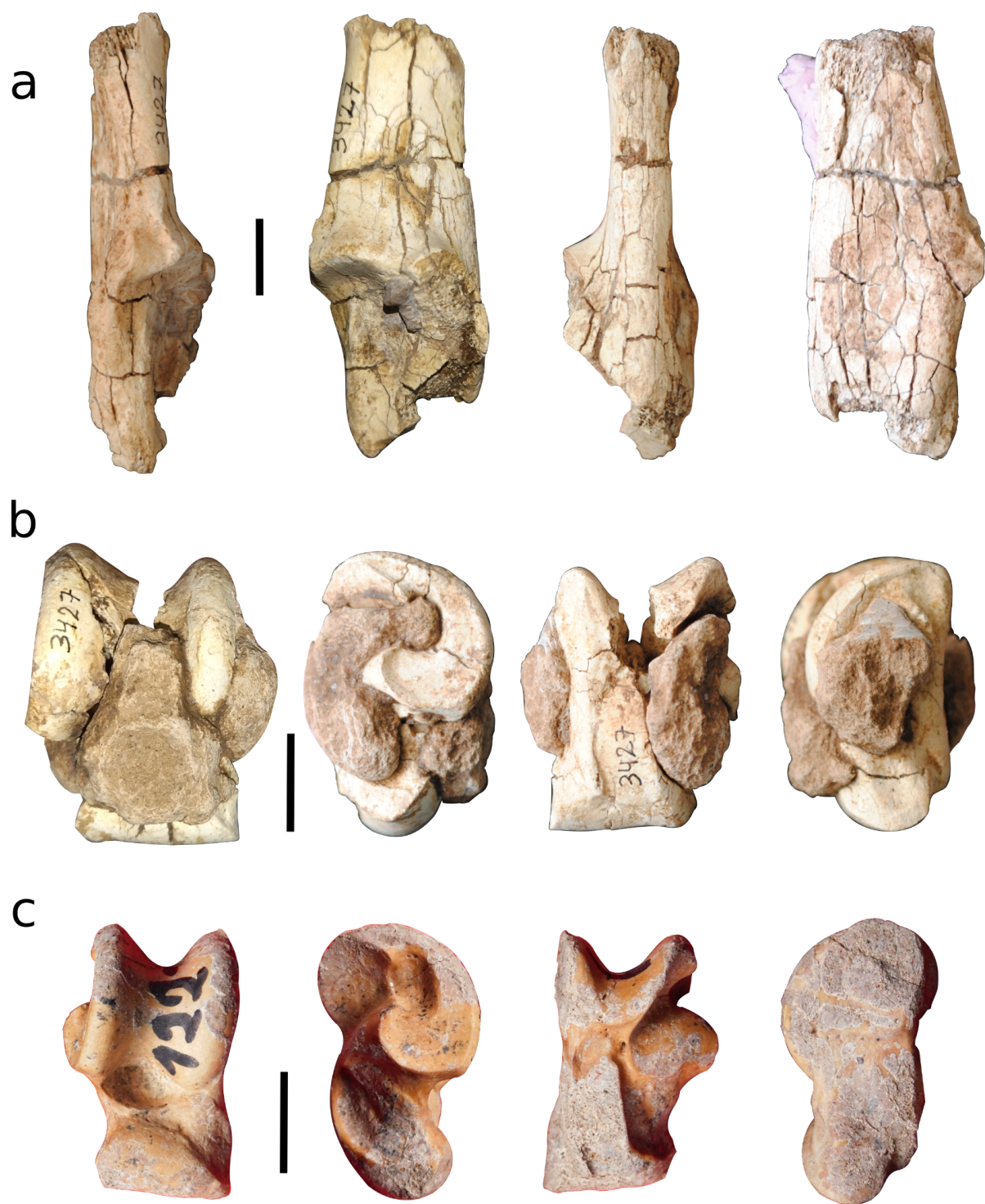
#### **4.3.1.5 CPG 122-1**

Astrágalo: el astrágalo derecho (Fig. 4.6c) se encuentra completo, con leves incrustaciones carbonáticas. Es de tamaño similar a *Ep. thoatherioides* (MLP 37-III-7-4) y *Th. minusclum*

(MACN A-2974 y MACN A-2983), a diferencia de que en éste último el ancho del cuello es menor. Muestra la cresta lateral levemente más grande que la medial. La tróclea es levemente asimétrica respecto al plano sagital, siendo más profunda en la zona medial. En vista dorsal, la fosa se encuentra debajo de la tróclea y se dirige hacia la cresta lateral.

Medidas: LT: 28.6 mm; DC: 13.4 mm; AC: 15.5 mm; ACu: 14.0 mm; DCP-C: 24.7 mm.

Comentarios: El material CPG 122-1, es uno de los astrágalos más completos con procedencia estratigráfica precisa. Siendo además, el primer registro para la especie *N. recens* en la localidad Paso Potrero, Arroyo Arerunguá de la Formación Sopas.



**Figura 4.6.** *Neolicaphrium recens*. **A-B** (FC-DPV 3427) **A**, calcáneo derecho. **B**, astrágalo derecho; **C**, (CPG 122-1) astrágalo derecho. En vista dorsal, medial, ventral y lateral. Escala 1 cm.



## **4.3.2 Descripción comparativa de los materiales provenientes de la Formación**

### **Dolores**

#### **4.3.2.1 MNHN 3958**

Metacarpiano III izquierdo (Fig. 4.7a) es grácil respecto a *D. majusculus*, donde el diámetro transversal de las epífisis es considerablemente mayor. El tamaño es comparable a MACN PV 969 y *Ep. thoatherioides* (MLP 37-III-7-12). La extremidad proximal es cóncava, con la zona lateral más elevada que la medial. El ancho de la porción proximal es menor que el de la distal. La diáfisis tiene la cara anterior convexa y la posterior plana.

Medidas: LT: 93.6 mm; DAPEP: 13.1 mm; DAPED: 13.6 mm; DTEP: 16.3 mm; DTED: 17.3 mm; DAPD: 12.8 mm; DTD: 9.9 mm.

#### **4.3.2.2 MNHN 3919**

La primera falange del dedo III (Fig. 4.7b) tiene carbonato incrustado en la zona latero-distal. Es alargada próximo-distalmente y comprimida antero-posteriormente, con la extremidad proximal mayor a la distal. La superficie anterior es apenas convexa y la posterior plana. En vista ventral, en la porción proximal se pueden observar dos fosas levemente marcadas. En la articulación proximal se define la concavidad intermedia que articula con la cresta media de la polea del metápodo y dos cavidades glenoideas a cada lado de la concavidad intermedia.

Medidas: LT: 57.8 mm; DAPEP: 13.2 mm; DAPED: 8.5 mm; DTEP: 16.3 mm; DTED: 11.6 mm; DAPD: 8.6 mm; DTD: 9.6 mm.



**Figura 4.7.** *Neolicaphrium recens*. **A**, (MNHN 3958) Metacarpiano III izquierdo; **B**, (MNHN 3919) primer falange del dedo III. En vista anterior y posterior. Escala 1 cm.

**Table 4.1. Medidas (en milímetros) de dentición inferior de *Neolicaphrium*. L, largo; A, ancho; d, deciduo; ~, medida estimada.**

| Especies         | acrónimo y N°                   | p1 L/A       | p2 L/A       | p3 L/A       | p4 L/A       | m1 L/A       | m2 L/A       | m3 L/A         |
|------------------|---------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|----------------|
| <i>N. recens</i> | Holotipo<br>MLP 34-V-22-12      |              |              | 11.7/5.8     | 11.7/7.3     | 10.5/7.9     | 13.7/7.5     | 14.0/6.6       |
| <i>N. recens</i> | Ctes-PZ-1604*                   |              | d 8.0/3.1    | d 10.3/4.7   | d 14.4/8.0   | 12.5 / 8.0   | 13.0 / 7.8   | 14.1 / 7.2     |
| <i>N. recens</i> | FC DPV 776 derecho<br>izquierdo |              |              | 10.8 / 8.1   | 11.4 / 9.4   | 12.3 / 10.3  | 13.9 / 9.7   | 14.6 / 8.3     |
|                  |                                 |              | 9.4 / 5.0    | 11.0 / 8.2   | 11.5 / 9.1   | 11.7 / 10.8  |              |                |
| <i>N. recens</i> | MPAT 073*                       |              |              |              |              | 10.1 / 8.8   |              |                |
| <i>N. recens</i> | MNHN derecho<br>izquierdo       | d 9.21 / 3.4 | d 10.2 / 5.7 | d 15.7 / 9.6 | d 15.2/9.9   | d 12.9 / 8.0 |              |                |
|                  |                                 |              | d 11.1 / 5.0 | d 15.6 / 9.4 | d 15.1 / 9.7 | d 13.6 / 8.1 |              |                |
| <i>N. recens</i> | CPG 93-2                        |              |              | 13.9 / 8.2   | 12.6 / 8.4   | 12.8 / 8.8   | 14.4 / 8.3   |                |
| <i>N. recens</i> | FC-DPV 3427                     |              |              |              | 12.73 / 7.63 | 13.17 / 9.25 | 13.39 / 7.69 |                |
|                  |                                 |              |              |              |              | 13,35 / 9,14 | 13.14 / 7.79 | ~15.07 / ~7.26 |
| <i>N. major</i>  | Holotipo<br>MLP 52-X-5-94       | 9.5/~2.9     | 12.5/5.1     | 16.3/9.7     | 16.9/9.7     | 15.4/8.8     | 16.5/~7.8    |                |

## 4.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### 4.4.1 Distribución regional de *Neolicaphrium recens*

A pesar de la importante riqueza de la familia Protheriidae durante buena parte del Cenozoico, *N. recens* es la única especie representada durante el Pleistoceno tardío - Holoceno (Vezzosi et al. 2009; Ghizzoni et al., 2020), con una distribución que abarca Argentina, Uruguay y el sur de Brasil. Aunque presenta una amplia distribución, son escasos los materiales publicados en revistas que contengan especímenes con buena representación de la dentición, encontrándose los mejores restos principalmente en Uruguay con dentición superior e inferior (Bond et al. 2001; Ubilla et al. 2011; Corona et al., 2019, Ghizzoni et al., 2020) y en segundo lugar en Argentina, con dentición inferior (Frenguelli 1921; Álvarez 1974; Bond et al. 2001).

Históricamente, ha sido fundamental la dentición a la hora de determinar géneros y especies en la Familia Protheriidae, ya que son morfológicamente muy variables, en contraposición al esqueleto postcraneal que es evolutivamente muy conservado (Soria 2001; Schmidt 2015; Schmidt et al. 2018; Corona et al. 2019). Debido a esto, es crucial que el postcráneo se encuentre asociado a la dentición, especialmente en formaciones donde no hay registros previos para la especie a la cual se lo adjudica.

