

# Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protherotheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico

A. L. Villafañe<sup>1</sup>, E. Ortiz-Jaureguizar<sup>2</sup>, M. Bond<sup>3</sup>

## RESUMEN

Los Protherotheriidae han sido registrados desde el Paleoceno Superior hasta el Holoceno [«Edades-mamífero (= SALMAs) Itaboraiense-Lujanense]. Son mayoritariamente braquiodontes, cursoriales, de tamaño pequeño a mediano, que muestran una temprana tendencia hacia la monodactilia. Los objetivos del presente trabajo son: 1) analizar los cambios en la diversidad y las tasas de recambio de estos «ungulados» sudamericanos (tanto a nivel de especies como de géneros) a lo largo de todo su biocrón; y 2) vincular estos cambios con las principales variaciones en las condiciones climático-ambientales. Los resultados muestran que durante el lapso comprendido entre las SALMAs Itaboraiense-Lujanense, los Protherotheriidae sufren grandes cambios en la diversidad genérica y específica, con cuatro picos de diversidad (dos menores en las SALMAs Casamayorensis y Laventense y dos mayores en las SALMAs Santacruzensis y Huayqueriense). Estos picos están interrumpidos por dos hiatos en el registro fósil, en las SALMAs Divisaderense-Tinguiririquense y en la SALMA Mayoense, respectivamente). En líneas generales, los Protherotheriidae muestran durante su biocrón una elevada tasa de recambio tanto a nivel de géneros como de especies, razón por la cual esta familia puede ser considerada de gran valor biocronológico. Las fluctuaciones en la riqueza taxonómica y las tasas de recambio taxonómico guardan relación con los cambios climático-ambientales acaecidos durante el Cenozoico. Asimismo, la mayor diversidad se observa en aquellas SALMAs en las que hay una relación relativamente equilibrada entre bosques y pastizales, declinando marcadamente la diversidad a medida que los ambientes se tornan más abiertos y áridos. La última especie de Protherotheriidae (*Neolicaphrium recens*) queda restringida al NE de la Argentina y al O de Uruguay, donde es registrado un ecotono entre bosques y pastizales.

**Palabras clave:** América del Sur, Anisolamidae, Protherotheriidae, Megadolodidae, paleoecología, diversidad, originación, extinción.

## ABSTRACT

The Protherotheriidae have been recorded from Upper Paleocene until Holocene [«Land-mammal Ages» (= SALMAs) Itaboraian-Lujanian]. They are mainly braquiodonts, with cursorial habits, small to medium sized, and an early tendency toward the monodactily. The objectives of this paper are: 1) to analyze the changes in the diversity and faunistic exchange rates of these South American «ungulates» (at genus and species levels) throughout the biochron of the family; and 2) to relate these changes with the principal changes in climatic-environmental conditions. The results show that Protherotheriidae suffered marked changes in the generic and specific diversity during the Itaboraian-Lujanian SALMAs, with four diversity peaks: two minors in the Casamayoran and Laventan SALMAs, and two majors in the Santacrucean and Huayquerian ones. These peaks were interrupted by two hiatuses in the fossil record, the first in the Divisaderan-Tinguirirican SALMAs, and the second in the Mayoan SALMA. In general, Protherotheriidae show an elevated exchange rate during its biochron, both at genus as well as species levels. This elevated exchange rate indicates that the family possesses a higher biochronological value. Both the fluctuations in taxonomic richness as well as exchange rates are related with the climatic-environmental changes occurred during the Cenozoic. As a rule, higher diversity is observed in those SALMAs in which there is a relatively equalized relation between forests and grasslands. On the other hand,

<sup>1</sup> Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Fontana 140, U9100GYO Trelew, ARGENTINA. E-mail: avillafane@mef.org.ar.

<sup>2</sup> LASBE (Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque, s/n, B1900FWA La Plata, ARGENTINA. E-mail: eortiz@fcnym.unlp.edu.ar.

<sup>3</sup> División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque, s/n, B1900FWA La Plata, ARGENTINA. E-mail: constantino1453@yahoo.com.ar.

diversity markedly falls when the environments change from wet and closed to most open and arid. The last Protheroitheriidae species (*Neolicaphrium recens*) was confined to the Pleistocene of north-eastern Argentina and western Uruguay, where an ecotone between forests and grasslands is recorded.

