

Un nuevo Trachytheriinae (Mammalia, †Notoungulata) del Deseadense (Oligoceno tardío) de Patagonia, Argentina: implicancias en la filogenia, biogeografía y bioestratigrafía de los Mesotheriidae

Marcelo A. Reguero

Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata,
Paseo del Bosque s/n, 1900, La Plata, Argentina
regui@museo.fcnym.unlp.edu.ar

Paula V. Castro

Subsecretaría de Cultura, Ministerio de Gobierno, Trabajo y Justicia,
Roberto Jones 572, 9103 Rawson, Argentina
cultura@chubut.gov.ar

RESUMEN

Una mandíbula incompleta de un Trachytheriinae de Edad deseadense recolectada por Carlos Ameghino en Cabeza Blanca, Provincia de Chubut, Argentina, es asignada a *Anatrachytherus soriai* gen et sp. nov. Florentino Ameghino la ilustró, refiriéndola a *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, un taxón característico de la Edad deseadense (Oligoceno tardío) de Argentina y Bolivia. Algunas características de *A. soriai*, e.g., cuerpo mandibular más corto, i1-2 poco procumbentes, fórmula dentaria más completa, corto diastema entre i2 y canino y m3 más corto que el m2, sugieren que se trata de un taxón más primitivo que *T. spegazzinianus*. El análisis filogenético sobre la base de 39 caracteres craneanos y dentarios sustenta la monofilia de esta especie, con una sola sinapomorfía, y una relación próxima de grupo hermano con *Trachytherus*. El análisis de parsimonia también sugiere que Mesotheriidae es el clado que contiene el ancestro común más reciente con *Trachytherus? mendocensis*, *Anatrachytherus* y *Trachytherus* y todos sus descendientes incluyendo a Mesotheriinae. La ausencia de mesotéridos en las SALMAs ('South American Land Mammal Age') Colhuehuapense y Santacrucense en Patagonia y las relaciones estratigráficas y filogenéticas de los Mesotheriinae, sugieren que el Altiplano chileno y boliviano habría actuado biogeográficamente como centro de origen y dispersión de los Mesotheriinae (clado hipselodonte). *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino posee uno de los más completos registros estratigráficos en Bolivia y Argentina. El paracrón de esta especie se define entre 27,6 (Pico Truncado, Argentina) y 24,8 Ma (Salla, Bolivia). Por lo tanto, es recomendable el uso de este taxón para caracterizar la fauna del Oligoceno asignada a la Edad deseadense en Patagonia y Bolivia.

Palabras claves: Mesotheriidae, Sistemática, Oligoceno tardío, Edad deseadense, Patagonia, Bioestratigrafía, Análisis filogenético, Argentina.

ABSTRACT

A new Trachytheriinae (Mammalia, †Notoungulata) from the Deseadan (Late Oligocene) of Patagonia, Argentina: phylogeny, biogeography, and biostratigraphy of the Mesotheriidae Family. An incomplete mandible of Trachytheriinae collected by Carlos Ameghino in Cabeza Blanca, Chubut Province, Argentina, is regarded here as *Anatrachytherus soriai* gen. et sp. nov. of Deseadan age. It was previously referred by Florentino Ameghino as *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, a taxon characteristic of Deseadan Age (Late Oligocene) of Argentina and Bolivia. This new taxon is more primitive than the Deseadan species *T. spegazzinianus* in the following characters: shortened mandibular body; i1-2 less procumbent, more complete dental formula; short diastema between i2 and canine, and m3

shorter than m2. A phylogenetic analysis based on 39 cranial and dental characters supports monophyly of this species, with only one synapomorphy, and a close sister group relationship with *Trachytherus*. The parsimony analysis also suggests the monophyly of the Mesotheriidae, which is here defined as the clade containing the most recent common ancestor of *Trachytherus? mendocensis*, *Anatrachytherus* and *Trachytherus* and all of its descendants including Mesotheriinae. The absence of mesotheriids during the Colhuehuapian and Santacrucian SALMAs (South American land Mammal Age) in Patagonia, the stratigraphic and phylogenetic relationships of the Mesotheriidae suggest that the Altiplano of Chile and Bolivia may have served as a biogeographic center of origin and dispersal for Mesotheriinae (hypsodont clade). Here the authors define the paraxon of *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, the sister species of *A. soriai*, between 27,6 (Pico Truncado, Argentina) and 24,8 Ma (Salla, Bolivia); and consequently it is recommended the use of this species to characterize the Oligocene fauna assigned to the Deseadan SALMA in Patagonia and Bolivia.

Keywords: Mesotheriidae, Systematic, Late Oligocene, Deseadan age, Patagonia, Biostratigraphy, Phylogenetic analysis, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Los Trachytheriinae son notoungulados mesotéridos de tamaño mediano, similar al de un cordero, con un peso estimado de aproximadamente 60 kg (Sydow, 1988). Se consideran herbívoros pacedores por la gran altura de sus molariformes y la espesa capa de cemento que cubre los mismos. Una sola sinapomorfía define a esta subfamilia: nasales imbricados solamente en los premaxilares y maxilares (Reguero, 1999). La distribución cronológica de los Trachytheriinae es Edad divisadense-Edad deseadense.

Ameghino (1897) describió e ilustró una mandíbula con la dentadura completa (Fig. 2A), proveniente de Cabeza Blanca, Provincia de Chubut, Argentina, y la asignó a *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, la única especie de Trachytheriinae reconocida para el Deseadense de Patagonia (Patterson, 1934a; Reguero y Escribano, 1996). La ilustración de esta mandíbula realizada por Ameghino está bastante idealizada. Sin embargo, sobre la base de datos históricos proporcionados por el paleontólogo del MACN Miguel F. Soria[†] en 1990 y de la morfología dentaria, se ha podido establecer que Ameghino se basó, para dibujar esta mandíbula, en el espécimen MACN A52-490. Se trata de un adulto con la serie dentaria completa y con un desgaste avanzado, evidenciado por la presencia de una fosétida central, redondeada en los premolares. La serie inferior de los adultos de *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino tiene la fórmula dentaria reducida, faltando el canino y el primer premolar, y la presencia de un gran diastema entre el i3 y el p2 (Reguero y Escribano, 1996). El MACN A52-490 posee los i1-2, canino y los premolares, faltando solamente el i3. El MACN A52-490 es diferente también en la procumbencia de la sínfisis

mandibular que es menor a la de *T. spegazzinianus* Ameghino.

La localidad del hallazgo, Cabeza Blanca, está situada en la Provincia de Chubut (Fig. 1) y fue descubierta por Carlos Ameghino en 1896. La mayoría de las especies de mamíferos deseadenses descritas por Florentino Ameghino en 1897, como así también las que publicó en 1901 y 1902, provienen de esta localidad. Los sedimentos portadores han sido referidos a la Formación Sarmiento (Feruglio, 1949; Mazzoni, 1985).

La presente contribución tiene como objetivos: 1) dar a conocer un nuevo género y especie de Trachytheriinae del Deseadense de Patagonia; 2) ubicar filogenéticamente este nuevo taxón dentro de los Trachytheriinae; 3) revisar las relaciones filogenéticas del resto de los Mesotheriidae; 4) analizar la biogeografía de los Mesotheriidae y 5) discutir el significado bioestratigráfico de la especie *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino.

Abreviaturas utilizadas. AMNH: 'American Museum of Natural History', Nueva York, EEUU; FMNH: 'Field Museum of Natural History', Chicago, EEUU; MNHN: 'Muséum National de Histoire Naturelle de Paris', Francia; MNHN-BOL: Museo Nacional de Historia Natural de La Paz, Bolivia; MACN: Museo de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Buenos Aires, Argentina; MLP: Museo de La Plata, La Plata, Argentina; UF: 'Florida Museum of Natural History', Universidad de Florida, Gainesville, EEUU.

Otras: CI: Índice de Consistencia, I/C/P/M: serie ~~dentaria superior, i/c/p/m: serie dentaria inferior~~; número de pasos; LSD: 'Lower Stratigraphic Datum'; OKR: 'Oldest Known Record'; RI: Índice de Retención; SALMA: 'South American Land Mammal Age', YKR: 'Youngest Known Record'.

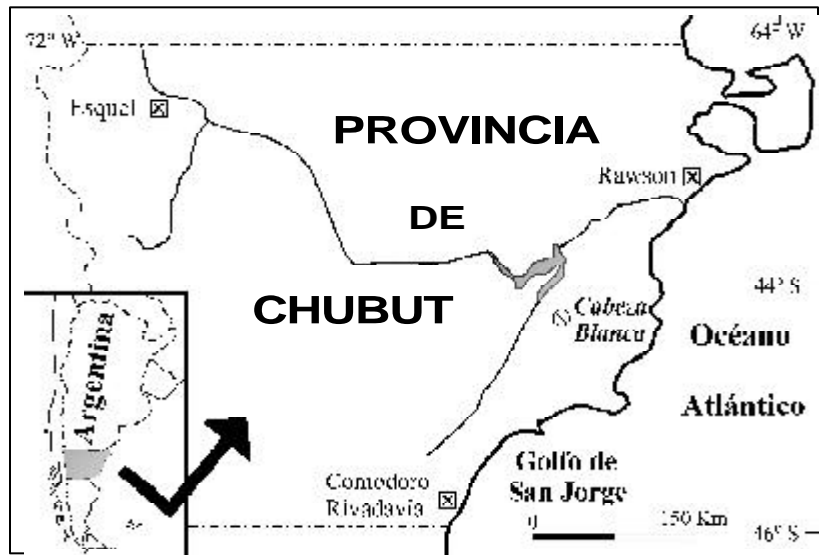


FIG. 1. Mapa de ubicación de la localidad de Cabeza Blanca, Provincia de Chubut, Argentina.

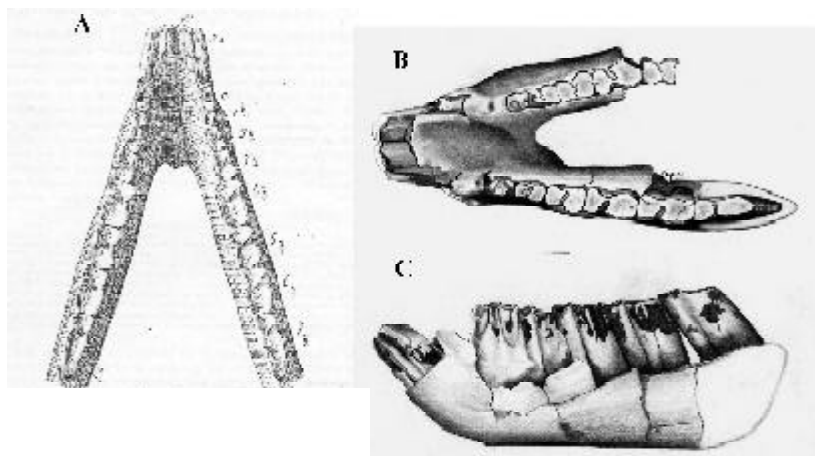


FIG. 2. **A** Reconstrucción idealizada de *Anatrachytherus soriai* gen. et sp. nov. (originalmente asignada a *Trachytherus spegazzianus* Ameghino) realizada por Florentino Ameghino (1897, Fig. 13). **B**. *Anatrachytherus soriai* (holotipo, MACN A52-490), vista oclusal. **C**. *Anatrachytherus soriai* (holotipo, MACN A52-490), vista lateral izquierda. Escala: 1 cm.