Respecto al postcráneo de *N. recens*, en gran medida han sido descritos sin dentición asociada, pero con antecedentes de registros previos de la especie en Argentina y Uruguay (Tauber 2000, Corona et al. 2018 respectivamente). En el caso de los restos provenientes de Brasil, los mismos fueron asignados tentativamente, por la edad de la roca que los contenía (Scherer et al. 2009). Además, existen muchos restos dados a conocer únicamente en resúmenes (Schmidt et al. 2016; Corona et al. 2021), por lo que no se cuenta con información cualitativa y cuantitativa detallada.

En el presente trabajo, se reporta para la Formación Sopas: la mandíbula más completa para la especie *N. recens* correspondiente a un individuo juvenil (MNHN 3186), un fragmento de rama mandibular (CPG 93-2) y un M2 izquierdo (CPG 2-2). Todos estos restos

proviene del Arroyo Sopas, incrementando el registro del taxón para la localidad; dos fragmentos mandibulares asociados a postcráneo (calcáneo y astrágalo) para Paso Buey Negro (Río Arapey Chico), constituyendo el primer registro para la localidad; y un astrágalo derecho para Paso Potrero (Arroyo Arerunguá), importante también por tratarse de una nueva localidad con registro del taxón. Además, para la Formación Dolores, fueron registrados un metacarpiano del dedo III, y una falange I del dedo III provenientes de una nueva localidad correspondiente a El Caño de la que se dispone una edad OSL de 16.070 (+/- 930) años AP para los niveles basales (Corona et al. 2013). Tanto el metacarpiano como la falange fueron colectados de niveles superiores a esta datación. Respecto a la determinación del postcráneo previamente mencionado, la Formación Sopas cuenta con un amplio registro para *N. recens* y la Formación Dolores cuenta con un registro previo para la Bahía de Colonia (Ghizzoni et al., 2020).

#### **4.4.2 Análisis comparativo y taxonómico**

Como fue mencionado anteriormente, las diagnósticos para la identificación de géneros y especies están basadas en caracteres dentarios. Sin embargo, en el último tiempo ha cobrado importancia tanto el cráneo como la mandíbula (Ubilla et al. 2011; Corona et al. 2019; Corona et al. 2020), en las que se observan también notables diferencias morfológicas entre las especies. Entre las craneales se encuentran: proporciones (e.g. rostro en relación a la caja craneana), proyección de los incisivos y cóndilos respecto al plano oclusal, forma de la superficie dorsal del cráneo a nivel parietal, forma y posición de la órbita con respecto a la serie dentaria superior (Ubilla et al. 2011; Corona et al. 2020). Lo mismo ocurre al analizar las mandíbulas, las cuales exhiben diferencias en la forma del borde inferior de la rama mandibular y su relación con el borde superior y el nivel posterior de la sínfisis en relación con la serie de premolares (Corona et al. 2019).

El análisis comparativo de los materiales previos disponibles pertenecientes a *N. recens*, así como los que se incorporan en el presente trabajo permiten determinar caracteres mandibulares constantes como: borde superior e inferior de la rama mandibular casi

paralelos, borde inferior de la rama mandibular recto y punto de la sínfisis más posterior a nivel de la parte posterior de p1 y anterior de p2. Compartiendo los dos primeros caracteres con la otra especie del género *Neolicaphrium*, *N. major*. Debido a la presencia inequívoca de estos caracteres en los ejemplares, resulta necesaria y útil su incorporación a la diagnosis.

Respecto a los caracteres de la dentición inferior, se evidenciaron diferencias morfológicas entre los dientes deciduos y permanentes. Entre las más destacables se encuentran: 1) la diferencia de tamaño de los deciduos, mayor que los definitivos. Esto se observa tanto en el ejemplar que se describe en el presente trabajo (MNHN 3186), como en otros géneros y especies que contienen individuos con dentición decidua (*B. cuspidatum* y *N. major*). 2) Los dientes permanentes son de menor tamaño que sus homólogos deciduos, característica observada en todos los ejemplares de *N. recens* a los cuales se pudo acceder. 3) La serie “p3-m3 con entocónido bien desarrollado conectado por una cresta corta al hipoconúlido” (características diagnósticas del taxón, Bond et al, 2001), la serie dp3-dp4 tanto en el nuevo ejemplar MNHN 3186, como en Ctes-PZ 1604 no tiene entocónido. Esta característica también se observa en *N. major*.

*Neolicaphrium recens* tiene varios representantes con dentición decidua, pero sólo se pudo acceder al material Ctes-PZ 1604 ya que el mismo se encuentra publicado (Álvarez 1974; Bond et al. 2001). Sin embargo, resulta necesario comparar el material MG-PV sin N° el cual solo se menciona en un resumen de Vezzosi et al. (2009).

En este capítulo (4) de la tesis se brinda una primera aproximación al estudio de materiales juveniles con dentición decidua para la familia Proterotheriidae. No obstante, debido a la representación de individuos juveniles tanto de *N. recens* como de *N. major*, es interesante continuar estudiando la ontogenia tanto de *Neolicaphrium*, como de otros géneros y especies.

Por otro lado, a partir de la revisión directa de materiales se observó que el holotipo de *N. recens* se encuentra más fragmentado respecto a descripciones previas, en la zona anterior sin el p2, la rama ascendente y la zona labio-distal de la mandíbula.

#### 4.4.3 Nuevas técnicas para el estudio de juveniles

Las tomografías y radiografías (Fig. 4.4, 4.5) realizadas revelaron que FC-DPV 3427 no posee ningún diente sin erupcionar en la mandíbula. Por otro lado, el ejemplar MNHN 3186 reveló la presencia de m2 de ambos lados, muy cerca de la superficie oclusal, sin evidencia del tercer molar. A pesar de que se pudo resolver la existencia de dientes sin erupcionar mediante las dos técnicas para MNHN 3186, la abundancia de carbonato en el material repercutió negativamente en la calidad de las imágenes, y no permitió identificar otras estructuras (e.g. primordios de premolares permanentes). Sin embargo, se observó una mejora de la técnica de rayos X cuando se aumentó el kilovoltaje (Kv) y el tiempo de exposición en el ejemplar FC-DPV 3427.

Respecto a la utilidad de las técnicas, se obtuvieron mejores resultados mediante la tomografía (resolución morfológica del m2 en MNHN 3186 y m3 en FC DPV 3427), seguramente debido al grado de impregnación carbonática que presenta el material.

El uso de imagenología (tomografía y rayos X) ha permitido mayor precisión en la descripción morfológica de *N. recens* a nivel dentario, siendo útil además en el estudio y la comprensión de su ontogenia.

#### 4.5 BIBLIOGRAFÍA

**Álvarez BB** (1974) Los mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes (Argentina). *Ameghiniana* 11:295-311

**Ameghino F** (1885) Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 8: 1-207

**Ameghino F** (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** (1889) Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Obras completas y correspondencia científica 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
- Bond M, Perea D, Ubilla M, Tauber A** (2001) *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Palaeovertebrata* 30:37-50
- Buckley M** (2015) Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American “ungulates”. *Proceedings of the Royal Society, Biology* 282.20142671.
- Cabrera F, Montenegro F, Badín AC, Ubilla M, Martínez S** (2023) Continental mollusk assemblages from the Quaternary of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, 130, 104575
- Chimento NR, Angolin FL** (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 RL** (1983). The origin and affinities of the South American Condylarthra and early tertiary Litopterna (Mammalia). *Am Mus Novit* 2772:1-49
- Croft D, Gelfo J, López G** (2020) Splendid Innovation: The Extinct South American Native Ungulates. *Annu Rev Earth Planet Sci* 48:259:290.
- 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*, 33:12141225. doi:10.1080/02724634.2013.764311
- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2018) The humerus of Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) and its systematic usefulness: the case of “*Proterotherium berroi*”. *Ameghiniana* 55:150-161. <https://doi.org/10.5710/AMGH.10.12.2017.3148>
- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2019) A new genus of Proterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *J of Vertebr Paleontol*



- Corona A, Badín AC, Perea D, Ubilla M, Schmidt GI** (2020) A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay. J S Am Earth Sci 102. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>
- Corona A, Rinderknecht A, Jones W, Perea D, Ubilla M, Loggio R** (2021) Nuevo registro de *Neolicaphrium recens* (Formación Sopas, Uruguay) y estimación de la masa corporal a partir del fémur. 34° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Mendoza, Argentina. pp 31-32.
- Frenguelli J** (1921) Sobre un proterotérico del Pampeano superior de Córdoba. Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba 7:7-23
- Gaudioso PJ, Gasparini GM, Herbst R, Bárcquez RM** (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 Zologia da Universidade de Sao Paulo 57:23-29
- Ghizzoni M, Corona A, Ubilla M, Perea D** (2020) Estimación de masa corporal de proterotéricos del Cuaternario (Mammalia, Litopterna) y descripción de un nuevo ejemplar de *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921. Revista Brasileira de Paleontologia 23:153-162
- Luna CA, Schmidt GI, Ochoa JG** (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 AR** (2020) Proterotheriids and Macraucheniids (Litopterna: Mammalia) from the Pampa Castillo fauna, Chile (Early Miocene, Santacrucian SALMA) and a new phylogeny of Proterotheriidae. J Syst Palaeontol 18:717-738. <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1662500>
- Morosi E, M Ubilla** 2018. Dietary and palaeoenvironmental inferences in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Proterotheriidae) using carbon and oxygen

isotopic stable isotopes (Late Pleistocene, Uruguay). *Historical Biology* 31:196-202.