**Key words:** South America, Anisolambdinae, Protheroitheriinae, Megadolodinae, paleoecology, diversity, origination, extinction.

## Introducción

La familia Protheroitheriidae (incluyendo los «Anisolambdidae» de Soria, 2001) conjuntamente con los Adianthidae, los Macraucheniiidae y los Sparnotheriodontidae, integra el orden Litopterna, que a su vez forma parte del denominado grupo de los «ungulados sudamericanos». Los Protheroitheriidae se registran por primera vez en el Paleoceno Superior («Edad-mamífero» —en adelante SALMA— Itaboraiense) y se extinguen a finales del Pleistoceno Superior (SALMA Lujanense) (Pascual *et al.*, 1996; Bond *et al.*, 2001) constituyendo así uno de los grupos más longevos del registro cenozoico sudamericano (Pascual *et al.*, 1996; McKenna y Bell, 1997).

Los Protheroitheriidae son mayoritariamente braquiodontes, existiendo unas pocas formas mesodontes o protohypsodontes según el criterio de clasificación utilizado (Mones, 1979, 1982; Soria, 2001; Bond *et al.*, 2001). Son herbívoros cursoriales de tamaño mayoritariamente pequeño y mediano, aunque algunas especies habrían alcanzado el tamaño de un antílope mediano o aun el de una cebra (véase Soria, 2001; Villafañe, 2005). Habrían ocupado una gama variada de hábitats, desde áreas forestadas hasta espacios más abiertos (e.g., Bond *et al.*, 2001; Ortiz Jaureguizar *et al.*, 2002, 2003; Villafañe, 2005). Un aspecto relevante es su tendencia temprana hacia la monodactilia, lo cual llevó a proponer a diversos autores que se trataba de los equivalentes ecológicos sudamericanos de las formas terminales de Equinae, bajo la premisa de que, como éstas, se hallaban adaptados a la vida en ambientes abiertos (e.g., Patterson y Pascual, 1972; Simpson, 1980; Cifelli, 1985). Sin embargo, el reestudio de ciertas características anatómicas dentarias y postcraneales indica que están ecológicamente más relacionados con los Anchitheriinae, un grupo también extinto de équidos holárticos que habrían habitado principalmente áreas forestadas (MacFadden, 1992; Ortiz-Jaureguizar *et al.*, 2003; Hernández Fernández *et al.*, 2003; Villafañe, 2005) y con ciertos artiodáctilos, como los Cervidae y Camelidae (Bond *et al.*, 2001).

De acuerdo con Cifelli (1983) y Cifelli y Villarroel (1997) los Protheroitheriidae se dividen en tres sub-

familias: Anisolambdinae, Megadolodinae y Protheroitheriinae (Apéndice). Los anisolambdinos se registran en el lapso Paleoceno-Mioceno Inferior (SALMAS Itaboraiense-Deseadense) y se caracterizan por poseer una morfología dentaria generalizada y un tamaño generalmente pequeño. Los megadolodinos se registran en el Mioceno Superior de Colombia (SALMA Laventense) y de Venezuela (Formación Urumaco, probablemente equivalente a las SALMAS Huayqueriense-Montehermosense; véase Carlini *et al.*, 2006a) y se caracterizan por la presencia de un mosaico de caracteres primitivos en la dentición y derivados en el esqueleto postcraneal. Por último, los proteroterinos se registran durante el intervalo Oligoceno Superior-Pleistoceno Superior (SALMAS Deseadense-Lujanense) y se caracterizan por presentar caracteres más derivados tanto en la dentición como en su esqueleto, así como una mayor variedad de tallas (véase Cifelli y Villarroel, 1997; Soria, 2001; Villafañe, 2005; Carlini *et al.*, 2006a).