MATERIALES Y MÉTODOS

La serie molar superior de los Trachytheriinae posee dientes con coronas altas, arqueados, y están cubiertos por una gruesa capa de cemento y forman un prisma que aumenta de volumen hacia la base. Los molares son hipsodontes o protohipsodontes (Mones, 1982) ya que en la mayor parte de la vida del adulto poseen la base abierta y creci-

miento continuo. En los estadios más seniles los molares desarrollan pequeñas raíces. El característico pliegue de esmalte lingual bifurcado (Fig. 3) que muestran estos molares superiores en su cara oclusal, se pierde con el desgaste (primero sucede en el M1) que denota que son dientes protohipsodontes (Patterson, 1934a y b). Sydow (1988)

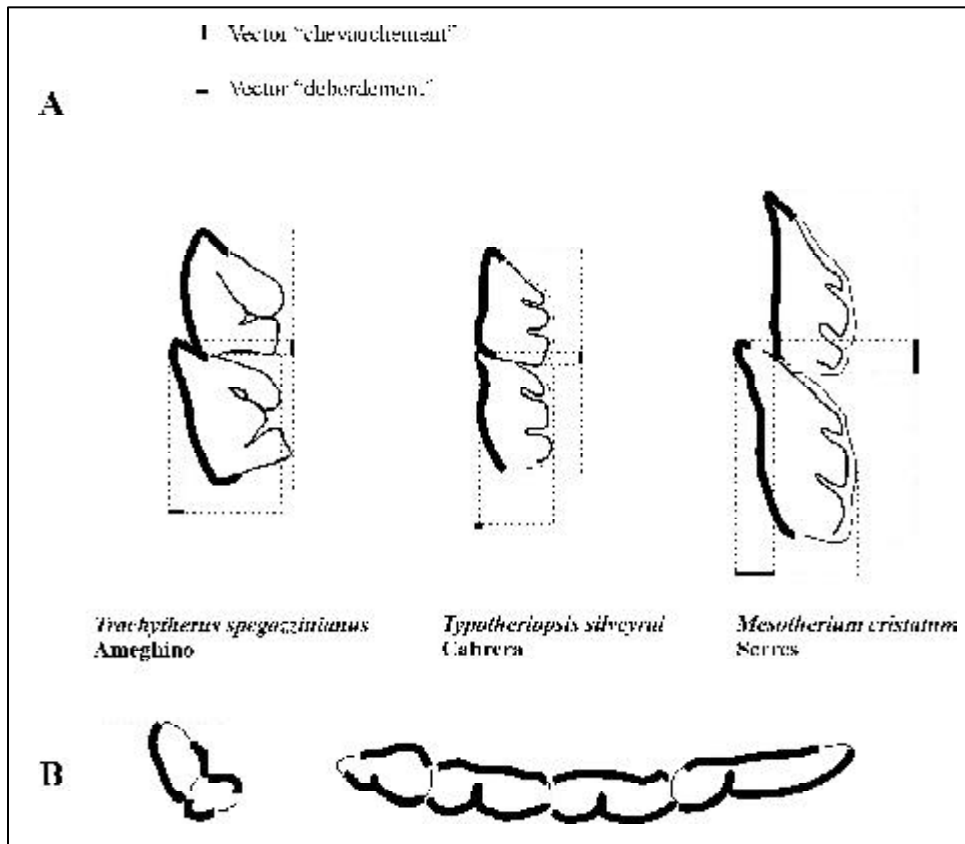


FIG. 3. Morfología dentaria de los Mesotheriidae. A. Molares superiores e imbricación dentaria (modificado de Villarroel *et al.*, 1974a). B. Incisivos y serie molariforme izquierdos de Mesotheriinae (*Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, *Typotheriopsis silveyraei* Cabrera y *Mesotherium cristatum* Serres). Escala: 1 cm.

corroboró este proceso seccionando en varias alturas de un molar superior. Por el contrario, en los molariformes hipselodontes o euhipsodontes de los Mesotheriinae se observa que la bifurcación en forma de Y se conserva solamente en los primeros estadios del crecimiento (el lóbulo mediano está encerrado por los lóbulos anterior y posterior), con el desgaste se transforma en dos surcos bien diferenciados paralelos o subparalelos que delimitan tres lóbulos (el mediano generalmente es el mayor en el adulto) (Fig. 3).

El desarrollo y la evolución de los dientes de coronas altas de los Trachytheriinae pueden ser

explicados por un proceso heterocrónico, la peramorfosis, que consiste en el retardo del cierre de las raíces (Shockey, 1997). La peramorfosis en los Trachytheriinae se observa en el crecimiento de la corona y en la demora en que el diente cierra sus raíces (hipermorfosis).

Algunos rasgos evolutivos empleados en el análisis filogenético como la morfología e imbricación dentarias se muestran en la figura 3. La geología y estratigrafía de Cabeza Blanca están descritas en Reguero y Escribano (1966). El desarrollo metodológico del análisis filogenético se discute en la sección del análisis filogenético.

DESCRIPCIONES SISTEMÁTICAS

Orden Notoungulata Roth, 1903
Familia Mesotheriidae Alston, 1876
Subfamilia Trachytheriinae Simpson, 1945
 (= 'Trachytheridae' Ameghino, 1894)

Género *Anatrachytherus* gen. nov.

1897 *Eutrachytherus* Ameghino, 427-428, *nomen illegit. pro Trachytherus*.

1897 *Proedrium* Ameghino: 429, *lapsus pro Proedrium*

1899 *Ameghinotherium* Podestá, 1-8

1901 *Coresodon* Ameghino, 374 (*partim*)

1904 *Isoproedrium* Ameghino, 171, *nomen illegit. pro Proedrium*

Especie tipo: *Anatrachytherus soriai* Reguero y Castro, este trabajo.

Distribución geográfica y cronológica: Argentina (Patagonia). Deseadense (Oligoceno Tardío).

Derivatio nominis: ana, del griego 'αν<ν', hacia, en dirección a.

Diagnosis: traquiterino de tamaño intermedio entre *Trachytherus? mendocensis* Simpson y Monoprio y *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino. Fórmula dentaria más completa, I ?/2 C ?/1 P ?/4 M ?/3, que la de *Trachytherus* (I 3/2 C 0/0 P 3/3 M 3/3). Relación m2/m3 ca. 1. Mandíbula más corta y sínfisis menos procumbente que la de *Trachytherus*.

Observaciones: Simpson (1945) reconoció dos géneros de Trachytheriinae en el Deseadense de Patagonia: *Trachytherus* Ameghino, 1889 y '*Proedrium*' Ameghino, 1895, el primero procedente de Cabeza Blanca y el segundo de La Flecha, Provincia de Santa Cruz. Del último género sólo se conocen restos muy fragmentarios y su validez es cuestionable ya que no hay caracteres diagnósticos que permitan diferenciarlo de *Trachytherus*. En esta revisión, y de acuerdo con lo establecido por Patterson (1934a) y Reguero y Escribano (1996), se considera a '*Proedrium*' congénico con *Trachytherus* y, por lo tanto, sus nombres son sinónimos.

En este trabajo se reconocen tres especies de *Trachytherus*: *T. spegazzinianus* Ameghino 1889, registrada en el Deseadense de Patagonia y Bolivia; *T. subandinus* Villarroel, Sempere y Marshall, 1994 registrada en el noreste de la Serranía de

Mosetenes, Cochabamba, Bolivia (Villarroel *et al.*, 1994); y *T. curuzucuatensis* (Podestá, 1899) de la Formación Fray Bentos (Oligoceno tardío) de la Provincia de Corrientes (Reguero, 1993). Una cuarta especie registrada en los 'Estratos de Salla', aún no nominada, ha sido mencionada por varios autores (Sydow, 1988; Shockey, 1997), pero su status genérico dependerá de los resultados de un estudio comparativo futuro.

Representantes de la subfamilia Trachytheriinae son conocidos en Argentina y en Bolivia. En Argentina, la familia está mejor representada en el Deseadense de Patagonia. Sin embargo, hay registros extrapatagónicos en las provincias de Mendoza y Corrientes como el traquiterino de la Formación Divisadero Largo en Mendoza, *Trachytherus? mendocensis* Simpson y Minoprio, 1949, de tamaño pequeño y la morfología dentaria, e.g., premolares superiores no molariformes, molares superiores no imbricados, sugiere que es menos hipsodonte que *Trachytherus*. Reguero (1994a, 1999) ubicó a esta especie en un género nuevo con registro exclusivo en la fauna de Divisadero Largo. Su validación formal de nuevo género está sujeta a un estudio en progreso. La edad de los horizontes portadores de esta fauna es controversial, y no hay datos geocronológicos. La Formación Divisadero Largo puede tener una edad eocena superior (Flynn y Swisher, 1995; Flynn *et al.*, 2003).

'*Ameghinotherium*' *curuzucuatense* Podestá 1899 es un traquiterino que proviene de Curuzú Cuatiá en la Provincia de Corrientes. Los sedimentos portadores han sido asignados a la Formación Fray Bentos. Reguero (1993, 1999), sobre la base de la morfología dentaria, consideró a '*Ameghinotherium*' cóngenerico con *Trachytherus*; no obstante, ciertos rasgos del cráneo y la dentadura, e.g., molares más hipsodontes, sugieren una distinción específica (Reguero, 1993). Bond *et al.* (1998) describieron un fragmento mandibular con dientes (PZ-Ctes 3776) y lo refirieron a un Trachytheriinae indeterminado. En tamaño y morfología dentaria es

muy similar a *Trachytherus*, por lo que en este trabajo se considera como muy probable que este resto pertenezca a *Trachytherus curuzucuatense* (Podestá). La fauna de la Formación Fray Bentos ha sido asignada a la Edad deseadense (Bond *et al.*, 1998) y tiene una composición faunística más semejante a la fauna de Salla que a la de Patagonia (Reguero *et al.*, 2003a).

En sedimentos de la Formación Agua de la Piedra en Quebrada Fiera, Departamento de Malarhue, Mendoza se ha hallado un fragmento de maxilar con un molar (M1? izquierdo, MLP79-XII-18-47) que ha sido referido a un Trachytheriinae, y con ciertas dudas al género *Trachytherus* (Reguero, 1999). No obstante lo poco diagnóstico del material, la morfología general de este diente está indicando la presencia en la Formación Agua de la Piedra de un Trachytheriinae bastante avanzado por su hipsodoncia y de un tamaño menor al de *Trachytherus*. La fauna de Quebrada Fiera es considerada de edad deseadense (Gorroño *et al.*, 1979).

En Patagonia se conocen registros de traquiterinos más antiguos que los deseadenses. En Rocas Bayas, Maquinchao, en la Provincia de Río Negro se han hallado restos del poscráneo de un individuo (MLP 83-I-12-1, 3, 5 y 6) que pertenecen a un traquiterino de tamaño pequeño, intermedio entre *Trachytherus? mendocensis* Simpson y Minoprio y *Anatrachytherus soriai* gen. et sp. nov. A la fauna de Rocas Bayas se le ha asignado una Edad

tinguiririquense (Oligoceno temprano, Hitz *et al.*, 2000; Croft *et al.*, 2003; Flynn *et al.*, 2003; Reguero *et al.*, 2003b). Este traquiterino, junto con *Trachytherus? mendocensis*, representan los registros más antiguos de la familia Mesotheriidae.

La distribución geográfica de los Trachytheriinae se resume en la tabla 1.

Anatrachytherus soriai sp. nov.

(Figs. 2b y c)

1889 *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, Figs. 1-8 (*partim*).

1897 *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 26, Fig. 13.

Holotipo: MACN A52-490, mandíbula incompleta con los i1-2, alvéolo del p1 y los p2-m2 (serie derecha); i1-2, alvéolo del p1 y los p2-m3 (serie izquierda) (Ameghino, 1897: 26, Fig. 13).

Hipodigma: el holotipo solamente.

Procedencia geográfica: Cabeza Blanca (45° 13,55'S; 67°28,07'W), Estancia Venter, Departamento Escalante, Provincia de Chubut (Fig. 1).