**Scherer C, Gregis Pitana V, Ribeiro AM** (2009) Proterotheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12, 231-246

**Schmidt GI** (2013). Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo)

**Schmidt GI** (2015). Actualización sistemática y filogenia de los proterotheriidae (Mammalia, litopterna) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*. 18: 521-546

**Schmidt GI, Luna CA, Vezzosi RI** (2016) Avances en el conocimiento de los elementos postcraneales de *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Proterotheriidae). In Congreso Latinoamericano de Paleontología, No 9, Libro de Resúmenes: p.149. Lima

**Schmidt GI, Montalvo CI, Sostillo R, Cerdeño E** (2018) Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) from the Cerro Azul Formation (Late Miocene), La Pampa Province, Argentina. *J S Am Earth Sci* 83:165-177.  
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.02.009>

**Soria MF** (2001) Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1:1-167

**Tauber A** (2000) Hallazgos de Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) en el Pleistoceno de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 37:157-162

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

- 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, Martínez S** (2016) *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. Springer Briefs in Earth System Sciences: 77p. New York
- 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 P.B.-30 ka B.P.* (Gasparini G, Rabassa J, Deschamps C, Tonni EP, editors). Springer: 183-205. New York
- 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.
- Ubilla M, D Perea** (2023) Vertebrados del Cuaternario continental de Uruguay: cronología y ambientes. *Paleontología Electrónica* APA 23:231-240
- Vezzosi RI, Schmidt GI, Brunetto E** (2009) Un Proterotheriinae (Proterotheriidae, Litopterna) en el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Lujanense) de Santa Fe. *Ameghiniana* 46:54R
- Vezzosi RI, Brunetto, E Zalazar MC** (2019). El registro fósil de vertebrados del Cuaternario de Santa Fe (Argentina): primera Actualización. *Opera Lillioana*, 52(3), 638-670.
- Welker F, Collins MJ, Thomas JA, Wadsley M, Brace S, et al.** (2015) Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature* 522:81-84

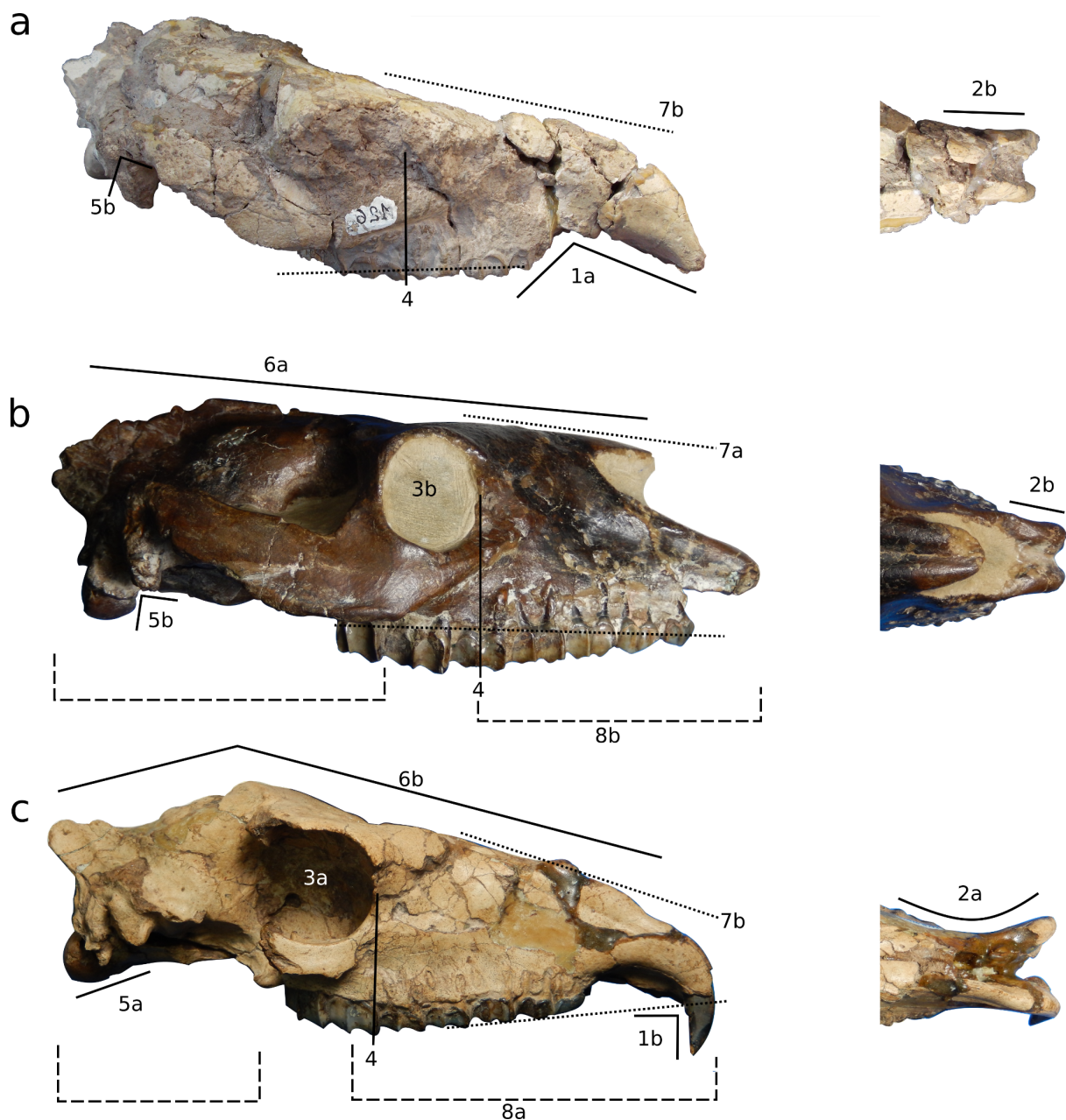
## CAPÍTULO 5

### RESULTADOS GENERALES Y DISCUSIÓN DE LOS CAPÍTULOS 3 Y 4

#### 5.1 Análisis comparativo y taxonómico

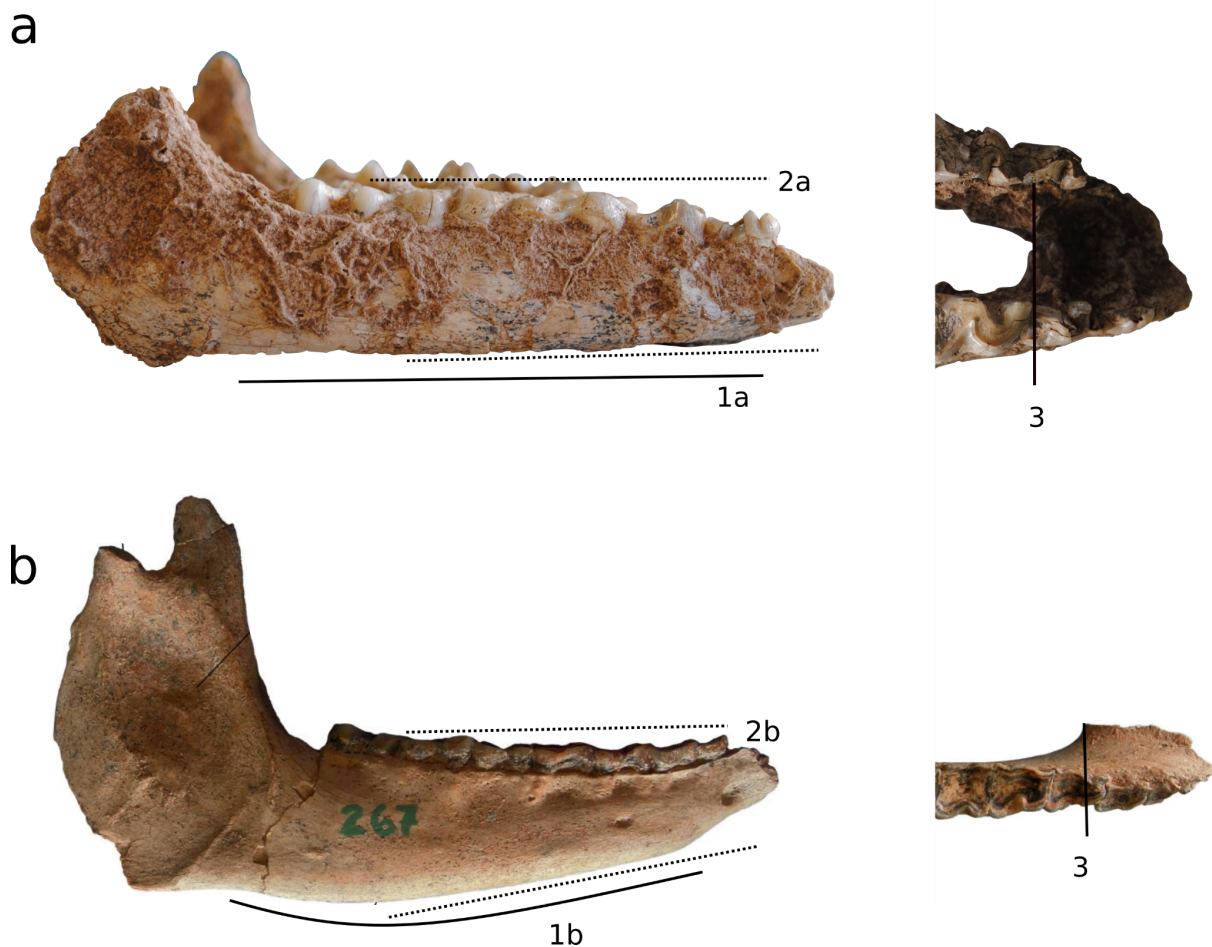
Históricamente, ha sido fundamental la dentición a la hora de determinar géneros y especies en la familia Proterotheriidae, siendo estos los únicos caracteres presentes en las diagnósis de la familia (Soria 2001). Sin embargo, recientemente se han utilizado caracteres craneales no dentarios para identificar géneros y especies en materiales uruguayos (Ubilla et al. 2011; Corona et al. 2020). Debido a esto, utilizando los antecedentes previos y la revisión de ejemplares con mejor representación craneomandibular en las principales colecciones paleontológicas de Uruguay y Argentina, se pudieron determinar caracteres craneales y mandibulares no dentarios, presentes de forma constante, tanto en los ejemplares aquí estudiados, como en otros géneros y especies.

**5.1.1 Caracteres craneales no dentarios** (Fig. 5.1): gracilidad y relaciones entre el ancho y largo del cráneo; proyección mesial de la premaxila (Fig. 5.1a) o ventral (Fig. 5.1.1b); premaxilares divergiendo mesiolabialmente (Fig. 5.1.2a) o no (Fig. 5.1.2b) en el plano sagital; forma de la órbita (diámetro anteroposterior mayor al dorsoventral (Fig. 5.1.3a); diámetro mesiodistal menor al dorsoventral (Fig. 5.1.3b), o esférica; posición del borde rostral de la órbita respecto a la serie dentaria superior (Fig. 5.4); orientación de los cóndilos respecto al plano oclusal (distal (Fig. 5.1.5a) o ventral (Fig. 5.1.5b)); forma de la superficie del cráneo a nivel parietal (plano (Fig. 5.1.6a) o describiendo una curva (Fig. 5.1.6b)); plano dorsal respecto al ventral paralelos (Fig. 5.1.7a) o convergiendo anteriormente (Fig. 5.1.7b); relación del rostro con la caja craneana (largo del rostro mayor al de la caja craneana (Fig. 5.1.8a), largo del rostro menor al de la caja craneana (Fig. 5.1.8b) y largo del rostro similar al de la caja craneana).