Aunque el grupo ha sido objeto de diversos estudios sistemáticos y anatómicos (e.g., Scott, 1910; Cifelli, 1983; Cifelli y Villarroel, 1997; Cifelli y Guerrero, 1997; Soria, 2001) como así también de algunos referidos a cuestiones paleoecológicas tales como dieta y los hábitos locomotores (Cifelli y Villarroel, 1997; Soria 2001) o los cambios en la masa corporal a través del tiempo (Ortiz-Jaureguizar *et al.*, 2002, 2003), los aspectos como la diversidad taxonómica y las tasas de originación y extinción todavía no han sido estudiados. Por este motivo, los objetivos del presente trabajo son: 1) analizar los cambios en la diversidad y las tasas de recambio de los Protheroitheriidae (tanto a nivel de especies como de géneros); y 2) vincular estos cambios con las principales variaciones en las condiciones climático-ambientales del Cenozoico.

## Materiales y métodos

Se utilizaron como unidades de estudio las 48 especies y 27 géneros actualmente reconocidos (Apéndice) y como esquema temporal la secuencia de SALMAS del Cenozoico sudamericano (véase Pascual *et al.*, 2002). Cabe señalar que en este estudio no se incluyó al segundo género y especie de megadolodino

recientemente descrito por Carlini *et al.* (2006a), dado que este taxón proviene de la Formación Urumaco (Venezuela) que sólo puede ser asignada por la presencia de algunos mamíferos xenartros al lapso Chasiyuense-Huayqueriense (Carlini *et al.*, 2006b) sin que sea posible precisar por el momento si corresponde a ambas SALMAs o a una sola de ellas.

Como se mencionó en la Introducción, en este estudio se sigue el esquema clasificatorio propuesto por Cifelli (1983) y Cifelli y Villarroel (1997). Recientemente ha sido publicada la revisión de Soria (2001) que muestra diferencias con el esquema seguido aquí. La revisión fue compilada y editada por G. Vucetich y C. Deschamps (con la colaboración de M. Bond, G. López y M. Reguero, todos ellos de la División Paleontología Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata) a partir del manuscrito de la tesis doctoral de Soria, quien falleció trágicamente en 1989 en un accidente automovilístico. Pese a tratarse de una revisión detallada, las conclusiones de Soria no se basan en un esquema cladístico sino evolucionista (una visión casi completamente abandonada por los taxónomos en la actualidad) y, obviamente, no incorpora los taxones descritos con posterioridad a su fallecimiento. Por estas razones, y pese a que en nuestra opinión se trata de un aporte valioso que merece ser estudiado y discutido, en este trabajo no hemos seguido su esquema clasificatorio supragenérico.

La diversidad fue calculada tanto para géneros como para especies, haciendo el recuento de taxones durante cada SALMA. Para ajustar el valor de la riqueza taxonómica eliminando fallas en el registro o extinciones locales, se siguió el criterio del «*range-through method*» (Boltovskoy, 1988). Así, si un taxón está ausente en una SALMA pero se halla presente en las SALMAs precedentes y subsiguientes, se le considera presente en dicha SALMA.

Las tasas de recambio se obtuvieron a partir del cálculo de los porcentajes de primeras y últimas apariciones (%PA y %UA, respectivamente) tanto para las especies como para los géneros. El %PA se estimó mediante la relación entre el número total de primeras apariciones y el total de taxones presentes en cada SALMA. Por su parte el %UA se calculó mediante la relación entre el número total de últimas apariciones y el total de taxones presentes en cada SALMA.

## Resultados

### Diversidad

Durante el lapso comprendido entre las SALMAs Itaboraiense-Lujanense, los Protheroheriidae muestran grandes cambios en la diversidad de géneros y especies (figs. 1 y 2). En este período se observan cuatro picos de diversidad, dos menores en las SALMAs Casamayoreense y Laventense y dos mayores en las SALMAs Santacrucesense y Huayqueriense. Estos picos están interrumpidos por dos hiatos en el registro, uno en las SALMAs Divisaderense-Tinguiriquense y el otro en la SALMA Mayoense, en los cuales no se registra ningún proterotérico (figs. 1 y 2). Dado que la cantidad de grupos de mamíferos en

estas tres SALMAs es baja cuando se la compara con las restantes SALMAs postpaleocenas (véase Wyss *et al.*, 1990; Pascual *et al.*, 1996) la ausencia de proterotéricos muy probablemente indique una falencia del registro y no eventos de extinción o de retracción del área de distribución.