Procedencia estratigráfica: Formación Sarmiento, Miembro Puesto Almendra. Edad deseadense (Oligoceno tardío).

Derivatio nominis: dedicado a Miguel Fernando Soria (h)[†], paleontólogo, colega y amigo.

Diagnosis: la del género por monotipia.

TABLA 1. ESPECIES DE MESOTHERIIDAE TRACHYTERIINAE REGISTRADAS EN EL DIVISADERENSE Y DESEADENSE Y SU DISTRIBUCIÓN EN LAS DIFERENTES LOCALIDADES FOSILÍFERAS DE AMÉRICA DEL SUR.

Especies	Localidades														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Trachytherus spegazzinianus</i>	X	-	?	X	X	X	X	X	?	-	-	-	X	-	X
<i>Anatrachytherus soriai</i>	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachytherus curuzucuatense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Trachytherus subandinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Trachytherus</i> sp. nov.	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachytherus? mendocensis</i>	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

A= Tinguiririquense, D= Deseadense, Dv= Divisaderense /X= Presencia; ?= Probable presencia

Localidades: 1. Gran Barranca (D); 2. Divisadero Largo (Dv); 3. Rocas Bayas (A); 4. Cabeza Blanca (D); 5. La Flecha (D); 6. Pico Truncado (D); 7. El Pajarito (D); 8. Salla (D). Lacayani (D); 9. Quebrada Fiera (D); 10. Laguna Los Machos (D); 11. Río Pluma (D); 12. Scarritt Pocket (D); 13. Las Cascadas (D); 14. Corrientes (D); 15. Punta Nava (D).

Descripción: de *Anatrachytherus soriai* sp. nov. sólo se conoce la serie inferior y el cuerpo mandibular con la región sinfisaria mal preservada. El i1 es muy semejante al de *T. spegazzinianus* y está cubierto por una gruesa capa de cemento y su implantación es poco procumbente. En la cara lingual se observa un surco amplio y poco profundo que recorre todo el largo del diente. Este surco le confiere a la cara oclusal una sección arrañada. El desgaste que se observa en este diente permite observar que el esmalte es continuo en la porción más alta del diente, para luego interrumpirse dejando una banda de dentina de anchura creciente hacia abajo en la porción intraalveolar. La base del diente es abierta. El i2 posee menos desgaste y la superficie coronaria es mucho más estrecha que la del i1 y el borde es biselado. El esmalte es discontinuo en la porción más inferior del diente. Al igual que el i1 está cubierto de una capa de cemento. Es más procumbente que el i1. Posteriormente al i2 hay un diastema corto y divergente y luego viene el alvéolo del p1; la forma del alvéolo permite deducir que este diente era birradicado. A continuación y sin mediar espacio, se encuentra el p2 que es un diente pequeño, no molariforme y simple, con una sola raíz. La corona del p2 es muy primitiva, posee una cúspide central del lado labial y dos pequeños cíngulos, de posición basal y lingual que coalescen en la base de esta cúspide. El esmalte cubre sólo la cara labial de este diente, y la corona es a modo de hoja cortante con un engrosamiento anterior. El desgaste sólo es evidente en la porción anterior. Posteriormente la corona se prolonga en una crístida filosa. La serie p3-m3 es creciente en tamaño y está cubierta por una gruesa capa de cemento. El p3 es molariforme pero pequeño y está típicamente bilobulado, con el lóbulo anterior de sección cuadrangular. La cara lingual de este lóbulo está recorrida por un surco somero. Se encuentra separado del segundo lóbulo, el talónido, por un profundo surco

labial, característico de la familia, que casi alcanza la cara lingual. Está conectado al lóbulo anterior por un istmo estrecho ubicado lingualmente. En el p3 izquierdo el surco se cierra y forma una fosétida transversal (fosétida del entolófido). El lóbulo posterior es corto y de sección más cuadrangular. Hay interrupción del esmalte en la porción anterior y posterior del diente. El p4 es básicamente similar al p3 pero mucho más grande. La serie molar se diferencia de la premolar por poseer un talónido más alargado y el surco labial más corto y oblicuo. Los m1-2 son muy semejantes, el lóbulo anterior es triangular. El m3 es alargado, con un lóbulo posterior estrecho y acuminado. A diferencia con *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino el diámetro anteroposterior del m3 es similar al del m2. La procumbencia de la sínfisis mandibular es menor que la de esta última especie.

Las medidas de la serie inferior se muestran en la tabla 2.

Discusión: *Anatrachytherus soriai* gen. et sp. nov. es un Trachytheriinae caracterizado por los siguientes rasgos primitivos: presencia en el adulto del c y p1; sínfisis mandibular corta y poco procumbente; el diámetro anteroposterior del m3 es aproximadamente igual al del m2. Como resultado del análisis filogenético, *Anatrachytherus soriai* está definido por una sola sinapomorfía, la relación m2/m3 es igual a 1. Por otra parte, *Trachytherus* es más avanzado que *Anatrachytherus* por poseer un gradiente morfogenético de incisivización (Quinet, 1966) más acentuado que afecta la procumbencia de los incisivos inferiores (son más proclives en *T. spegazzinianus*) y responsable de la ausencia de los elementos dentarios anteriores (i3). La expresión más acentuada de este gradiente se observa en los mesotéridos mesoterinos que muestran aún una mayor reducción de la fórmula dentaria (i1-2, p3-m3).

TABLA 2. MEDIDAS (EN MM) DE LOS MOLARIFORMES INFERIORES DE *ANATRACHYTHERUS SORIAI*.

	p2		p3		p4		m1		m2		m3	
	AP	T	AP	T	AP	T	AP	T	AP	T	AP	T
MACN A52-490	5,5	4,4	9,5	5,8	12,0	8,0	16,0	9,5	17,6	8,9	18,8	7,1

AP = diámetro anteroposterior.

T = diámetro transversal.

RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LOS MESOTHERIIDAE

Ameghino (1894) erigió la familia 'Trachytheriidae' con el propósito de separar al género *Trachytherus* del resto de los Typotheria conocidos en ese momento. Para fundamentar esta familia, Ameghino (1894) se basó en las diferencias dentarias, e.g., tamaño de los incisivos centrales superiores, los i2-3 reducidos, caninos pequeños o ausentes, trilobulación de los molares superiores, presencia de una gruesa capa de cemento e hipsodoncia de los incisivos centrales y molares. Actualmente, algunos de estos caracteres son considerados sinapomorfías de los Mesotheriidae (Reguero, 1999).

Loomis (1914) reconoció a la familia 'Eutrachytheridae' y consideró a *Trachytherus* como perteneciente al linaje que culminó con *Mesotherium* (Mesotheriidae Mesotheriinae) de la Edad enseadense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano). Sin embargo, este autor dejó abierta la posibilidad de que una forma semejante a *Plagiarthrus* (= '*Argyrohyrax*'), un interatérido con rasgos primitivos de la Edad deseadense con los molares superiores trilobulados, pudiera ser el ancestro de todos los Mesotheriinae. Por esta razón Loomis (1914) clasificó al género *Plagiarthrus* dentro de 'Eutrachytheriidae'. Patterson (1934b) consideró a *Trachytherus* como un mesotérido primitivo y lo relacionó con *Meso-*

therium por los caracteres de la región auditiva, de la estructura general del cráneo y de la dentadura.

Patterson (1934b, p. 131) destacó que las diferencias que se observan en la región facial, en la fórmula dentaria y en la estructura de los molares superiores en sendos géneros '... are due to the gradual acquisition by the intermediate forms of a zygomatic plate resembling that of many sciuro-morph rodents'.

Sobre las afinidades de *Trachytherus* se han expresado varios autores (Ameghino, 1897; Loomis, 1914). Patterson (1934a, p. 136) comparó a *Trachytherus* con los representantes de Interatheriidae y Hegetotheriidae concluyendo que '... *Trachytherus* resembles the members of the Interatheriidae in certain important characters, may be regarded as suggestive evidence that these two families are more closely related to each other than either is to the Hegetotheriidae'. Sin embargo, los resultados de los análisis filogenéticos publicados en los últimos años no apoyan la hipótesis de Patterson (Cifelli, 1993; Reguero *et al.*, 1996). Hay consenso en estos análisis que Mesotheriidae representa el grupo hermano de 'Hegetotheria' *sensu* Simpson (1967) (Archaeohyracidae+Hegetotheriidae). Reguero (1999) denominó a este nuevo clado Typotherioidea (Fig. 4) y la monofilia del mismo está sustentada por las siguientes diez sinapomorfías (inequívocas): molariformes con esmalte discontinuo; cara lingual de los molares inferiores llana sin

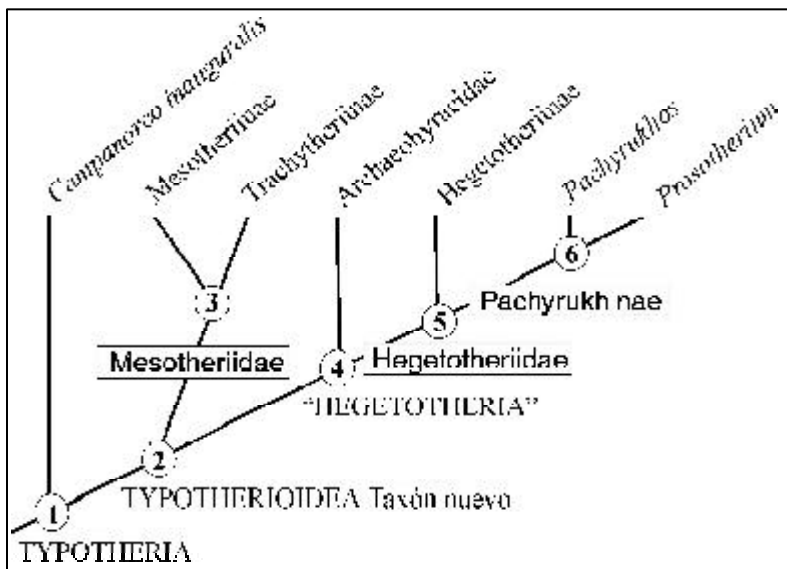


FIG. 4. Propuesta filogenética de los Typotheria de Reguero (1999).

pliegues y surcos importantes; presencia de una posmetacrística L en los p3-m3; presencia de una fosétida lingual en el talónido de los m1-2; entocónido totalmente expandido e incorporado al posterolófidio; talónido de los p3-4 con surco posterolingual; trigónido de los molares con un premetastílido que cierra parcial o totalmente la cuenca; nasales largos y estrechos; sínfisis mandibular muy procumbente; cuerpo mandibular corto, alto y robusto y presencia de un estrechamiento sinfisario en la mandíbula. En este trabajo se define formalmente *Typotherioidea* como el clado que incluye el ancestro común más reciente de *Mesotheriidae* y 'Hegetotheria' (*Archaeohyracidae* + *Hegetotheriidae*) y todos sus descendientes.

POSICIÓN FILOGENÉTICA DE *ANATRACHYTHERUS* Y LAS RELACIONES ENTRE LAS ESPECIES DE *MESOTHERIIDAE*

No es objetivo de este trabajo proponer una nueva filogenia de los *Mesotheriidae*. Cerdeño y Montalvo (2001) y Croft *et al.* (en prensa) han realizado análisis filogenéticos de los *Mesotheriinae*. Sin embargo, se efectuó un análisis cladístico teniendo en cuenta dos objetivos principales: determinar la posición filogenética de *Anatrachytherus soriai* sp. nov. con respecto de las demás especies de *Trachytheriinae*, especialmente con las especies de *Trachytherus*; y determinar la posición filogenética de las especies de la subfamilia *Trachytheriinae* con respecto del resto de las especies (subfamilia *Mesotheriinae*) de *Mesotheriidae*. Para ello fueron incluidas dentro del 'grupo interno' (*Mesotheriidae*) casi la totalidad de las especies conocida de la familia (4 especies de *Trachytheriinae* y 12 de *Mesotheriinae*, véase Apéndice 1). No se incluyó en este análisis a *Trachytherus subandinus* Villarroel, Sempere y Pascual, por ser una especie basada en un material muy incompleto, por lo que generaría muchos 'missing data' en el análisis. La elección de los caracteres se basa en los trabajos previos de Patterson (1934a y b); Francis (1965); Villarroel (1974a y b); Reguero (1999); Cerdeño y Montalvo (2001), y en aquéllos surgidos de las comparaciones realizadas en este trabajo.