**Figura 5.1.** Imagen comparativa indicando estados de caracteres craneales no dentarios para la familia Proterotheriidae en vista lateral y porción mesial del rostro en vista dorsal. **a**, *Neobrachytherium ullumense*; **b**, *Diadiaphorus majusculus*; **c**, *Epitherium laternarium*.

**5.1.2 Caracteres mandibulares no dentarios** (Fig. 5.2): forma del borde inferior de la rama mandibular (recto (Fig. 5.2.1a) o curvo (Fig. 5.2.1b)) y su relación con el borde superior (paralelos (Fig. 5.2.2a) o convergiendo mesialmente (Fig. 5.2.2b)), y el nivel posterior de la sínfisis en relación con la serie de premolares (Fig. 5.2.3).



**Figura 5.2.** Imagen comparativa indicando variantes de caracteres mandibulares no dentarios para la familia Proterotheriidae en vista lateral y porción mesial en vista oclusal. **a**, *Neolicaphrium recens*; **b**, *Uruguayodon alius*.

### 5.1.3. Expansión de diagnosis propuestas

En lo que respecta a *Neobrachytherium ullumense* su holotipo corresponde a un cráneo prácticamente completo (ver Capítulo 3) publicado por Soria (2001), pero en dicha contribución no hay una descripción del mismo. La diagnosis de esta especie se basa en dentición superior e inferior. Por otro lado, en este trabajo de tesis se han podido identificar importantes caracteres craneales no dentarios. Por lo tanto, se propone aquí una diagnosis extendida para el taxón incorporando los siguientes caracteres craneales no dentarios (Fig. 5.1): cráneo grácil y corto, a diferencia de *Epitherium laternarium*, similar en tamaño a *Neobrachytherium morenoi*. Premaxilar proyectado anteriormente (Fig. 5.1.1a) no

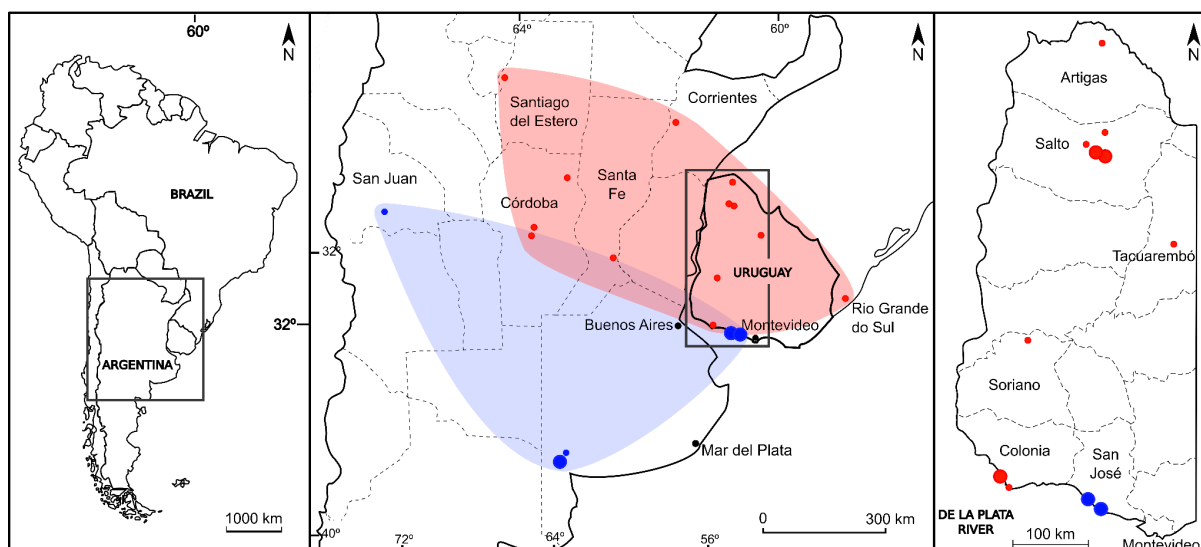
divergiendo en el plano sagital (Fig. 5.1.2b), diferente a *E. laternarium*. Órbita con el borde rostral al nivel de la raíz posterior del M1 (Fig. 5.1.4), similar a *N. morenoi*. Cóndilos occipitales proyectados ventralmente (Fig. 5.1.5b), diferente de *N. morenoi* y *Pseudobrachytherium breve*.

Además, se propone expandir la diagnosis también en base a los caracteres dentarios, ya que los caracteres propuestos se encuentran presentes en varios ejemplares de la especie, tanto en los materiales descritos por Cerdeño 2003 y Soria (2001), como los nuevos materiales argentinos y uruguayos (ver Capítulo 3).

Por otro lado, la primer diagnosis de *Neolicaphrium recens* Frenguelli (1921) sólo consideraba caracteres dentarios inferiores de los molares. Bond et al. (2001) extienden dichos caracteres a los premolares, sumando además nuevos caracteres. Posteriormente, Ubilla et al. (2011) incorporan caracteres craneales y de dentición superior. Sin embargo, no mencionan descripciones morfológicas mandibulares no dentarias. En el capítulo 4 se identifican caracteres mandibulares no dentarios siendo los mismos: borde superior e inferior de la rama mandibular casi paralelos (Fig. 5.2.2a), borde inferior de la rama mandibular recto (Fig. 5.2.1a) y punto de la sínfisis más posterior a nivel de la parte posterior de p1 y anterior de p2 (Fig. 5.2.3). Asimismo, fueron identificados caracteres dentarios inferiores constantes en todos los ejemplares, por lo que se propone también realizar una expansión de la diagnosis para dicho taxón.

## **5.2 Distribución estratigráfica y geográfica**

En la presente contribución, se expande la distribución geográfica de *Neobrachytherium ullumense* para una nueva localidad de Argentina (Laguna Chasicó) y para Uruguay en dos localidades, los balnearios Arazatí y Kiyú (Sur de Uruguay), siendo además, el primer reporte indudable de la especie en depósitos huayquerienses. Sumado a esto, se amplía la distribución de *Neolicaphrium recens* a tres localidades uruguayas correspondientes a las formaciones Sopas (norte de Uruguay) y Dolores (Sur de Uruguay) (Fig. 5.3).



**Figura 5.3.** Distribución geográfica de *Neobrachytherium ullumense* en azul y *Neolicaphrium recens* en rojo. Los círculos indican los registros para las especies; los de mayor tamaño indican las nuevas localidades a partir de la presente contribución.

### 5.3 Riqueza y abundancia de los Proterotheriidae en Uruguay

La diversidad de la familia Proterotheriidae es ampliamente conocida, registrada en varios países, pero especialmente bien documentada en Argentina (Soria 2001; Schmidt 2013; Schmidt 2015). Sin embargo, la diversidad y abundancia para Uruguay no siempre estuvo bien documentada, ampliando recientemente el registro para 5 unidades geológicas que abarcan desde el Oligoceno tardío (Perea et al. 2014) al Holoceno Temprano (Corona et al. 2017; Ghizzoni et al. 2020). Además, aumentó la diversidad con dos nuevos géneros y especies para la familia, *Uruguayodon alius* (Corona et al. 2019) y *Pseudobrachytherium breve* (Corona et al. 2020).

Con la presente tesis, se incorpora el primer registro de la especie *Neobrachytherium ullumense* para la Formación Camacho de Uruguay, registrando la rama mandibular con la serie dentaria más completa para la especie. Por lo tanto, teniendo en cuenta estos recientes datos y los antecedentes, la Formación Camacho exhibe la mayor diversidad para la familia Proterotheriidae, lo que concuerda con el pico de diversidad durante el Mioceno Tardío, estudiado en Argentina (Villafañe et al., 2006).



Para *Neolicaphrium recens*, se incorporan dos fragmentos mandibulares (uno de los mismos con postcráneo asociado) y la mandíbula más completa para la especie. Además, dos de los registros mandibulares corresponden a individuos juveniles. Debido a los antecedentes, y los nuevos hallazgos, la Formación Sopas es la que ostenta el mayor registro de especímenes para la especie en Uruguay, así como algunos de los más completos.

Sumado a esto, para el estudio de juveniles fueron utilizadas técnicas de imagenología (rayos X y tomografía computarizada) con el fin de obtener detalles anatómicos que permitieran una descripción más detallada de los materiales, generando el primer antecedente del uso de estas técnicas para la familia.

Finalmente, los grandes avances que se han alcanzado en los últimos años (tanto en los recientes antecedentes como en la presente contribución) evidencian que esta línea de investigación es prometedora. Por lo tanto, se pretende continuar realizando prospecciones en campo, así como la consulta de colecciones científicas para el estudio de la Familia Proterotheriidae en Uruguay, explorando no solo los aspectos taxonómicos, sino también filogenéticos y paleoecológicos.

#### **5.4 BIBLIOGRAFÍA**

- Bond M, Perea D, Ubilla M, Tauber A** (2001) *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Palaeovertebrata* 30:37-50
- Cerdeño E** (2003) *Neobrachytherium ullumense* (Proterotheriidae, Litopterna) en el Mioceno superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 40:505-508
- Cifelli RL** (1983). The origin and affinities of the South American Condylarthra and early tertiary Litopterna (Mammalia). *Am Mus Novit* 2772:1-49

- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2018) The humerus of Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) and its systematic usefulness: the case of "*Proterotherium berroi*". Ameghiniana 55:150-161. <https://doi.org/10.5710/AMGH.10.12.2017.3148>
- Corona A, Badín AC, Perea D, Ubilla M, Schmidt GI** (2020) A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay. J S Am Earth Sci 102. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>
- Frenguelli J** (1921) Sobre un proterotérico del Pampeano superior de Córdoba. Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba 7:7-23
- Ghizzoni M, Corona A, Ubilla M, Perea D** (2020) Estimación de masa corporal de proterotéricos del Cuaternario (Mammalia, Litopterna) y descripción de un nuevo ejemplar de *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921. Revista Brasileira de Paleontologia 23:153-162
- Schmidt GI** (2013). Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos: sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo)
- Schmidt GI** (2015). Actualización sistemática y filogenia de los proterotheriidae (Mammalia, litopterna) del "Mesopotamiense" (mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. Revista Brasileira de Paleontología. 18: 521-546
- Perea D, Corona A, Ubilla M** (2014) Tertiary Litopterns from Uruguay. 4th International Palaeontological Congress, Mendoza, Argentina.
- Soria MF** (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, Rinderknecht A** (2011) The first cranial remains of the Pleistocene proterotheriid *Neolicaphrium* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Litopterna): a comparative approach. Journal of Vertebrate Paleontology, 31:193-201

**Villafañe AL, 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

### Anexo 1.

Artículo en revisión, resúmenes publicados en eventos científicos y póster presentado en las jornadas de PEDECIBA Geociencias.