La única especie de la SALMA Friasense (*Anisolophus minusculus*; figs. 1 y 2b) no ha sido efectivamente registrada aún en dicha SALMA, pero dada su presencia en las SALMAs Santacrucesense y Colloncureense, se ha inferido su presencia sobre la base del criterio del «*range-through method*». En cuanto a la SALMA Uquiense, en la que hasta el momento no se han registrado proterotéricos, el «*range-through method*» permite inferir la presencia del género *Neobrachytherium* en dicha SALMA, ya que el mismo se halla presente en las SALMAs Chapadmalalense y Ensenadense-Lujanense (figs. 1 y 2b).

### Tasas de primera y última aparición

En general, los Protheroheriidae muestran durante su biocrón una elevada tasa de recambio tanto a nivel de géneros como de especies. En el primer caso, el %PA muestra cinco picos mayores (SALMAs Itaboraiense-Riochiquense, Mustersense, Deseadense, Chasiyuense y Chapadmalalense) y dos menores (SALMAs Santacrucesense y Laventense) (fig. 3). El %UA evidencia cinco picos mayores (SALMAs Itaboraiense, Casamayoreense-Mustersense, Laventense, Montehermosense y Lujanense) y dos menores (SALMAs Deseadense y Santacrucesense) (fig. 3). Análogamente, a nivel de especies se observan elevados %PA y %UA durante todo el biocrón del grupo (fig. 4), aunque con algunas particularidades: 1) en la SALMA Colhuehuapense el %PA es mayor que el %UA; 2) en las SALMAs Colloncureense y Lujanense se registran sólo UA; y 3) en la SALMA Ensenadense únicamente PA.

## Discusión

### Cambios en la diversidad

El pico de diversidad de la SALMA Casamayoreense corresponde al acmé de los Anisolambdinae (figs. 1 y 2a). Durante esta SALMA los climas fueron predominantemente cálidos y húmedos, registrándose un marcado desarrollo de los bosques (Romero, 1986; Pascual *et al.*, 1996). Asimismo, en

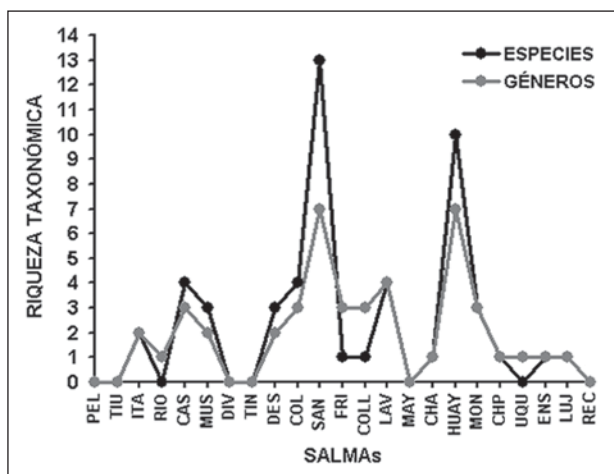


Fig. 1.—Riqueza taxonómica de las especies y géneros de los Proterotheriidae.

Referencias: SALMAs: «Edades-mamífero» sudamericanas; PEL: Peligrense; TIU: Tiupampense; ITA: Itaboraiense; RIO: Riochiquense; CAS: Casamayorensis; MUS: Mustersense; DIV: Divisaderense; TIN: Tinguiriquense; DES: Deseadense; COL: Colhuehuapense; SAN: Santacrucense; FRI: Friasense; COLL: Colloncurensis; LAV: Lavatense; MAY: Mayoense; CHA: Chasiquense; HUAY: Huayqueriense; MON: Montehermosense; CHP: Chapadmalalense; UQU: Uquiense; ENS: Ensenadense; LUJ: Lujanense; REC: Reciente.

esta SALMA se registra una notable radiación de mamíferos (e.g., marsupiales polidolópidos, notoungulados, astrapoteros) que, en conjunto, se hallan bien adaptados a este tipo de hábitats (Cifelli, 1985; Pascual *et al.*, 1996; Zimicz, 2004). Dicho contexto climático-ambiental daría cuenta del apogeo de los anisolambdinos, cuya dentición braquiodonte y bunosenodonte indica el consumo de hojas y frutos. Por otra parte, la morfología de su esqueleto apendicular y su pequeña talla también concuerdan con lo esperable para fitófagos que habitan áreas forestadas (McFadden, 1992; Villafañe, 2005).