El cladograma obtenido ha sido enraizado si-

guiendo el método propuesto por Farris (1982) de 'Parsimonious outgroup' y sugerido por Nixon y Carpenter (1993) que consiste en agregar grupos externos en la matriz y analizarla sin forzar ningún tipo de relación, enraizando entre los grupos externo e interno. La elección de los 'grupos externos' se realizó teniendo en cuenta la relación basal del notoungulado campanórcido *Campanorco inauguralis* Bond, Vucetich, Pascual, 1984 de la Formación Lumbreira (Eoceno temprano) de Salta en el clado *Typotheria sensu* Reguero (1999) (Reguero *et al.*, 1996) (Fig. 4), y la de *Archaeohyrax patagonicus* Ameghino, 1897 (*Archaeohyracidae*) del Deseadense de Patagonia con el grupo hermano de los 'Hegetotheria' (*Archaeohyracidae* + *Hegetotheriidae*) con respecto a *Mesotheriidae* (Reguero, 1999) (Fig. 4).

Con respecto al análisis filogenético realizado por Cerdeño y Montalvo (2001), el presente análisis muestra las siguientes diferencias en cuanto a: cantidad mayor de caracteres utilizados (38); elección de grupos externos (*Campanorco inauguralis* Bond y *Archaeohyrax patagonicus* Ameghino, 1897), y cantidad de taxones terminales (se incluyeron las especies de *Trachytheriinae*, y dos de *Mesotheriinae*, *Microtypotherium choquecotense* Villarroel y *Eutypotherium roveretoi* Kraglievich).

De los 38 caracteres morfológicos utilizados, 22 corresponden a la dentición, uno al tamaño corporal y 15 al cráneo. Los caracteres 2, 7, 9, 10, 11, 15, 24, 25, 26, 35 y 38 fueron tratados como no aditivos o desordenados, mientras que los caracteres 1, 4, 5, 6, 8, 12, 13, 14, 16, 18, 19, 20, 21, 23, 28, 29, 33, 36 y 37 fueron tratados como aditivos u ordenados. En aquellos caracteres en los cuales el material no permitió la determinación inequívoca del estado correspondiente, se consideró a dicho estado como 'dato ausente', codificándose con un '?'.

La información fue volcada en una matriz de datos de 18 taxones por 38 caracteres, construida mediante el uso del programa TreeGardener, versión 2.2 (T.S. Ramos, 1996)¹. Para el análisis de los datos se utilizaron dos estrategias de búsqueda. La primera se realizó bajo pesos iguales utilizando el programa Nona 2.0 (P.A. Goloboff, 1993)² para obtener el o los árboles de máxima parsimonia. La segunda se realizó bajo pesos implicados, utilizan-

¹ 1996. Tree Gardener 2.2 (Inédito). Sao Paulo, Brasil.

² 1993. Nona versión 2.0 MS-DOS tree- searching program and documentation (Unpublished). San Miguel de Tucumán, Argentina.

do el programa Pee Wee 3.0 (P.A. Goloboff, 1997)³, para obtener el o los árboles de mayor 'fit'. En ambos casos se aplicaron búsquedas de tipo heurístico. En el caso de pesos implicados el valor de concavidad utilizado fue 3.

La optimización de los caracteres fue realizada con el programa Winclada (K.C. Nixon, 1999)⁴. Se utilizó la opción 'unambiguous', de modo que sólo se graficaron aquellos caracteres con una optimización sin ambigüedad.

Para calcular el índice de soporte de cada clado se aplicó 'Bootstrap' (Felsenstein, 1985). Se realizaron 100 seudorréplicas de la matriz desde Winclada, aplicando las opciones por default, utilizando Nona 2.0.

Con el fin de examinar la distribución de los caracteres y su respectiva codificación en los cladogramas obtenidos y poder obtener su impresión gráfica, se utilizó el programa Winclada (K.C. Nixon, 1999)⁴.

Como resultado de este análisis mediante la aplicación de Nona y Pee Wee se obtuvo un único árbol (L=99, CI=0.83, RI=0.90) el cual se muestra en la figura 5.

Para evaluar el soporte de cada clado se aplicó 'Bootstrap' cuyo resultado puede observarse en la figura 5. Los clados formados por el género *Typotheriopsis*: *T. chasicense* Cabrera y Kraglievich y *T. silveyrai* Cabrera y por el género *Pseudotypotherium*: *P. exiguum* (Ameghino) y *P. hystatum* Cabrera poseen valores menores que 50, por lo que ambos clados no tienen un buen soporte.

El árbol (Fig. 5) muestra que los Mesotheriidae conforman un grupo monofilético y que está sustentado por tres sinapomorfías: fosetas de los molares superiores de los adultos ausentes (8 [1]); M1-2 cuadrangulares (10 [1]); y M3 trilobulado, con el lóbulo medio poco diferenciado (11 [1]).

La subfamilia Trachytheriinae es parafilética, con sucesivas dicotomías, y *Trachytherus? mendocensis* Simpson y Minoprio tiene una posición basal. *Anatrachytherus soriai* sp. nov. es la especie hermana del clado formado por *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, *T. curuzucatiense* (Podestá) y los Mesotheriinae sustentados por la presencia de dos sinapomorfías y un 'Bootstrap' del 57%. El

género *Trachytherus* está apoyado por las siguientes sinapomorfías: imbricación dentaria moderada (20 [1]) y el proceso descendente del maxilar a modo de espolón (27 [1]).

La subfamilia Mesotheriinae está sustentada por nueve sinapomorfías y un 'Bootstrap' del 99%. Las sinapomorfías son las siguientes: I1 profundamente implantado y curvado, euhipsodonte (1 [3]); ángulo del I1 ~ 40° (4 [1]); P2 ausente (6 [2]); P4 subtriangular, corto, sin foseta media (7 [1]); fosetas de los molares superiores de los adultos ausentes (8 [2]); trilobulación de los M1-2 en los adultos presente (9 [2]); M1-2 rectangulares (10 [2]); M3 trilobulado, con el lóbulo medio más prominente pero aún más corto que los otros dos (11 [2]); y P3-4/p3-4 molariformes (21 [2]).

El grupo mejor definido dentro de los Mesotheriinae es el constituido por el clado de las especies de *Mesotherium* que está sustentado por las siguientes cuatro sinapomorfías: ángulo del I1 = 90° (4 [6]), relación i1/i2 = 5 (13 [4]), escotadura pospalatina profunda hasta el nivel del M3 (25 [2]).

PALEOBIOGEOGRAFÍA DE LA FAMILIA MESOTHERIIDAE

El mesotérido con rasgos más primitivos conocido es *Trachytherus? mendocensis* Simpson y Menoprio del Divisadero de la Provincia de Mendoza, fuera del área patagónica. Su relación con los traquiterinos deseadenses de Patagonia es de grupo hermano y estratigráficamente se lo ubica en un horizonte predeseadense.

La sugestiva ausencia de mesotéridos en las Edades colhuehuapense (Mioceno Inferior) y Santacrucense (Mioceno Medio) en Patagonia permite formular la hipótesis de una retracción de la distribución geográfica de la familia (seudoextinción) durante el Mioceno Medio hacia latitudes más septentrionales, e.g., Altiplano chileno y boliviano (véase Flynn *et al.*, 2002, Croft *et al.*, en prensa). Es poco probable el argumento de un defecto de muestreo en el área de Santa Cruz y Chubut, donde se ha recolectado material intensivamente y que documenta una riqueza y una abundancia de taxones que tal vez no tenga parangón con otros yaci-

³1997. Pee Wee versión 3.0. Parsimony and implied weights. MS.DOS program and documentation (Unpublished). San Miguel de Tucumán, Argentina.

⁴1999. Winclada (BETA) ver. 0.09 (Unpublished). Ithaca, U.S.A.

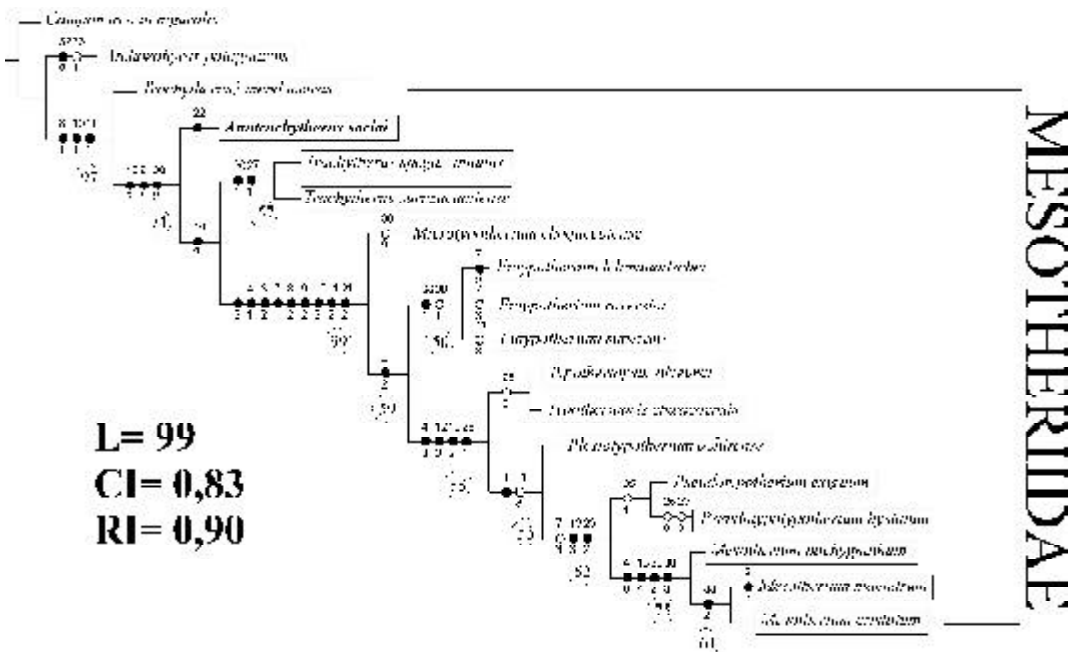


FIG. 5. Cladograma (L = 99, ci = 0.83, ri = 0.90) que muestra las relaciones dentro del 'ingroup' (Mesotheriidae) de 16 especies con 38 caracteres dentarios y craneanos. Los caracteres (y sus estados) que soportan cada nodo son los siguientes: nodo 1 (Mesotheriidae): 8(1), 10(1), 11(1); nodo 2: 19(2), 21(1), 36(2); nodo 3: 16(2); nodo 4: 20(1), 27(1); nodo 5: 1(3), 4(1), 6(2), 7(1), 8(2), 9(2), 10(2), 11(2), 21(2); nodo 6: 4(2); nodo 7: 4(3), 12(3), 13(2), 29(1); nodo 8: 4(-), 11(3); nodo 9: 7(3), 13(3), 20(3); nodo 10: 35(1); nodo 11: 4(6), 13(4), 25(2), 38(3); nodo 12: 33(2). Los números que figuran arriba de los círculos son los caracteres y los que figuran abajo indican los estados (Apéndice 2); los círculos negros son caracteres no homoplásicos, los círculos blancos son caracteres homoplásicos. Los números en círculos hacen referencia a los valores del 'bootstrap' para cada nodo.