Artículo en revisión correspondiente al Capítulo 3.

## Your submissions

### Track your submissions

**NEW REPORTS, UPDATES, AND ADDITIONAL COMMENTS  
ABOUT *Neobrachytherium ullumense* SORIA, 2001  
(LITOPTERNA, PROTEROTHERIIDAE) IN THE LATE  
MIOCENE OF URUGUAY AND ARGENTINA**

Corresponding Author: Ana Clara Badín

*Journal of Mammalian Evolution*

1bb0804f-3c83-4227-aed7-15106626bcb0 | v.1.1

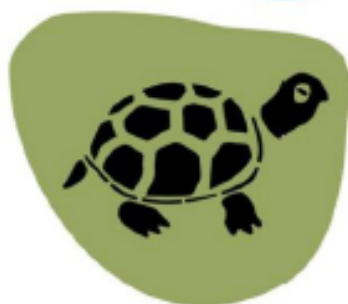
[View submission details](#)

 **Reviewer reports received / Ready for  
editor's decision** about 22 hours ago

If you have submitted any articles to us via any other submissions system, e.g. Editorial Manager or eJournalPress, please log in to, or use notification emails from that system for article tracking information. Still have a question? [Contact us](#)

Resúmenes presentados en congresos

## 34° JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS



34  
JAPV

Mendoza 2021

## NUEVO REGISTRO DE PROTEROTHERIIDAE (MAMMALIA, LITOPTERNA) PARA EL MIOCENO TARDIO DE URUGUAY

ANA C. BADÍN<sup>1</sup>, ANDREA CORONA<sup>1</sup>, DANIEL PEREA<sup>1</sup>, MARTÍN UBILLA<sup>1</sup>, FELIPE MONTENEGRO<sup>1,2</sup>, RAÚL I. VEZZOSI<sup>3,4</sup> y GABRIELA I. SCHMIDT<sup>3,5</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias (UdelaR). Igua 4225, 11400, Montevideo, Uruguay. [anaclarabadin@gmail.edu.uy](mailto:anaclarabadin@gmail.edu.uy)

<sup>2</sup> Museo Nacional de Historia Natural, 25 de Mayo 582, CC 399, 11000, Montevideo, Uruguay.

<sup>3</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

<sup>4</sup> Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Ruta Provincial N° 11, Km 10,5, Oro Verde, E3100XAD, Entre Ríos, Argentina.

<sup>5</sup> Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CONICET-Prov. ER-UADER), 3105, Diamante, Entre Ríos, Argentina.

Se da a conocer un nuevo registro de Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia) para Uruguay en base a un fragmento de rama mandibular derecha con p3-m3, depositado en la Colección paleontológica de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República (FC-DPV 3414). El material proviene de sedimentos asignados a la Formación (Fm.) Camacho (Mioceno Tardío, Piso/Edad Huayqueriense) del balneario Kiyú (San José). Se trata de un espécimen adulto por el grado de desgaste dentario. El fragmento preservado indica que el individuo era grácil y pequeño, de menor tamaño que *Tetramerorhinus cingulatus* y mayor que *Thoatherium minusculum*. El espécimen posee la siguiente combinación de caracteres en el m3: longitud mesiodistal mayor que la bucolingual (mayor aún que en m1 y m2), cíngulos desarrollados en todas las caras, paracónido próximo al metacónido, metacónido robusto, metaflérido más corto y menos profundo que en *Brachytherium cuspidatum*, cristida oblicua cerrada a la altura del metalórido y entocónido bunoides, conspicuo, libre y cercano al hipoconúlido. Estos caracteres permiten su asignación a *Neobrachytherium* cf. *ullumense*, a la espera de comparaciones más exhaustivas. Este taxón ha sido reportado en Argentina para el Chasicuense de San Juan (Fm. Loma de las Tapias) y de Buenos Aires (Fm. Arroyo Chasicó). El material permite ampliar el conocimiento morfológico de la especie *N. ullumense*, así como extender su distribución estratigráfica y geográfica al Huayqueriense de Uruguay, siendo la primera especie chasicuense presente en la Fm. Camacho.

\*Contribución al Proyecto CSIC 2020\_168 (D. Perea) y proyecto de Maestría PEDECIBA Geociencias (A. C. Badin).

## NEW TITANOSAUR FROM PRESIDENTE PRUDENTE FORMATION (CAMPANIAN - EARLY MAASTRICHTIAN), BRAZIL

KAMILA L.N. BANDEIRA<sup>1</sup>, PAULO VICTOR LUIZ GOMES COSTA PEREIRA<sup>2</sup>, RONDINELLI A.S. SALOMÃO<sup>3</sup>, SILVÉRIO T. HOSOMI<sup>3</sup>, MARIA HELENA P. MIRANTE<sup>3</sup> and ANDRÉ EDUARDO PIACENTINI PINHEIRO<sup>4\*</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Sistemática e Tafonomia de Répteis Fósseis, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro s/n, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.



VI Congreso Uruguayo de Zoología  
"60 Aniversario de la SZU"  
5-10 Diciembre 2021



III Encuentro Internacional  
de Ecología y Conservación

5-10 de Diciembre de 2021 Uruguay



**5 al 10 de Diciembre de 2021 – Montevideo - URUGUAY**

---

## ACEPTACIÓN DE RESÚMEN

Montevideo, 17 de noviembre de 2021

Por la presente se deja constancia que el trabajo titulado "NUEVOS REGISTROS DE *Neolicaphrium recens* FRENGUELLI, 1921 EN EL PLEISTOCENO TARDÍO DE URUGUAY" se encuentra ACEPTADO para su presentación en el VI Congreso Uruguayo de Zoología a desarrollarse entre el 5 y el 10 de diciembre del corriente en modalidad virtual. El mismo será presentado en la modalidad de "Oral".

En breve se dará a conocer la Programación definitiva del evento, donde los autores podrán verificar el horario en que tendrán lugar cada una de las presentaciones orales y sesiones de pósters.

Saluda cordialmente  
Comité Científico del VI CUZ

Más información:  
Consultas vicuz.2021@gmail.com <https://www.szu.org.uy>



## **VI Congreso Uruguayo de Zoología**

**“60 años de la Sociedad Zoológica del  
Uruguay”**

### **III Encuentro Internacional de Ecología y Conservación**

**5 al 10 de Diciembre de 2021**

**Organiza:**





## NUEVOS REGISTROS DE *Neolicaphrium recens* FRENGUELLI, 1921 EN EL PLEISTOCENO TARDÍO DE URUGUAY.

A. C. Badin (1), M. Ghizzoni (2), R. Loggio (3), A. Rinderknecht (3), R. I. Vezzosi (4), G. Schmidt (4), D. Perea (1) & M. Ubilla (1).

(1) Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias (UdelaR). Email: anaclarabadin@gmail.com.

(2) Escuela Tecnológica Superior de Administración y Servicios, DGETP, Salto, Uruguay.

(3) Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay.

(4) Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

La Familia Protherotheriidae (Mammalia, Litopterna) constituye un grupo de mamíferos ungulados nativos extintos que vivieron exclusivamente en el Cenozoico de Sudamérica. Su diversidad alcanzó el pico máximo durante el Mioceno temprano, Piso/Edad Santacrucense, disminuyendo gradualmente hasta fines del Mioceno. Posteriormente, la familia reduce severamente su diversidad y frecuencia, siendo hasta ahora *Neolicaphrium recens* el único representante en el Pleistoceno tardío. Trabajos recientes sobre microdesgaste dentario e isótopos estables permitieron conocer que esta especie tenía hábitos ramoneadores en áreas boscosas, sugiriendo la existencia de estos ambientes durante la génesis de la Formación Sopas (Pleistoceno Tardío). En esta contribución se presentan nuevos hallazgos de *N. recens* provenientes de esta Formación, en el departamento de Salto (norte de Uruguay). En la localidad Paso Buey Negro (Río Arapey Chico) fueron recuperados un calcáneo y un astrágalo derechos, y dos fragmentos mandibulares con p4-m2 derechos y m1-m3 (m3 en erupción) de un mismo individuo juvenil (FC DPV 3427); en el Arroyo Arerunguá, localidad Paso Potrero, se recolectó un astrágalo derecho (CPG 122-1); y en el Arroyo Sopas, una mandíbula prácticamente completa de un ejemplar juvenil, con dp2-dp4, y m1 en erupción izquierdos, y p1, dp2-dp4, y m1 en erupción derechos (MNHN 3186), un fragmento de rama mandibular derecha que preserva p3-m2 (CPG 93-2), y un M2 izquierdo (CPG 24-2). Estos materiales permiten ampliar el conocimiento morfológico de *N. recens* a nivel cráneo mandibular y postcraneal, incorporando datos de juveniles, así como extender su distribución a nuevas localidades de Uruguay (Paso Buey Negro y Paso Potrero).



Quito-Ecuador, miércoles 15 de junio del 2022

**Ana Clara Badin**  
En su despacho.

De mi consideración:

La investigación, gestión y desarrollo en Sudamérica relacionada a Paleontología se visibiliza a través de congresos Latinoamericanos, que se vienen realizando desde hace ya 38 años, siendo México, Brasil, Bolivia, Argentina, Perú y El Salvador los países que han organizado estos encuentros, dándose en febrero de 2019 el último X Congreso Latinoamericano de Paleontología, en San Salvador, durante la clausura de este congreso, se eligió a Ecuador como sede del XI Congreso Latinoamericano de Paleontología, el cual se realizará del 12 al 14 de julio de 2022, por intermedio de la Facultad de Ingeniería en Geología, Minas, Petróleos y Ambiental (FIGEMPA) de la Universidad Central del Ecuador.

En este contexto, su intervención como expositor en el XI Congreso Latinoamericano de Paleontología, Sesión Libre, es ACEPTADA, con el tema *Nuevos registros de Neobrachytherium ullumense (Litopterna, Proterotheriidae) en el Mioceno tardío de Uruguay y Argentina, e información actualizada sobre esta especie*, programada para el día 14 de julio de 2022, 10:00-10:15. de darse algún cambio en la fecha y hora, se comunicará de inmediato.