mientos de otras edades. Nuevos datos aportados por Kramarz *et al.* (2004) sobre la presencia de mesoterídeos en horizontes colhuehuapenses de la Formación Chichinales en el interior de la Provincia de Río Negro, sugieren una diferenciación biogeográfica con la fauna colhuehuapense de la Gran Barranca en la Provincia de Chubut. La retracción de la distribución de los Mesotheriidae implicaría un evento de migración y otro de originación. La hipótesis de migración está sustentada por el desplazamiento de los Trachytheriinae, al considerar un evento de pseudoextinción del grupo en Patagonia, hacia el norte. Esto puede estar vinculado a los importantes cambios tectónicos (e.g., subsidencia y movimientos compresivos de la Cordillera de los Andes) y a cambios del nivel eustático, que afectaron profundamente a la Región de la Patagonia central. Estos cambios se manifiestan en las sucesivas transgresiones marinas centro patagónicas que cubrieron la Cuenca del Golfo de San Jorge (Bellosi, 1995) acompañadas por un profundo vul-

canismo (Mazzoni, 1985). Como resultado de esto, se produjeron barreras geográficas que actuaron sobre la biota originando eventos de vicarianza y dispersión. Según Candela y Morrone (2003), estos eventos probablemente dieron origen a zonas que representan líneas de base y sustentan las homologías biogeográficas de grupos tales como los roedores y edentados. A pesar de la vaguedad y dispersión del registro, las relaciones filogenéticas de los Mesotheriinae indican que los taxones más primitivos se registran en la región del Altiplano de Chile y Bolivia (Bargo y Reguero, 1989; Villarroel, 1974a; Flynn *et al.*, 2002; Croft *et al.*, en prensa). Su ausencia en latitudes ecuatoriales, en regiones tropicales, e.g., Edad Laventense (Mioceno Medio) de Colombia (Kay *et al.*, 1997) refuerza la hipótesis de un origen de este grupo en latitudes del Altiplano. En la región del Altiplano chileno y boliviano se han prospectado numerosas localidades de edad miocena con abundantes y diversos mesoterinos (Villarroel, 1974a y b; Bargo y Reguero, 1989;

Salinas *et al.*, 1991; Flynn *et al.*, 2002; Croft *et al.*, en prensa).

Los resultados de recientes estudios faunísticos, paleobotánicos y tectónicos indican que el área del Altiplano, durante el Mioceno, se elevó considerablemente, producto de la orogenia andina (MacFadden *et al.*, 1995; Muñoz y Charrier, 1996; Gregory-Wodzicki *et al.*, 1998) demostrando que esta región se comportó como un área biogeográfica diferente a la de Patagonia a partir del Mioceno (Flynn *et al.*, en prensa). Datos geocronológicos obtenidos de la Formación Chucal en Chile (18°43'S; 69°10'W) sugieren que el registro de *Microtyotherium*, y otros nuevos mesoterinos, es más joven que (⁴⁰Ar/³⁹Ar) 18,79 ± 0,11 Ma y más antiguo que (K/Ar) 11,2 ± 0,5 Ma. Flynn *et al.* (2002) postularon una probable edad friasense para la fauna de Chucal. Datos más recientes sobre esta fauna apoyan fuertemente una edad santacrucense (Charrier *et al.*, 2002; Bond y García, 2002; Croft *et al.*, en prensa). La diversidad de mesoterinos de la Formación Chucal (Croft *et al.*, en prensa) sugiere que la cladogénesis de este grupo y, concomitantemente, la aparición de la euhipsodancia en la familia fue

anterior al Mioceno Medio (Santacrucense) (Fig. 6). Anteriormente, Villarroel (1974a) describió *Microtyotherium choquecotense* Villarroel del Altiplano boliviano asignándola a una probable edad friasense.

IMPORTANCIA BIOESTRATIGRÁFICA DEL GÉNERO TRACHYTHERUS

Históricamente se ha considerado al piroterio *Pyrotherium romeroi* Ameghino, 1895 como una especie que caracteriza a la 'Edad-mamífero' deseadense. Marshall *et al.* (1983) lo han citado como un fósil guía de esa edad. El LSD de esta especie se ha tomado como el comienzo de esta edad en Patagonia. Marshall *et al.* (1986, p. 920) adoptaron la definición de taxón único ('Single-Taxon Definition') para establecer el comienzo de la Edad deseadense: 'The Deseadan Land Mammal Age is defined by the earliest record of the land mammal genus *Pyrotherium*, which is from below a basalt dated at 33,6 Ma at Pico Truncado... Thus, the lower boundary for Deseadan time is about 34 Ma'. Para Walsh (1998) estos autores emplearon un criterio bioes-

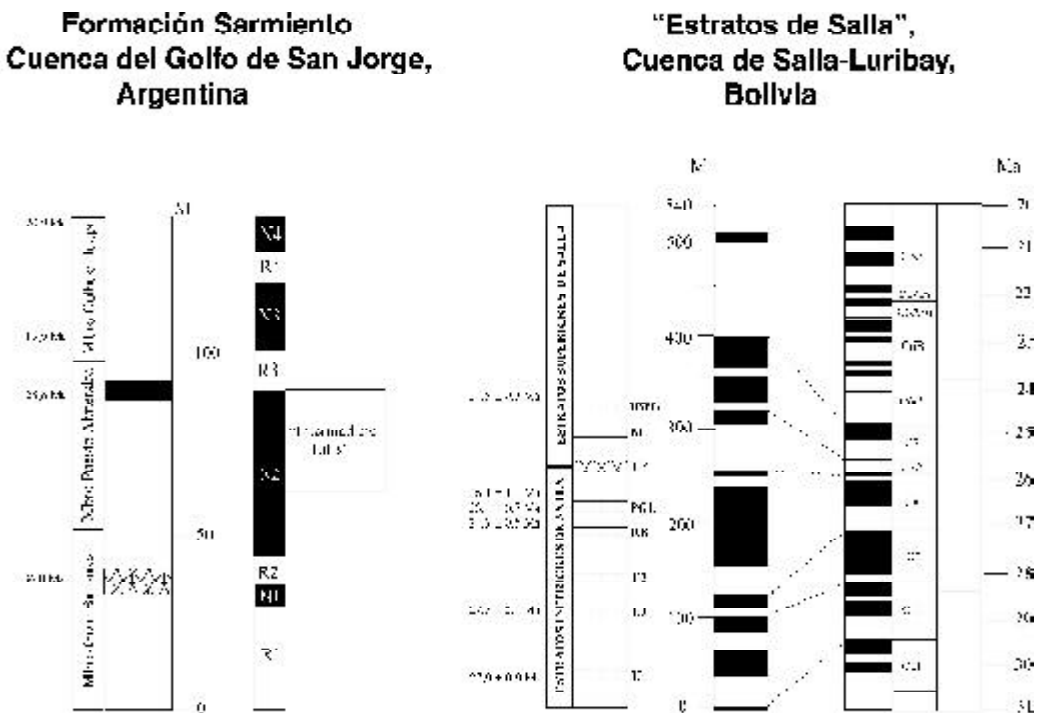


FIG. 6. Estratigrafía, principales horizontes, magnetoestratigrafía y datos radioisotópicos de la Formación Sarmiento, Cuenca del Golfo de San Jorge, Argentina (modificado de Kay *et al.*, 1999b) y los 'Estratos de Salla, Cuenca de Salla-Luribay, Bolivia' (modificado de de Kay *et al.*, 1998). Abreviaturas: BL: 'Branisella Level'; EP: 'El Planimiento'; PGL: 'Principal Guide Level', RR: 'Red Rodent'; UWL: 'Upper White Level'; U1: Unit 1; U2: Unit 2 y U3: Unit3.

tratigráfico, utilizando el registro más antiguo conocido (OKR) del género; sin embargo, lo aplicaron para definir una unidad biocronológica. Esta definición está basada en otro concepto que es el LSD ('Lowest Stratigraphic Datum') que es el horizonte más bajo en el cual han sido observados los fósiles confiablemente identificados como pertenecientes a un taxón particular. Walsh (1998) consideró que si bien el empleo del método de único taxón es apropiado para algunos casos no es muy conveniente y tampoco necesario y recomienda el empleo de la definición de taxones múltiples ('Multiple-Taxon Definition') para definir los límites de una 'Edad mamífero'. De acuerdo con lo señalado, resulta apropiado y conceptualmente correcto definir una Biozona de Intervalo de *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, la cual representa la base bioestratigráfica para el reconocimiento de un Piso/Edad deseadense.

Las dataciones radioisotópicas obtenidas en la localidad de Pico Truncado, Santa Cruz ($^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$, i.e., 33,6 Ma, Marshall *et al.*, 1986) fueron revisadas por Flynn y Swisher (1995) quienes determinaron que el horizonte portador de mamíferos deseadenses en esa localidad se encuentra por debajo del basalto superior datado en 27,6 Ma y no del basalto inferior datado en 33,6 Ma, que se interpreta como un bloque asentado ('slump'). En consecuencia, la fauna deseadense de Pico Truncado es más antigua que los 27,6 Ma, pero no menor que los 33,6 Ma (Kay *et al.*, 1998).

Los restos procedentes de los 'Estratos de Salla' asignados a *Pyrotherium romeroi* Ameghino por MacFadden y Frailey (1984), parecen corresponder a una especie distinta de la patagónica, hecho que los mismos autores destacan cuando dicen que

es: '...slightly smaller than that of Argentina' (MacFadden y Frailey, 1984, p. 871). Shockey (2002) reconoció que la especie boliviana es mucho más pequeña (un 25%) y que se diferencia de la de Patagonia por la presencia de un I3, premaxilares más largos y una bilofodoncia menos perfecta, rasgos que ameritan una distinción específica.

El género *Trachytherus* tiene un valor crono y bioestratigráfico muy importante. Su distribución temporal parece circunscribirse solamente al Oligoceno tardío (Deseadense) y su distribución estratigráfica se restringe a la parte superior del Miembro Puesto Almendra de la Formación Sarmiento en la Cuenca del Golfo de San Jorge, Provincia de Chubut y a los 'Estratos de Salla' en la Cuenca de Salla-Luribay, Bolivia. En Patagonia, *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino tiene la misma distribución estratigráfica que la *Pyrotherium romeroi* Ameghino registrándose por debajo del basalto datado en 27,6 Ma de Pico Truncado (ejemplares FMNH P13281, P13381 y P13625). En cambio, en Gran Barranca la vinculación del basalto datado en ($^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$) 28,8 ± 0,9 Ma (Marshall *et al.*, 1986) con los sedimentos portadores de mamíferos deseadenses no están evidentes, e incluso para algunos autores (Kay *et al.*, 1999b) no está comprobada la existencia del Deseadense en esta localidad. Sin embargo, el registro de *Pyrotherium romeroi* Ameghino, 1895 (MACN A52-285; FMNH P12987), junto al de otras especies típicas del Deseadense (Tabla 3), en el Miembro Puesto Almendra de Gran Barranca, indican la presencia de una fauna característica de esa edad. Esto sugiere que el Deseadense está, al menos discretamente, representado en esa localidad. La presencia de *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino en Gran Barranca

TABLA 3. FAUNA LOCAL DESEADENSE DE LA GRAN BARRANCA, MIEMBRO PUESTO ALMENDRA, FORMACIÓN SARMIENTO, PROVINCIA DE CHUBUT.