Le damos la bienvenida al XI Congreso Latinoamericano de Paleontología e invito muy cordialmente proceder con el registro de su pago, para lo cual se facilita los siguientes modos de pago, según la modalidad: Virtual

Por Western Union. A NOMBRE DE: Alejandro Daniel Pasmay (Contador CIGMIPA). CEDULA/IDENTIFICACIÓN CIUDADNÍA: 1724582661. PAÍS: Ecuador-Quito. TELEFONO: +539 0996793476, CORREO: [contabilidad@cigmipa.net](mailto:contabilidad@cigmipa.net)

**Dirección: Quito-Ecuador, Facultad de Ingeniería en Geología, Minas, Petróleos y Ambiental de la Universidad Central del Ecuador, Jerónimo Leiton y Av. La Gasca, Ciudadela Universitaria.**  
**Correo: [museo.figempa@uce.edu.ec](mailto:museo.figempa@uce.edu.ec); [decanato.figempa@uce.edu.ec](mailto:decanato.figempa@uce.edu.ec);**



Nuevos registros de *Neobrachytherium ullumense* Soria, 2001 (Litopterna, Proterotheriidae) en el Mioceno Tardío de Uruguay y Argentina, e información actualizada sobre esta especie

Badin, A. C. (1); Corona, A. (1); Schmidt, G. I. (2); Perea, D. (1); Ubilla, M. (1).

- (1) Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias (UdelaR). Iguá 4225, 11400, Montevideo Uruguay.  
anaclarabadin@gmail.com
- (2) Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CONICET-Prov. ER-UADER), 3105, Diamante, Entre Ríos, Argentina

Recientemente fue hallado en la colección del Museo Nacional de Historia Natural un m3 izquierdo (MNHN 3216) que se asigna a *Neobrachytherium ullumense*. Dicho espécimen proviene del balneario Arazatí (San José) donde aflora la Formación (Fm.) Camacho (Mioceno Tardío, Piso/Edad Huayqueriense) y es el primero de la especie para esta localidad.

De la misma Formación, pero procedente del balneario Kiyú (San José) un fragmento mandibular derecho con p3–m3 (depositado en la Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, FC DPV 3414) había sido determinado como *N. cf. ullumense*, pero aquí se confirma su determinación como *N. ullumense*. La revisión de los ejemplares argentinos publicados para la especie, a los que se suma un ejemplar inédito de San Juan (PVSJ 337), y la comparación con los nuevos ejemplares uruguayos pone de manifiesto similitudes y variaciones intraespecíficas, especialmente en el m3, resultando en la siguiente combinación de caracteres diagnósticos: 1) trigónido corto antero-posteriormente; 2) paracónido orientado hacia el metacónido, el único ejemplar que no lo presenta es FC DPV 3414; 3) serie p4–m3 con entocónido libre y ubicado distalmente en el talónido (PVSJ 135 y MLP 68-VIII-5-1), pudiendo estar muy cercano al hipolofúlido (PVSJ 337, MCNAM PV 3223, PVSJ 231, FC DPV 3414 y MNHN 3216); y 4) crístida oblicua cerrando a nivel del metacónido. De esta manera, se confirma la presencia de *N. ullumense* para el Mioceno tardío de Uruguay, especie registrada originalmente en las provincias argentinas de San Juan (Fm. Loma de las Tapias) y Buenos Aires (Fm. Arroyo Chasicó). Finalmente, se realizan enmiendas respecto a los números publicados de materiales de colección: el holotipo de *N. ullumense* (cráneo aplastado dorsoventralmente, con P3–M3 izquierdo y P2–M3 derechos) publicado como PVSJ 120 es en realidad el PVSJ 126; el ejemplar correspondiente a una porción mandibular derecha con las raíces posteriores del p4, raíces de los m1–m2 y m3 completo publicado como MLP 58-VIII-5-1 y asignado a *Neobrachytherium* sp., es en realidad el MLP 68-VIII-5-1, que aquí se considera como *N. ullumense*.

\*Contribución al Proyecto CSIC 2020\_168 (D. Perea) y proyecto de Maestría PEDECIBA Geociencias (A. C. Badin).



#### XXI Congress of the International Union for Quaternary Research

*Neolicaphrium recens* in the Late Pleistocene of Uruguay, new records and use of CAT in the study of young specimens

Badin, A.C. (1); Corona, A. (1) Ghizzoni, M. (2); Loggio, R. (3); Perea, D. (1); Ubilla, M. (1).

(1) Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas, Universidad de La República, Montevideo, Uruguay.

anaclarabadin@gmail.com

(2) Escuela Tecnológica Superior de Administración y Servicios, DGETP, Salto, Uruguay.

(3) Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay.

South America evolved as an isolated system for a long time during the Cenozoic, allowing the radiation of very diverse groups of native ungulates (SANUs). The Family Proterotheriidae (Litopterna, Panameriungulata) is one of those SANUs, recording the only single species *Neolicaphrium recens* in the Late Pleistocene. This taxon has shown a wide latitudinal distribution, from the center-north of Argentina, South of Brazil until southern Uruguay. In this contribution, we present new specimens of *N. recens* recently found in deposits of the Sopas Formation (Late Pleistocene, northern Uruguay) and discuss the usefulness of the computed tomography (CAT) as a powerful tool, helping in the descriptions and study of juvenile specimens. The new records consist of an almost complete mandible with left dp2-dp4 and m1 erupting and right p1, dp2-dp4, and m1

erupting (MNHN 3186); right calcaneus and astragalus, and two mandible fragments with right p3-m2 and left m1-m3 (m3 erupting) (FC-DPV 3427); a right mandible fragment with p3-m2 (CPG 93-2); a left M2 (CPG 24-2) and a right astragalus (CPG 122-1). The tomographies performed on the specimen FC-DPV 3427 revealed that it did not have any unerupted tooth inside the bone, but the remains are too fragmentary and have a really poor preservation. On the other hand, for the specimen MNHN 3186, studied under the same conditions, the tomography revealed that the m2 on both right and left sides are present inside the alveolus, very close to the surface, near eruption, and with no evidence of the presence of the m3, even having little space for its development. The obtained images are very convincing, allowing to determine the sequence and time (quite long) of dental eruption. Moreover, these specimens and techniques allow us to improve the morphological knowledge of *N. recens* at a craniomandibular (specially dental) and postcranial level, being very important the understanding of the ontogeny. *N. recens* is currently the native subject of several approaches in order to assess a complete set of information for the reconstruction of environments and climates during the Late Pleistocene at middle latitudes in South America.



### Nuevos registros de *Neobrachytherium ullumense* Soria, 2001 (Litopterna, Proterotheriidae) en el Mioceno tardío de Uruguay y Argentina, e información actualizada sobre esta especie

Badin, A.C. (1); Corona, A. (1); Schmidt, G. (2); Perea, D. (1); Ubilla, M. (1).  
anaclarabadin@gmail.com

(1) Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias (UdelaR), Iguá 4225, 11400, Montevideo Uruguay.  
(2) Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CONICET-Prov. ER-UADER), 3105, Diamante, Entre Ríos, Argentina

#### INTRODUCCIÓN

Los proterotéridos son una Familia de ungulados nativos extintos del Cenozoico de Sudamérica. Los mismos eran herbívoros de pequeña a mediana talla. Representados por 27 géneros.

#### RESULTADOS

San Juan  
A) Dique de Ullum  
B) Pdo. de Villarino  
C) Arcañi  
D) Kiyu  
Buenos Aires  
Mar del Plata  
Montevideo

Fm. Loma de las Tapias  
Edad: Chasicuense

A) PVSJ 337

Fm. Arroyo Chasicó  
Edad: Chasicuense

B) MLP 68-VIII-5-1

Laucha  
Edad: Chasicuense

D) FC-DPV 3414

Fm. Can  
Edad: H

C) MNHN 3216

| Caracteres del m3 |                                                               |        |   |   |   |   |        |        |   |
|-------------------|---------------------------------------------------------------|--------|---|---|---|---|--------|--------|---|
| Soria (2001)      | Paraconido orientado hacia el metaconido                      | X      | ? | X | X | X | X      | X      | X |
|                   | Trigonido corto                                               | X      | X | X | X | X | X      | X      | X |
|                   | Entocónido bunolide                                           | cónico | ? | X | X | X | cónico | cónico | X |
|                   | Entocónido libre                                              | X      | ? | X | X | X | X      | X      | X |
|                   | Cingulo lab y ling. marcados y continuos, poco sobresalientes | X      | X | X | X | X | X      | X      | X |
| Cerdeño (2003)    | Entocónido cercano al hipolofúlido                            |        |   | X | X |   | X      | X      | X |
| Schmidt (2015)    | Cristida oblicua cierra a nivel del metaconido                | ?      | X | X | X | X | X      | X      | X |
|                   | Tendencia a formar un tercer lóbulo marcada o leve            | X      |   |   |   |   | X      | X      | X |

Enmiendas:

MLP 68-VIII-5-1 → MLP 68-VIII-5-1      PVSJ 120 → PVSJ 126

#### DISCUSIÓN

Trigonido corto antero-posteriormente

Paraconido orientado hacia el metaconido

Cristida oblicua cerrando a nivel del metaconido

Serie p4-m3 con entocónido libre y ubicado distalmente en el talónido, pudiendo estar muy cercano al hipolofúlido

## Anexo 2

Lista de materiales comparativos examinados:

*Lambdaconus sinus* (Ameghino, 1897):

Holotipo MACN A-10718, fragmento mandibular derecho con m1; MACN A-52-198, fragmento maxilar derecho con P4-M3; MACN A-52-199, fragmento mandibular derecho e izquierdo; MACN A-5-801, fragmento maxilar izquierdo con P4-M3; MACN 18754, calco de fragmento mandibular derecho con p4-m3 (MNHN DES 159); MACN 18746, calco de fragmento mandibular izquierdo con p4-m2 (MNHN DES 158).

*Lambdaconus inaequifacies* (Ameghino, 1904):

Holotipo MACN A-52-200, M3 izquierdo; MACN A-52-201 M3 derecho; MACN A-52-202, m2? derecho.

*Lambdaconus lacerum* (Ameghino, 1902):

MACN A-52-246, fragmento maxilar izquierdo con P3-M3; MACN A-52-247, fragmento mandibular izquierdo con P3-M3; MACN A-52-250, premaxilar incompleto con incisivos y P1-P2 derecho; MACN 18727, calco de premaxilar derecho con P3-M3 (MNHN COL 109); MACN 18785, calco de mandíbula incompleta con p3-m3 derecho y p2-m3 izquierdo.

*Prolicaphrium specillatum* (Ameghino, 1902):

Holotipo MACN A-52-239, parte rostral del cráneo con P2-M3 izquierdo y P1-M3 derecho, y mandíbula con C-M3 derecho e izquierdo, MACN A-52-240, P3-M1 izquierdo; MACN A-52-241, porción sinfisaria mandibular con dp2 derecho y raíz de dp3, asociada a una porción mandibular con raíces de dp4?, m1 y m2 en erupción; MACN A-52-244, sínfisis mandibular con incisivo externo derecho, p2 derecho y p1-p3 izquierdo; MACN 18735, calco de maxilar derecho con M1-M3 (MNHN COL 118); MACN 18738, calco de fragmento mandibular izquierdo con m2-m3 (MNHN COL 119); MLP 67-III-3-2, fragmento mandibular derecho con porción posterior p4 y m1-m2.

*Paramacrauchenia scamnata* (Ameghino, 1902):

Lectotipo MACN A-52-253, M3 derecho; MACN A-52-255, fragmento mandibular derecho con p2-p4; MACN A-52-256, m3 derecho; MACN 11203, fragmento mandibular izquierdo con p2-m2 y porción anterior de m3; MACN 13681, porción media incompleta del cráneo de un individuo joven, con M2 derecho e izquierdo y m3 en erupción; MACN 14595, mandíbula izquierda con porción de p4 y m1, y m2-m3 completa; MACN 18736, calco de fragmento



mandibular izquierdo con p3-p4, m1 y m2-m3 incompletos, y fragmento mandibular derecho con p3-m1 y m2 incompletos.

*Paramacrauchenia inexpectata* (Soria, 2001):

Holotipo MACN A-52-254, M1 o M2 izquierdo; paralectotipo MACN 18740, calco de m3 derecho; MACN A-52-258, porción de maxilar con P1-P2 derecho y otra con P4-M1 izquierdo.

*Tetramerorhinus lucarius* (Ameghino, 1894):

Holotipo MACN A-3021, porción rostral del cráneo con P1-M2 derecho y P1-M3 izquierdo; MACN A 3058, cráneo incompleto con P1-M3 derecho y P1-P3 izquierdo; MACN A-5986, mandíbula derecha con sínfisis, incisivos externos, raíces de los internos, P1-M3 derechos, y fragmento mandibular izquierdo con p4-m3; MACN A-194-205, fragmento maxilar con P2-P4 derecho y P1-M3 izquierdo, M1 y M2 incompletos, porción anterior de la mandíbula con p2-p4 izquierdo, m1 y m3 incompletos, calcáneo incompleto, porciones proximal y distal del Mt II, falange 2 y falange ungueal del dedo II; MACN A-1847-50, calcáneo incompleto, partes proximal y distal del húmero izquierdo, parte distal del fémur derecho; MACN A-1851-54, cráneo incompleto con raíces de I derecho y P1-M3 derecho, porción mandibular, astrágalo derecho y falange del dedo III; MACN A-1859-60, cráneo incompleto con I, P1-M3 en ambos lados y mandíbula casi completa con alvéolos de incisivos internos, incisivos externos completos y p1-m3 en ambos lados; MACN A-2829-31, porción de maxilar con P3-M2 izquierdo y mandíbula completa con incisivos externos, p1-m3 izquierdo y p3-m3 derecho; MACN A-3009, porción palatina con P2 y M1 derechos incompletos y P2-M1 izquierdo, porción distal de tibia izquierda, radio y cúbito izquierdos, falanges II y III del dedo III, eje incompleto.

*Tetramerorhinus cingulatum* (Ameghino, 1891):

Holotipo MACN A-3065-66, porción de mandíbula derecha con p4-m1, m2 y m3 incompletos y fragmento mandibular izquierdo con m2-m3; MACN A-8666, cráneo casi completo con alvéolos de incisivos y P1-M3 en ambos lados; MACN A-8664-65, mandíbula casi completa con p3, p4-m3 derecho y p2-m3 izquierdo incompletos asociados con un M3 derecho en un trozo de maxilar; MACN A-5971, cráneo bastante completo con dentición.

*Tetramerorhinus cingulatum fleaglei* (Soria, 2001):

Holotipo MACN SC 129, fragmentos maxilares izquierdo y derecho asociados con P4-M2; MACN A 206, fragmento maxilar derecho con P4-M2.

*Tetramerorhinus mixtum* (Ameghino, 1894):

Holotipo MACN A-8970-98, cráneo casi completo con alvéolos de los incisivos y P1-M3 en ambos lados, mandíbula casi completa con alvéolos de los incisivos externos, raíces de c y p1-m3 en ambos lados, una vértebra dorsal, porción de pelvis, húmero derecho casi completo, cúbito, radio, tibia, peroné, fémur, astrágalo y calcáneo izquierdos articulados, metacarpo y magnum derechos articulados y astrágalo derecho; MACN A-8663, porción rostral del cráneo con alvéolos de incisivos y P1-M3 en ambos lados; MACN A-3068-69, porción mandibular derecha con p4-m3 e izquierda con m1-m3; MLP 12-297, porción de la mandíbula izquierda con dp4-m1-m2; MLP 26-IV-15-7, porción derecha del cráneo con P1-M3, P2 izquierdo asociado.

*Tetramerorhinus prosistens* (Ameghino, 1899):

Holotipo MACN A-11626, porción de maxilar con P4-M3 derecho, P3-P4 y M2-M3 izquierdos, porción de mandíbula derecha con p2-m3, fragmento mandibular izquierdo con p3-p4 y m3, m1 o m2 izquierdo incompleto; MACN A-11625, porción maxilar derecha con DP1-DP4 e izquierda con DP1-DP2, DP4 y M1; MLP 82-VI-3-2a, porción mandibular derecha con p3-m3, porción hemimandibular izquierda con p3-m2 y m3 incompleta, sínfisis con raíces de los incisivos externos y del incisivo interno derecho, incisivo interno izquierdo con corona incompleta.

*Thoatherium minusculum* (Ameghino, 1887):

MACN A-2995, porción de mandíbula izquierda con p3 casi completo y p4-m3 completo; MACN A-5974-78, porción del maxilar superior con P4-M1 derecho, P1-P2, P3-P4 izquierdo y porción posterior del cráneo; MACN A-2952, partes distales de cúbito y radio, astrágalo, calcáneo, huesos del carpo, porción proximal de Mt III y Mt II y IV, articulado, lado izquierdo; MACN A-2958-80, mandíbula con rama izquierda casi completa y parte de la derecha, con raíz de incisivo interno izquierdo, incisivo externo izquierdo completo y c-m3 e incisivo interno derecho y p1-p4, derecho M1 o M2 y otro izquierdo incompleto, dos falange I del dedo III, la mitad distal de un metápodo, la porción proximal de un monte, dos huesos del tarso y un astrágalo derecho; MACN A-2981-84, Monte III izquierdo, calcáneo, astrágalo y falange I del dedo III; MACN A- 2996, parte anterior del cráneo con P1-M3 en ambos lados; MACN A-2997-99, porción de maxilar con P4-M1 derecho y M2 incompleto, fragmento mandibular derecho con m1-m3 e izquierdo con p2-m3; MACN A-9043-64, paladar con P2-P3 izquierdo, P4 y M1-M3 incompletos, y P4-M1 y M2-M3 derechos incompletos, porción mandibular con p4-m3 izquierdo, fragmento mandibular con m1 derecho y m2; ambos calcáneo, astrágalo izquierdo, porción distal de húmero derecho, tibia derecha sin parte proximal articulada al astrágalo, huesos del tarso y Mt III articulados, Mc III izquierdo, Mc III

derecho, falange izquierda 1 del dedo III, metápodo lateral y porción distal del izquierdo radio; MACN A- 9080-81, cráneo casi completo con P1-M3 en ambos lados y mandíbula casi completa con incisivo externo y c-m3 en ambos lados; MLP 12-293, cráneo deformado con P3-M2 derecho y P4-M2 y M3 izquierdos en erupción.

*Diadiaphorus majusculus* (Ameghino, 1887):

Holotipo MLP 12-333, porción mandibular derecha con raíces de p4, talónido de m1 parcialmente conservado y m2-m3 completo; MLP 12-396, porción de paladar con P1-P3 derecho y P1-P2 izquierdo incompletos; MACN A-9200-08, cráneo y mandíbula casi completos con serie dental completa excepto incisivos superiores, ambas tibias, astrágalo izquierdo, Mt III y falange I del dedo III y atlas; MACN A-9118-35, cráneo con P1-M3 derecho y P2-M3 izquierdo, hemimandíbula izquierda con p3 y p4 incompleto, m1-m3, dos cuerpos de vértebras torácicas posteriores, epífisis proximal y mitad distal del húmero izquierdo, olécranon derecho, cúbito, porción proximal del radio derecho, porción distal de la tibia derecha, extremo distal del peroné derecho, metápodo II o IV, dos fragmentos de costilla, navicular izquierdo, cuboides izquierdo, magnum y escafoides derechos, cabeza articular del fémur y astrágalo izquierdo; MACN A-9137-38 cráneo casi completo con I-M3 en ambos lados y mandíbula casi completa con incisivos internos y externos, c-m3 derecho y p1-m3 izquierdo; MACN A-9174-80, cráneo incompleto con DP1-M1 en ambos lados, mitad distal de un húmero derecho, tibia derecha, rótula derecha, calcáneo derecho incompleto y porción proximal del fémur; MACN A-9181-97, cráneo casi completo con P2-M3 izquierdo, y P1-P2 derecho, P3-P4 sin su parte labial y M1-M3, mandíbula casi completa con p1-m3 izquierdo y p2-m3 derecho y tibia izquierda incompleta.

*Diadiaphorus eversus* (Ameghino, 1898):

Holotipo MACN A-5866, porción lingual de M1 o M2 derecha; MACN 13478, fragmento de premaxilar con incisivo incompleto.

*Diadiaphorus? caniadensis* (Kramarz y Bond, 2005):

Holotipo MACN PV SC 4241, fragmento mandibular derecho con p4 en erupción, m1-m2 y m3 en erupción; MACN Pv SC 4242, fragmento mandibular derecho con dp3 y porción de corona de p4.

*Anisolophus australis* (Burmeister, 1879):

Holotipo MACN 2417, porción incompleta de paladar con P2-M3 izquierdo, sin partes labiales y vestigios de P2-P4 derecho; MACN A-8669, mandíbula derecha con parte de p2,

p3-m3 y parte de la raíz del incisivo; MACN A-1861, mandíbula derecha con p4, m1 y m3 incompletos; MACN A-3107, porción del maxilar derecho con M1-M3.