<i>Pharsophorus? antiquus</i> - MACN A52-384.
<i>Coniopternium andinum</i> - AMNH 109621.
<i>Pternoconius polymorphoides</i> - AMNH 109619.
Macraucheniiidae gen. et sp. indet. - MLP 83-III-2-1,2.
? <i>Protheosodon</i> sp. - MLP 61-VIII-3-241,242
<i>Parastrapotherium</i> sp. - MLP 36-X-20-3 al 5; MLP 82-V-1-100; FMNH P13427, P13428, P13318.
<i>Pyrotherium</i> sp. - FMNH P13430.
<i>Trachytherus spegazzinianus</i> - AMNH 117161.
<i>Pyrotherium romeroi</i> - MACN A52-285; FMNH P12987.
<i>Rhynchippus pumilus</i> - MACN A52-62.
<i>Proadinootherium muensteri</i> - FMNH P13524.
<i>Leontinia gaudryi</i> - MACN A52-529; FMNH P13431; MLP 36-X-20-2.
<i>Ancylocoelus frequens</i> - MACN A52-557.

ca está confirmada por el ejemplar AMNH 117161 (número de campo 35c) recolectado por C.S. Williams en 1930. La procedencia estratigráfica de este ejemplar no es muy precisa; sin embargo, los fósiles deseadenses recolectados por Spalletti y Mazzoni (1979) y los hallados por personal del MLP en Gran Barranca (expediciones del Dr. R. Pascual de 1966, 1982) provienen de las tobas con homeoconglomerados de la parte superior del Miembro Puesto Almendra ('Intermediate Tuff' de Simpson, notas de campo). Este horizonte podría corresponder a la subdivisión I de Kay *et al.* (2001), que es la sección más tobácea de la parte superior de este miembro (Fig. 7). El Miembro Puesto Almendra involucra más de 7 Ma (entre más de 27 Ma hasta

ca. 20 Ma) (Kay *et al.*, 2001). El basalto que suprayace a estos horizontes ha sido datado en 28,8 Ma por Marshall *et al.* (1986). La Edad colhuehuapense en Gran Barranca está representada en el Miembro Colhué Huapi; los datos geocronológicos (⁴⁰Ar/³⁹Ar) aportados por Kay *et al.* (1999b) van desde los 19,87 ± 0,66 a 20,9 ± 0,60 Ma. La magnetoestratigrafía de la Gran Barranca está pobremente resuelta y es muy preliminar; sin embargo, dentro del esquema propuesto por Kay *et al.*, (1999b) los horizontes con mamíferos colhuehuapenses parecen estar incluidos dentro del Chron C6 (19,1 a 20,5 Ma).

Trachytherus spegazzinianus Ameghino, también se registra en los 'Estratos de Salla' en Bolivia,

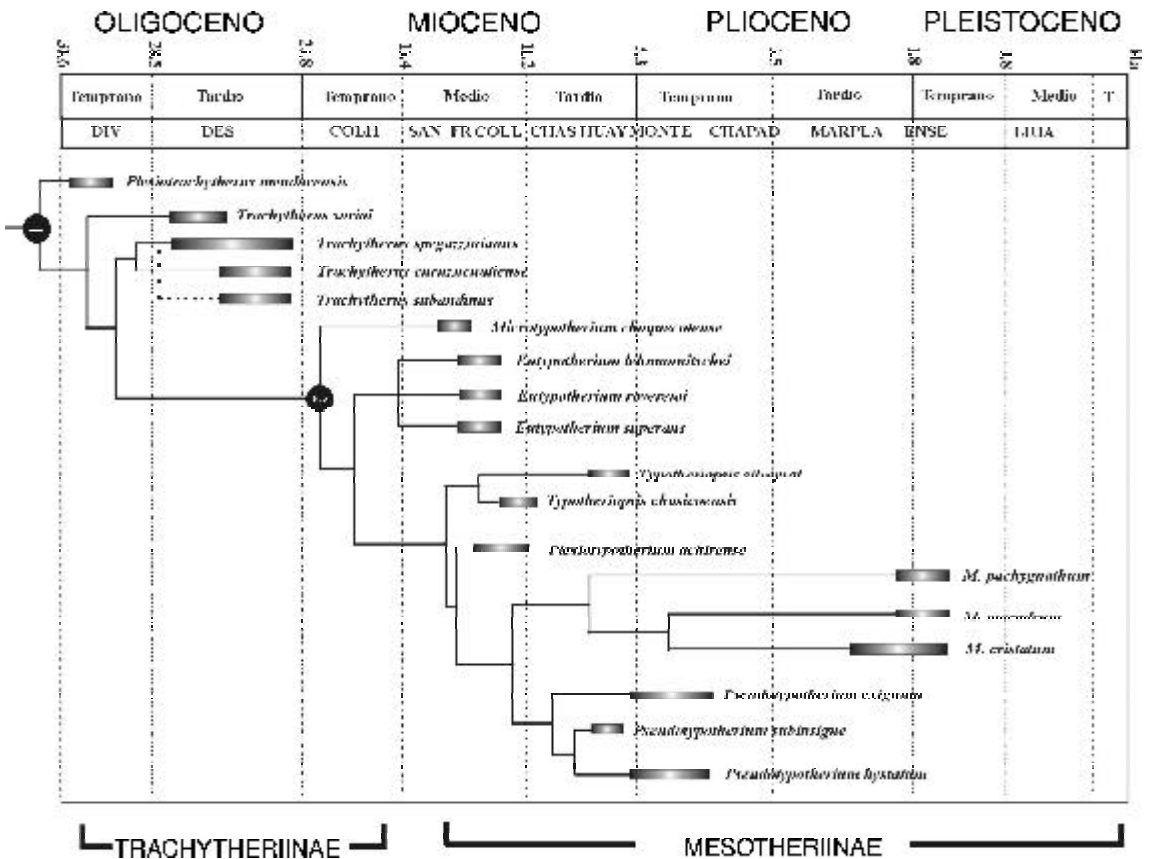


FIG. 7. Relaciones filogenéticas simplificadas y registro estratigráfico de los Mesotheriidae. El nodo 1 representa la familia Mesotheriidae, el nodo 2 corresponde a los más avanzados mesotéridos, la subfamilia Mesotheriinae (clado Euhipsodonte). Las divergencias de las especies hermanas están indicadas esquemáticamente y no implica un conocimiento exacto del tiempo de cladogénesis. La Edad Laventense no está representada. Abreviaturas: COLH, Colhuehuapense, COLL, Colloncureense, CHAPAD, Chapadmalalense, CHAS, Chasiquense, DES, Deseadense, DIV, Divisaderense, ENSE, Ensenadense, FR, Friasense, HUAY, Huayqueriense, LUJA, Lujanense, MARPLA, Marplatense, MONTE, Montehermosense y SAN, Santacrucense. En esta figura se incluyen a *Trachytherus subandinus* Villarroel, Sempere y Marshall y *Pseudotypotherium subinsigne* (Rovereto) especies excluidas del análisis filogenético.

muy frecuente en el 'Horizonte con *Branisella*' (Unit 5) y en el 'Upper White Level' (Unit 6) (Shockey, 1997; observación personal de MAREn las colecciones de UF, PU, y MNHN, y en el campo) que han sido datados en aproximadamente en 25,8 y 24,8 Ma, respectivamente ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, Kay *et al.*, 1995). Según MacFadden *et al.* (1985) *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino se registra en toda la secuencia de los 'Estratos de Salla'. Esto ha sido confirmado por uno de los autores (MAR) que ha revisado los especímenes del UF (90999, 91000, 90954, 90986) procedentes de la Unidad 1 ('Buff Rubbly Unit' en Quebrada Chala Jahuirá). Sobre la base de las interpretaciones de Kay *et al.* (1998, Fig. 2) sobre la magnetoestratigrafía de los 540 m de espesor de los 'Estratos de Salla', se puede decir que *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino se

registra en un intervalo de aproximadamente 5 Ma, entre los subchrones C10r (28,745-29,401 Ma) y C7n.1n (24,730-24,781 Ma) (Fig. 7).

La importancia bioestratigráfica de *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino es muy relevante, su distribución geográfica posee un rango delimitado entre los 47°S (Santa Cruz, Argentina) y 17°S (Salla, Bolivia) y su intervalo temporal, teniendo en cuenta solamente las dataciones radioisotópicas, está entre los 27,6 Ma (OKR) y 24,8 Ma (YKR). Por lo tanto, este es el rango temporal aparente de esta especie o paracrón, que ha sido determinado en dos cuencas, Golfo de San Jorge, Patagonia y Salla-Luribay, Bolivia. Además de *Pyrotherium* y *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, se conocen otros taxones guías de la Edad deseada en Patagonia (Marshall *et al.*, 1983).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar un sincero agradecimiento a J. Bonaparte y A. Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Argentina), F. Anaya y B.J. Shockey (Museo Nacional de Historia Natural de La Paz, Bolivia), L. Ginsburg† y R. Hoffstetter† (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Francia), B.J. MacFadden (Florida Museum, Gainesville, EEUU), M. Norell (American Museum of Natural History, Nueva York) y J.J. Flynn y D. Croft (The Field Museum, Chicago, EEUU) por facilitara los autores el acceso a las colecciones bajo su cargo. Parte de este estudio fue financiado por una beca otorgada a MAR ('Vertebrate Paleontology Visitor's Research

Fellowship', Department of Vertebrate Paleontology, Florida Museum, Gainesville) y por el CONICET. A los Dres. J.J. Flynn (The Field Museum, Chicago, EEUU), R.H. Madden (Duke University, Durham, EEUU), E.P. Tonni (Museo Nacional de La Plata, Argentina) y E. Pérez d'A. (Servicio Nacional de Geología y Minería, Chile), quienes contribuyeron con valiosos comentarios y sugerencias actuando como revisores. A la Dra. P. Posadas (Museo Paleontológico 'Egidio Feruglio', Argentina) por su valiosa asistencia en el análisis filogenético. Las figuras 2A y B fueron realizadas por A. Viñas (Museo de La Plata, La Plata, Argentina).

REFERENCIAS

- Alston, C. 1876. On the classification of the Order Glires. *Zoological Society of London*, p. 61-98.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Actas* 6, p. 918-919.
- Ameghino, F. 1894. Enumération synoptique de espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, Vol. 13, p. 259-445.
- Ameghino, F. 1895. Sur les édentés fossiles de l'Argentine. *In Obras Completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino* (Torcelli, A.J.; editor). *Gobierno de la Provincia de Buenos Aires*, Vol. 11, p. 447-831. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine. (Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, Vol. 18, p. 405-521.
- Ameghino, F. 1901. Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín*