*Anisolophus floweri* (Ameghino, 1887):

MACN A-5970, porción de la rama mandibular derecha con alvéolos de c y p1-p3 y p4-m3; MACN A-9003-12, porción del maxilar con P4-M3 izquierdo, porción mandibular con p4, m1, m2 y m3 incompletos, epífisis distal del fémur, mitad distal de la tibia izquierda, porción distal de la tibia derecha, húmero distal derecho, parte proximal del radio derecho, calcáneo izquierdo, ambos astrágalo, las cuatro falanges I de los dedos III, Mf III izquierdo completo, mitad distal de metápodo; MACN A-3124, porción mandibular con p4-m3 izquierdo; MACN A-8999, cráneo incompleto con DP1-DP4 y M1-M2 izquierdos, raíces de DP4 derecho, M1 y M2 incompletos del mismo lado; MACN A-10315, porción de mandíbula derecha con el incisivo externo, raíz del canino, p1-m3 completo, y p3, m1 y m2 izquierdo.

*Anisolophus minusculus* (Roth, 1899):

MACN A-3032, fragmento de mandíbula izquierda con m1-m3; MACN A-3122-23, porción mandibular derecha con p3-m3 y otra izquierda con m2-m3; MACN A-8658, fragmento mandibular con raíces de incisivos, canino derecho, p1 derecho incompleto y p2-m1 del mismo lado, y p2-p4 izquierdo; MACN A-9026-35, premaxilar y maxilar derechos con P1-M3, fragmento de maxilar izquierdo con P3-P4, ambos lados de la mandíbula, derecho con el incisivo externo y p1-m3 e izquierdo con alvéolos de los incisivos internos y externos del canino y p1, p2-m3, porción diafisaria del cúbito izquierdo, mitad proximal del radio izquierdo, porción proximal del Mc III izquierdo, falange 1 del dedo III, astrágalo y calcáneo izquierdos y porción proximal del Mt III derecho; MACN A-10316, porción mandibular derecha con parte posterior de p2 y p3-m3.

*Neobrachytherium ullumense* (Soria, 2001):

PVSJ 135, fragmento mandibular izquierdo con p4 y m3; PVSJ 231, fragmento mandibular derecho con m3 parcial; MCNAM-PV 3222, maxilar izquierdo parcial con P4 (incompleto) y M1-M3; MCNAM-PV 3223, fragmento mandibular izquierdo con m2-m3; MCNAM 3224, falange incompleta; MCNAM 3225, vértebra cervical; MMH-CH-83-3-65, fragmento mandibular derecho con porción lingual de m1 o m2.

*Neobrachytherium ameghinoi* (Soria, 2001):

Holotipo MACN-A 14308, porción de mandíbula derecha con p4-m3; MACN-A 4748, porción de la mandíbula izquierda con m1-m3; MACN-PV 9150, M1 y M2 derechos; MLP 12-102, porción de la mandíbula izquierda con p4-m3; MACN A-1401, M1 o M2 derechos (calco); MACN 4413, M3 izquierdo (calco).

*Neobrachytherium intermedium* (Moreno and Mercerat, 1891):

Holotipo MLP 12-316, porción mandibular derecha con m2 y m3 en erupción; MACN 8429, porción de paladar con P3-M1 izquierdo sin parte labial, P1-P2 y P3-M1 sin parte labial; MACN 8430, porción del maxilar con M3 derecho, porción distal de tibia y peroné articulada con astrágalo y calcáneo, huesos del tarso, Mt III y restos de Mt II y IV, porción proximal de la primera falange del dedo III; PVL 3151, porción maxilar derecha con P4-M3; FMNH P 14500, mandíbula casi completa con incisivo externo derecho, p2-m3, e izquierdo con incisivo externo, c-p2, p3 incompleto, p4, m1 incompleto, m2 y m3 incompleto.

*Neobrachytherium morenoi* (Rovereto, 1914):

Holotipo MACN-PV 8428, cráneo incompleto con P2 izquierdo, P4-M2 y M1-M2 derecho; MACN 8431, porción anterior de la mandíbula con p2-m1 derecho y p1 izquierdo y p2 incompleto; PVL 3196, dp4, m1? izquierdo, dp3-dp4 y fragmento de cráneo posterior.

*Thoatheriopsis mendocensis* (Soria, 2001):

Holotipo MLP 81-XI-28-1, porción del maxilar derecho con P1-P3, P4, M1 incompletos, M2 y M3 incompletos; izquierda P1-P4.

*Proterotherium cervioides* (Ameghino, 1883):

Holotipo MLP 69-XII-2-9, fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2 y M3 en erupción; MACN 2631, fragmento mandibular con dp4 izquierdo; MACN 4202 astrágalo izquierdo.

*Epecuenia thoatheroides* (Cabrera, 1939):

Holotipo MLP 37-III-7-12, Mt III asociado con la porción proximal del Mt IV, astrágalo izquierdo, calcáneo derecho, partes del tarso derecho y porción proximal del Mt III derecho; MLP 37-III-7-4, porción mandibular con p3 izquierda y astrágalo derecho.

*Epitherium laternarium* (Ameghino, 1888b):

Lectotipo MANC A-210, porción del maxilar con M1-M2 derecha; MACN A-211, m1 o m2 derecho; MACN A-212-13, diáfisis de la tibia, epífisis distal del peroné, calcáneo incompleto,

astrágalo, cuboides, navicular, ectocuneiforme, mesocuneiforme y parte proximal del Mt III, todos en el lado derecho; MACN 8001, cráneo casi completo con dentición; MACN 8003, porción mandibular izquierda con p3-m3.

*Diplasiotherium robustum* (Rovereto, 1914):

Holotipo MACN 7985, porción de mandíbula izquierda con parte de sínfisis con c-m2 derecha y parte de m3, p1-m3.

*Eoauchenia primitiva* (Ameghino, 1888a):

Holotipo MLP 12-2401, astrágalo, porción distal del húmero, porción distal de un metápodo y falange del dedo III, porciones proximales del cúbito y radio; MACN 7858, porción de premaxilar con incisivo; MACN 8002, porción de cráneo con P1-M3 derecho y P2-M3 izquierdo asociados con un Mt III izquierdo; MACN 8004, fragmento de cráneo con P2-P4 derechos, sin partes linguales y M2 incompleto.

*Neolicaphrium recens* (Frenguelli, 1921):

Holotipo MLP 34-V-22-12, porción de mandíbula izquierda con alvéolos posteriores de p2 y p3-m3; FC-DPV 776, mandíbula incompleta con p2-m2 izquierdo y p3-m3 derecho; MACN-S 92, cráneo incompleto con incisivos, P2-P3 y M1-M3 izquierdos, P2-M1 derecho y M2-3 incompleto; FC-DPV 749, fragmento de maxilar derecho con M2-M3; MHD-P 509, fragmento maxilar con P4-M3 derecho e izquierdo; MACN-PV 16603b, M3 derecho.

*Neolicaphrium major* (Soria, 2001):

Holotipo MLP 52-X-5-94, porción de rama mandibular izquierda con p1 en erupción, Dp2-Dp4, m1 y m2 en erupción.

*Brachytherium cuspidatum* (Ameghino, 1883):

Holotipo MLP 69-XII-2-4, porción de mandíbula derecha con dp2-dp4 y m1 en erupción; MACN 14303, porción del maxilar derecho con M2-M3.

*Picturotherium migueli* (Kramarz and Bond, 2005):

MACN Pv SC4110, fragmento de maxilar derecho con M1 y parte de M2, fragmento de maxilar izquierdo con P2-M1, M2 y M3 derecho aislados; MACN Pv SC119a-d, m3 derecho, fragmento mandibular izquierdo con m2-m3, P1 derecho y P2 derecho respectivamente.

*Uruguayodon alius* (Corona et al., 2019):

Holotipo FC-DPV 267, mandíbula derecha con p1-m3, apófisis coronoides y cóndilo conservados. Siete vértebras cervicales, 10 vértebras dorsales, tibia izquierda y fragmentos pélvicos; paratipo FC-DPV 268, fragmento de mandíbula derecha con p3 parcial, p4-m1 y m2 parcial.

*Pseudobrachytherium breve* (Corona et al., 2020):

Holotipo FC-DPV 2730, cráneo casi completo con incisivos y series P1-M3 derecha e izquierda.

## Bibliografía Anexo 2

- Ameghino F** (1883) Sobre una colección de mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes (Argentina). *Ameghiniana* 11:295-311
- 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** (1888a) 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** (1888b) Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. P. E. Coni, Buenos Aires pp 17
- Ameghino F** (1891) 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** (1894) Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. Imp. de P. E. Coni é hijos.
- Ameghino F** (1897) Mamíferos cretáceos de la Argentina. Segunda contribución al conocimiento de la fauna mastológica de las capas con restos *Pyrotherium*. *Boletín Instituto Geográfico Argentina* 18:406-429, 431-521
- Ameghino F** (1899) Sinópsis geológico-paleontológica. Suplemento (Adiciones y correcciones). La Plata, pp. 1-13
- Ameghino F** (1902) Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Colpodon. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17:71-140
- Ameghino F** (1904) Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés An. Mus. Nac. Buenos Aires 9:1-541

- Burmeister H, Maupas E, Daireaux E** (1879) Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivant et éteints) P. E. Coni, Buenos Aires. 555 pp
- Cabrera A** (1939) Los géneros de la familia Typotheriidae. Physis, Buenos Aires 14:359-372
- Corona A, Perea D, Ubilla M** (2019) A new genus of Poterotheriinae (Mammalia, Litopterna) from the Pleistocene of Uruguay. J of Vertebr Paleontol.  
<https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1567523>
- Corona A, Badín AC, Perea D, Ubilla M, Schmidt GI** (2020) A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) in the Late Miocene of Uruguay. J S Am Earth Sci 102.  
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102646>
- Frenguelli J** (1921) Sobre un proterotérico del Pampeano superior de Córdoba. Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba 7:7-23
- Hoffstetter R, Soria MF** (1986) Neodolodus colombianus gen. et sp. nov., un nouveau Condylarthre (Mammalia) dans le Miocene de Colombie. Comptes Rendus de la Académie de Sciences, Paris, 303, série II, 17:1619-1622
- Kramarz AG, Bond M** (2005). Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia. Ameghiniana, 42:611-625
- Moreno FP, Mercerat A** (1891) Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: paleontología. 1. Rev Mus La Plata 1:222-236
- Roth S** (1899) Aviso preliminar sobre mamíferos mesozoicos encontrados en Patagonia Rev. Mus. La Plata 9:141-197
- Rovereto C** (1914) Los estratos araucanos y sus fósiles. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires 25:1-250
- Soria MF** (2001) Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 1:1-167