- de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Vol. 16: p. 349-426.
- Ameghino, F. 1902. Cuadro sinóptico de las formaciones sedimentarias terciarias y cretáceas de la Argentina en relación con el desarrollo y descendencia de los mamíferos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, Vol. 8, No. 3, p. 1-12.
- Ameghino, F. 1904. Recherchès de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, Vol. 9, Sér. 3a, 3, p.1-541.
- Ameghino, F. 1905. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, Vol. 4, p. 49-460.
- Bargo, S.; Reguero, M.A. 1989. El primer registro de un mamífero fósil en el extremo septentrional de Chile. *Ameghiniana*, Vol. 26, p. 239.
- Bellosi, E. 1995. Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia Central durante el Terciario medio. *Boletín de Informaciones Petroleras (BIP)*, Vol. 44, p. 50-83.
- Bond, M.; Vucetich, M.G.; Pascual, R. 1984. Un nuevo Notoungulata de la Formación Lumbreira (Eoceno) de la Provincia de Salta, Argentina. *In Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, No. 1, Resúmenes*, 20 p. La Plata, Argentina.
- Bond, M.; López, G.M.; Reguero, M.A.; Scillato-Yané, G.J.; Vucetich, M.G. 1998. Los mamíferos de la Formación Fray Bentos (Edad Deseadense, Oligoceno superior?) de las provincias de Corrientes y Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina*, Publicación Especial, Vol. 5, p. 41-50.
- Bond, M.; García, M. 2002. Nuevos restos de toxodonte (Mammalia, Notoungulata) en estratos de la Formación Chucal, Mioceno, Altiplano de Arica, norte de Chile. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 29, p. 81-91.
- Candela, A.M.; Morrone, J.J. 2003. Biogeografía de puercoespines neotropicales (Rodentia, Hystricognathi): integrando datos fósiles y actuales a través de un enfoque panbiogeográfico. *Ameghiniana*, Vol. 40, p. 361-378.
- Cerdeño, E.; Montalvo, C.I. 2001. Los Mesotheriinae (Mesotheriidae, Notoungulata) del Mioceno Superior de La Pampa. *Revista Española de Paleontología*, Vol. 16, p. 63-75.
- Charrier, R.; Chávez, A.N.; Elgueta, S.; Hérail, G.; Flynn, J.J.; Croft, D.; Wyss, A.R.; García, M. 2002. Rapid tectonic and paleogeographic evolution: the Chucal Anticline, Altiplano of Arica, Northern Chile. IRD Collection. *In International Symposium on Andean Geodynamics, No. 5*, p. 137-140. Toulouse, France.
- Cifelli, R. 1993. The phylogeny of the Native South American Ungulates. *In Mammal Phylogeny*, Vol. 2, Placentals (Szalay, F.S., Novacek, M.J.; McKenna, M.C.; editores). Springer-Verlag, p. 195-216. EEUU.
- Croft, D.A.; Bond, M.; Flynn, J.J.; Reguero, M.; Wyss, A.R. 2003. Large Archaeohyracids (Tpyotheria, Notoungulata) from central Chile and Patagonia, including the revision of *Archaeotpyotherium fieldiana* (*Geology*), No. 49, p. 1-38.
- Croft, D.A.; Flynn, J.J.; Wyss, A.R. (En prensa). Notoungulata and Litopterna from the Miocene Chucal Fauna, Altiplano, northern Chile. *Fieldiana (Geology)*.
- Farris, J.S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology*, Vol. 31, p. 328-334.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, Vol. 39, p. 783-791.
- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. *Ministerio de Industria y Comercio de la Nación, Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, Vol. 2, p. 1-349. Buenos Aires.
- Flynn, J.J.; Swisher, C.III. 1995. Chronology of the Cenozoic South American Land Mammal Ages. *In Geochronology, Time-Scales, and Global Stratigraphic Correlation* (Berggren, W.A.; Kent, D.V.; Aubry, M.P.; Hardenbol, J.; editores). *Society for Sedimentary Geology (Society of Economic Paleontologists and Mineralogists)*, Special Publication, No. 54, p. 317-333. Tulsa, Oklahoma.
- Flynn, J.J.; Croft, D.A.; Charrier, R.; Hérail, G.; Wyss, A.R. 2002. The first Cenozoic mammal fauna from the Chilean Altiplano. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 22, p. 200-206.
- Flynn, J.J.; Wyss, A.R.; Croft, D.A.; Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal 'Age'. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 195, No. 3-4, p. 229-259.
- Flynn, J.J.; Croft, D.A.; Charrier, R.; Wyss, A.R.; Hérail, G. (En prensa). A new specimen and taxonomic revision of mesotheriids (Mammalia, Notoungulata, Typotheria) from northern Chile: implications for age and tectonic history of strata on the western flank of the Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Francis, J.C. 1965. Los géneros de la subfamilia Mesotheriinae (Typotheria, Notoungulata) de la República Argentina. *Boletín del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados*, Vol. 1, p. 7-31.
- Gorroño, R.; Pascual, R.; Pombo, R. 1979. Hallazgo de mamíferos eógenos en el Sur de Mendoza. Su implicancia en las dataciones de los 'Rodados Lustrosos' y del primer episodio orogénico del Terciario en esa región. *In Congreso Geológico Argentino, No. 7, Actas*, Vol. 2, p. 475-487. Neuquén.
- Gregory-Wodzicki, K.M.; McIntosh, W.C.; Velásquez, K. 1998. Climatic and tectonic implications of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 11, p. 533-560.
- Hitz, R.H.; Reguero, M.; Wyss, A.R.; Flynn, J.J. 2000. New interatheriines (Interatheriidae, Notoungulata) from the Paleogene of central Chile and southern Argentina. *Fieldiana (Geology)*, No. 42, p. 1-26.
- Kay, R.F.; MacFadden, B.J.; Madden, R.H.; Anaya, F.; Farrar, E. 1995. New radiometric dates confirm late

- Oligocene age of Deseadan Salla Beds, and the oldest known South American primate. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 15, p.38A.
- Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L.; Flynn, J.J. 1997. Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia. *Smithsonian Institution Press, D.C.*, 592 p. Washington.
- Kay, R.F.; MacFadden, B.J.; Madden, R.H.; Sandeman, H.; Anaya, F. 1998. Revised age of the Salla Beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American land mammal 'Age'. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 18, p. 189-199.
- Kay, R.F.; Madden, R.H.; Mazzoni, M.; Vucetich, M.G. 1999a. The oldest Argentine primate: first age determinations for the Colhuehuapian South American Land Mammal 'Age'. *American Journal of Physical Anthropology*, Vol. 108 (Supl. 28), p. 166.
- Kay, R.F., Madden, R.H.; Vucetich, M.G.; Carlini, A.A.; Mazzoni, M.M.; Re, G.H.; Heizler, M.; Sandeman, H. 1999b. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 96, p. 13235-13240.
- Kay, R.F. Madden, R.H.; Bellosi, E. Carlini, A.A.; Heizler, M.; Re, G.; Vilas, F.; Vucetich, M.G. 2001. Puesto Alameda-Colhue-Huapi contact at Gran Barranca, Sarmiento Formation, Chubut, Argentina. *Ameghiniana, Resúmenes*, Vol. 38, p. 35R.
- Kramarz, A.; Garrido, A.C. Ribeiro, A.M.; Ortíz, R. 2004. Nuevos registros de vertebrados fósiles de la Formación Chichinales, Mioceno temprano de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, No. 20*, Vol. 38, *Resúmenes*. La Plata.
- Loomis, F.B. 1914. The Deseado Formation of Patagonia. *Rumford Press*, p. 1-232. Concord, New Hampshire.
- MacFadden, B.J.; Frailey, C.D. 1984. *Pyrotherium*, a large enigmatic ungulate (Mammalia, *incertae sedis*) from the Deseadan (Oligocene) of Salla, Bolivia. *Palaeontology*, Vol. 27, p. 867-874.
- MacFadden, B.J.; Anaya, F.; Swisher, C.C.III. 1995. Neogene paleomagnetism and oroclinal bending of the central Andes of Bolivia. *Journal of Geophysical Research*, Vol. 93, p. 223-250.
- Marshall, L.G.; Hoffstetter, R.; Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeo-vertebrata, Mémoire Extraordinaire*, p. 1-93.
- Marshall, L.G.; Cifelli, R.L.; Drake, R.E.; Curtis, G.H. 1986. Vertebrate paleontology, geology and geochronology of the Tapera de López and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, Vol. 60, p. 920-951.
- Mazzoni, M.M. 1985. La Formación Sarmiento y el vulcanismo paleógeno. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, Vol. 40, p. 60-68.
- Mones, A. 1982. An equivocal nomenclature: what means hypsodonty?. *Paläontologische Zeitschrift*, Vol. 56, p. 107-111.
- Muñoz, N.; Charrier, R. 1996. Uplift of the western border of the Altiplano on a west-vergent thrust system, northern Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 9, p. 171-181.
- Nixon, K.C.; Carpenter, J.M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, No. 9, p. 413-426.
- Patterson, B. 1934a. *Trachytherus*, a tyotherid from the Deseado beds of Patagonia. *Field Museum of Natural History, Geological Series*, Vol. 6, p. 119-139.
- Patterson, B. 1934b. Upper premolar-molar structure in the Notoungulata with notes on taxonomy. *Field Museum of Natural History, Geological Series*, Vol. 6, p. 91-111.
- Podestá, F. 1899. Un nuevo fósil *Ameghinotherium curuzucuatensis*. *La Escuela Positiva, C.V.* p. 1-8.
- Quinet, G.E. 1966. Le gradient morphogenetique responsable de la formule dentaire mammalienne. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique; Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, Vol. 42, No. 2, p. 1-13.
- Reguero, M.A. 1993. Reinterpretación de los caracteres cráneo-dentarios de *Ameghinotherium curuzucuatense* Podestá, 1889 (Tyotheria, Mesotheriidae) de la Provincia de Corrientes. *Ameghiniana*, Vol. 30, p. 111.
- Reguero, M.A. 1994a. Consideraciones sobre el status sistemático de *Trachytherus mendocensis* Simpson y Minoprio, 1949 (Notoungulata, Mesotheriidae) de la Formación Divisadero Largo (Eoceno superior?) de la Provincia de Mendoza, Argentina. *In Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, No. 6, Resúmenes*, p. 41. Trelew.
- Reguero, M.A. 1994b. Filogenia y clasificación de los Tyotheria Zittel 1893 y Hegetotheria Simpson (Mammalia, Notoungulata). *In Jornadas Argentinas de Mastozoología (SAREM), No. 9, Resúmenes*, p. 92. Vaquerías, Córdoba.
- Reguero, M.A. 1999. El problema de las relaciones sistémáticas y filogenéticas de los Tyotheria y Hegetotheria (Mammalia, Notoungulata): análisis de los taxones de Patagonia de la Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno). Tesis Doctoral (Inédito), *Universidad de Buenos Aires, Departamento de Ciencias Biológicas*, p. 1-301.
- Reguero, M.; Bond, M.; López, G. 1996. *Campanorco inauguralis* (Tyotheria, Notoungulata): an approach to the phylogeny of the Tyotheria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 16, p. 59A.
- Reguero, M.A.; Escribano, V. 1996. *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 1889 (Notoungulata: Mesotheriidae) de la Edad Deseadense (Oligoceno superior-Mioceno inferior) de Argentina y Bolivia. *Naturalia Patagónica, Ciencias de la Tierra*, Vol. 4, p. 43-71.
- Reguero, M.A.; Croft, D.A.; Flynn, J.J.; Wyss, A.R. 2003a. Small archaeohyracids (Tyotheria, Notoungulata)

- from Chubut Province, Argentina, and central Chile: Implications for trans-Andean temporal correlation. *Fieldiana (Geology)*, No. 48, p. 1-17.
- Reguero, M.A.; Ubilla, M.; Perea, D. 2003b. New species of *Eopachyrucos* Ameghino, 1901 (Mammalia: Notoungulata: Interatheriidae) from the Late Oligocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 23, No. 2, p. 445-457.
- Roth, S. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo La Plata*, No. 5, p. 1-36.
- Salinas, P.; Villarroel, C.; Marshall, L.; Sepúlveda, P.; Muñoz, P. 1991. *Typotheriopsis* sp. (Notoungulata, Mesotheriidae), mamíferos del Mioceno Superior en las cercanías de Belén, Arica, norte de Chile. *In Congreso Geológico Chileno*, No. 6, *Actas*, Vol. 1, p. 314-317. Viña del Mar.
- Shockey, B.J. 1997. Toxodontia of Salla, Bolivia (Late Oligocene): Taxonomy, systematics, and functional morphology. Ph.D. Dissertation (Unpublished), *University of Florida*, p. 1-277.
- Shockey, B.J. 2002. *Pyrotherium* of Salla (late Oligocene, Bolivia) and the pedal morphology of pyrotheres. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 22, p. 107A.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Vol. 85, p. 1-350.
- Simpson, G.G.; Minoprio, J.L. 1949. A new adanthine litoptern and associated mammals from a Deseadan faunule in Mendoza, Argentina. *American Museum Novitates*, Vol. 1434, p. 1-27.
- Simpson, G.G. 1967. The beginning of the Age of the Mammal in South America. Part II. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Vol. 137, p. 1-259.
- Spalletti, L.A.; Mazzoni, M.M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del lago Colhué-Huapi, Provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, Vol. 34, p. 271-281.
- Sydow, H.K. 1988. Postcranial skeleton of *Trachytherus* (Mammalia, Notoungulata) with an evaluation of dentition. Thesis (Unpublished), *University of Florida*, p. 1-101.
- Villarroel, C. 1974a. Les Mesothérinés (Notoungulata, Mammalia) du Pliocène de Bolivie, leurs rapport avec ceux d'Argentine. *Annales de Paleontologie*, Vol. 60, p. 245-281.
- Villarroel, C. 1974b. Un mesothériiné nouveau (Notoungulata, Mammalia) dans le Miocène Supérieur de Bolivie. *Academie des Sciences, Comptes Rendus, Série D.*, Vol. 279, No. 7, p. 551-554. Paris.
- Villarroel, C.; Sempere, T.; Marshall, L.G. 1994. Un nuevo *Trachytherus* (Notoungulata, Mammalia) en el Terciario de la faja subandina norte de Bolivia. *In Congreso Geológico de Bolivia*, No. 9, *Memorias*, p. 28-32. Santa Cruz.
- Walsh, S.L. 1998. Fossil datum terms, paleobiological event terms, paleostratigraphy, chronostratigraphy, and the definition of the land-mammal 'age' boundaries. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 18, p. 150-179.

Manuscrito recibido: Julio 20, 2003; aceptado: Abril 22, 2004.

APÉNDICE 1

ESPECIES DE MESOTHERIIDAE RECONOCIDAS EN EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

- Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 1889.
Anatrachytherus soriai gen. et sp. nov.
Trachytherus curuzucuatiense (Podestá, 1889).
Trachytherus? mendocensis Simpson y Minoprio, 1949.
Eutytherium lehmannistchei Roth, 1901.
Eutytherium superans (Ameghino, 1904).
Eutytherium roveretoi (Kraglievich, 1930).
Plesiotytherium achirensense Villarroel, 1974b.
Microtytherium choquecotense Villarroel, 1974a.
Typotheriopsis chasicoensis Cabrera y Kraglievich, 1931.
Typotheriopsis silveyrai Cabrera, 1937.
Pseudotytherium exiguum (Ameghino, 1887).
Pseudotytherium hystatum Cabrera, 1937.
Mesotherium cristatum Serres, 1867.
Mesotherium pachygnatum (Gervais y Ameghino, 1880).
Mesotherium maendrum (Ameghino, 1887).

APÉNDICE 2

LISTADO DE CARACTERES (Y SUS ESTADOS)

- 1) Gradiente morfogenético de incisivización del I1 (Quinet, 1967): poco implantado y algo curvado, con una raíz corta, cerrada (0); poco implantado y curvado, con una raíz larga, cerrada (1); implantación profunda y mayor curvatura, protohypsodonte (2); profundamente implantado y curvado, euhypsodonte (3).
- 2) Sección del I1: ovalado (0); subtriangular (1); bilobulado, con pliegue corto y poco marcado (2); bilobulado, con pliegue bien desarrollado (3).
- 3) Esmalte del I1: continuo (0); labial (1).
- 4) Ángulo del I1 (diámetro medio-lateral y plano sagital): < 35° (0); ~ 40° (1); < 45° (2); = 45° (3); > 45° y < 49° (4); = 50° (5); = 90° (6).
- 5) I2-3-C/i2-3-c: desarrollados (0); reducidos, a veces ausentes en el adulto (1); siempre ausentes (2).
- 6) P2: desarrollado (0); reducido (1); ausente (2).
- 7) P4: subtriangular, corto, con foseta media (0); subtriangular, corto, sin foseta media (1); bilobulado, con pliegue corto y poco marcado (2); bilobulado, con pliegue bien desarrollado y patente (3).
- 8) Fosetas en los molares superiores de los adultos: presentes, con vestigios de fosetas labiales (0); solamente presente la foseta central en gran parte de la vida del adulto (1); ausentes (2).
- 9) Trilobulación de los M1-2 en los adultos: ausente (0); vestigios de un tercer lóbulo en gran parte de la vida del adulto (1); siempre presente (2).
- 10) Forma de los M1-2: trapezoidales (0); cuadrangulares (1); rectangulares (2).
- 11) M3: subtriangular, con foseta (0); trilobulado, con lóbulo medio poco diferenciado (1); trilobulado, con lóbulo medio corto, muy encerrado por los otros dos lóbulos (2); trilobulado, con lóbulo medio más prominente pero aún más corto que los otros dos (3).
- 12) Diastemas (superiores e inferiores): ausentes (0); reducidos (1); divergentes posterolateralmente (2); paralelos o ligeramente convergentes (3); muy convergentes, convexos (4).
- 13) Relación $i1/i2$: = 1 (0); = 1,5 (1); > 1,5 y < 1,8 (2); = 2 (3); = 5 (4).
- 14) Procumbencia de los i1-2: poco procumbentes (ángulo pequeño) (0); moderadamente procumbentes (ángulo mediano) (1); muy procumbentes (ángulo abierto) (2).
- 15) Sección del i1: subcilíndrica (0); arriñonada, con suave surco lingual (1); subtriangular, con surco suave (2); trapezoidal, con amplio surco lingual (3); elíptica, con surco suave (4).
- 16) p1: presente, sin reducción (0); muy reducido (1); ausente (2).
- 17) p3: desarrollado (0); ausente (1).
- 18) Fosétidas en los molares inferiores: presentes, con fosétida central y una fosétida postlingual (0); presentes, con fosétida central únicamente (1); ausentes (2).
- 19) Altura de los molariformes: braquidonte (0); mesodonte (1); protohypsodonte (2); euhypsodonte (3).
- 20) Imbricación dentaria: escasa (0); moderada (1); acusada (2).
- 21) Molarización de los premolares (P3-4/p3-4): no molariformes (0); poco molariformes (1); molariformes (2).
- 22) Relación $m2/m3$: > 1 (0); = 1 (1).
- 23) Rostro: alargado y bajo (0); largo y más bajo (1); corto y bajo, rodentiforme (2).
- 24) Escotadura anterior rostral (premaxilares): concavidad muy suave (0); en ángulo abierto (1); en ángulo cerrado (2); alta, amplia, en forma de U (3).
- 25) Escotadura postpalatina: estrecha, profunda y alejada del M3 (0); amplia y alejada del M3 (1); profunda hasta el nivel del M3 (2).
- 26) Foseta suborbitaria y foramen infraorbitario: foseta ausente y foramen muy pequeño (0); foseta insinuada y foramen pequeño (1); foseta desarrollada y foramen grande (2).
- 27) Proceso descendente del maxilar: ausente (0); presente, a modo de espolón (1).
- 28) Placa cigomática: ausente (0); poco desarrollada (1); muy desarrollada (2).
- 29) Raíz del arco cigomático: a nivel de M1 o M2 hacia atrás (0); perpendicular a M1 (1); perpendicular a M1 y con borde bicóncavo (2).
- 30) Imbricación de los nasales: imbricados en los premaxilares y maxilares (0); imbricados en los premaxilares, maxilares y frontales (1).
- 31) Constricción postorbitaria: poco acusada (0); muy acusada (1).
- 32) Escotadura occipital: ausente (0); presente (1).
- 33) Estrechamiento de los premaxilares: ausente (0); poco acusado (1); muy acusado, bulboso (2).
- 34) Apófisis paraoccipitales: cortas (0); largas (1).
- 35) Apófisis postorbitarias: cortas (0); largas, transversales (1); largas, dirigidas hacia atrás (2).
- 36) Fosa maxilar (área de inserción del músculo masetérico): pequeña y poco profunda (0); relativamente somera pero arealmente extendida (1); bien expandida, con una muy profunda inserción (2).
- 37) Mandíbula: baja, grácil y larga (0); alta, robusta y larga (1); muy robusta y corta (2).
- 38) Tamaño corporal: pequeño (0); mediano pequeño (1); mediano grande (2); grande (3).

APÉNDICE 3

MATRIZ

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>C. inauguralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0
<i>A. patagonicus</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>A. soriai</i>	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	0	1	2
<i>T. spegazzinianus</i>	2	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1	2	0	1	2
<i>T. curuzucuatiense</i>	?	?	?	?	2	1	0	1	1	1	1	1	?	2	?	2	?	?	3
<i>P. mendocensis</i>	?	?	?	?	?	?	0	1	1	1	1	?	?	?	?	1	?	?	1
<i>E. lehmannitschei</i>	3	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	?	2	3
<i>E. roveretoi</i>	3	?	1	2	2	2	3	2	2	2	2	2	?	?	?	2	1	?	?
<i>E. superans</i>	3	2	1	2	2	2	1	2	2	2	3	2	?	?	?	2	?	?	?
<i>M. choquecotense</i>	3	?	1	1	2	2	1	2	2	2	2	?	?	?	?	2	?	?	?
<i>P. achirensis</i>	3	2	1	5	2	2	1	2	2	2	3	3	2	2	2	2	1	2	3
<i>T. silveyrai</i>	3	?	1	3	2	2	1	2	2	2	2	3	?	?	?	2	?	?	?
<i>T. chasicoensis</i>	3	2	1	3	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	2	2	1	2	3
<i>P. exiguum</i>	?	?	?	?	?	?	3	2	2	2	3	?	2	2	?	2	1	2	3
<i>P. hystatum</i>	3	?	1	4	2	2	3	2	2	2	3	4	?	?	?	2	1	2	3
<i>M. pachygnathum</i>	3	2	1	6	2	2	3	2	2	2	3	3	4	2	?	2	1	2	3
<i>M. maendrum</i>	3	3	1	6	2	2	3	2	2	2	3	4	4	2	4	2	1	2	3
<i>M. cristatum</i>	3	2	1	6	2	2	3	2	2	2	3	4	4	2	3	2	1	2	3

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
<i>C. inauguralis</i>	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0
<i>A. patagonicus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>A. soriai</i>	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2
<i>T. spegazzinianus</i>	1	1	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	2
<i>T. curuzucuatiense</i>	1	?	0	1	?	?	2	1	1	0	?	0	1	?	?	1	1	1	2
<i>P. mendocensis</i>	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>E. lehmannitschei</i>	0	2	0	2	2	1	1	0	2	0	1	1	1	1	1	?	2	2	1
<i>E. roveretoi</i>	0	2	0	2	2	1	1	0	2	0	?	?	?	?	?	?	2	?	1
<i>E. superans</i>	0	2	0	2	2	1	1	0	2	0	1	1	1	1	1	?	2	?	1
<i>M. choquecotense</i>	0	2	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>P. achirensis</i>	0	2	0	2	1	1	2	0	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2
<i>T. silveyrai</i>	?	2	0	2	2	0	2	0	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2
<i>T. chasicoensis</i>	0	2	0	2	?	0	2	0	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2
<i>P. exiguum</i>	2	2	0	2	?	1	?	0	2	1	1	1	?	?	?	1	2	2	2
<i>P. hystatum</i>	2	2	0	2	3	0	?	0	2	0	1	1	1	1	1	1	2	2	2
<i>M. pachygnathum</i>	2	2	0	2	?	2	0	0	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	3
<i>M. maendrum</i>	2	2	0	2	2	2	0	0	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	3
<i>M. cristatum</i>	2	2	0	2	3	2	0	0	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	3