Durante la SALMA Deseadense los proteroteriidos no alcanzan una diversidad importante (figs. 1 y 2). Sin embargo, allí se produce una instancia trascendente en cuanto a su composición taxonómica y tipos adaptativos. Por un lado, se registra *Protheosodon coniferus* (probablemente el último anisolambdino; fig. 2a) que aunque todavía conserva una serie de caracteres morfológicos arcaicos, alcanza la mayor talla y muestra el mayor grado de hipsodancia de la subfamilia (Cifelli, 1983; Soria, 2001; Villafañe, 2005). Por el otro, se registran los primeros Proterotheriinae (fig. 2b), cuyas especies se caracterizan por presentar una serie de caracteres más derivados, como la mayor altura de la corona y

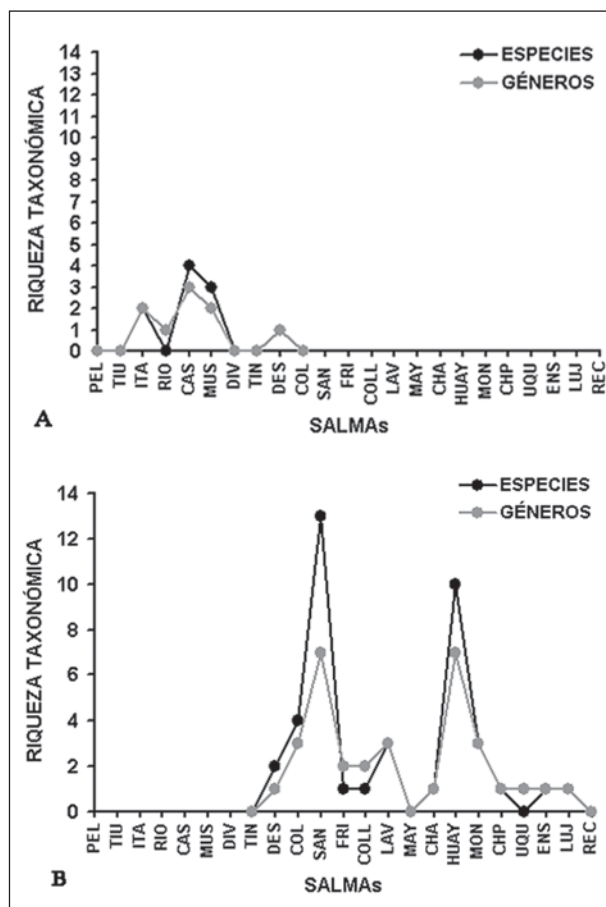


Fig. 2.—Riqueza taxonómica de las especies y géneros de los Anisolambdinae y Proterotheriinae. A) Anisolambdinae. B) Proterotheriinae. Para referencias, ver figura 1.

la reducción de la fórmula dentaria (Soria, 2001). Los cambios en los Proterotheriidae también se aprecian en otros mamíferos, ya que taxones bien diversificados durante el Paleoceno y el Eoceno (e.g., Polydolopidae, Trigonostylopidae, Oldfieldthomasiidae, Henricosborniidae, Notostylopidae y ciertos Dasypodidae) disminuyen fuertemente su diversidad o se extinguen, al tiempo que se registran por primera vez o se diversifican tipos más «modernos», como los Palaeothentidae, Abderitidae, Toxodontidae, Caviomorpha, Platyrrhini (Pascual *et al.*, 1985, 1996).

Desde un punto de vista climático-ambiental, la SALMA Deseadense se desarrolla casi totalmente entre las glaciaciones antárticas Oi-1 y Mi-1 (véase Zachos *et al.*, 2001) con niveles del mar más bajos que los del Eoceno (véase Haq *et al.*, 1987). Asimismo, se produce un marcado incremento de los mamíferos hipsodontes y pastadores, que por prime-

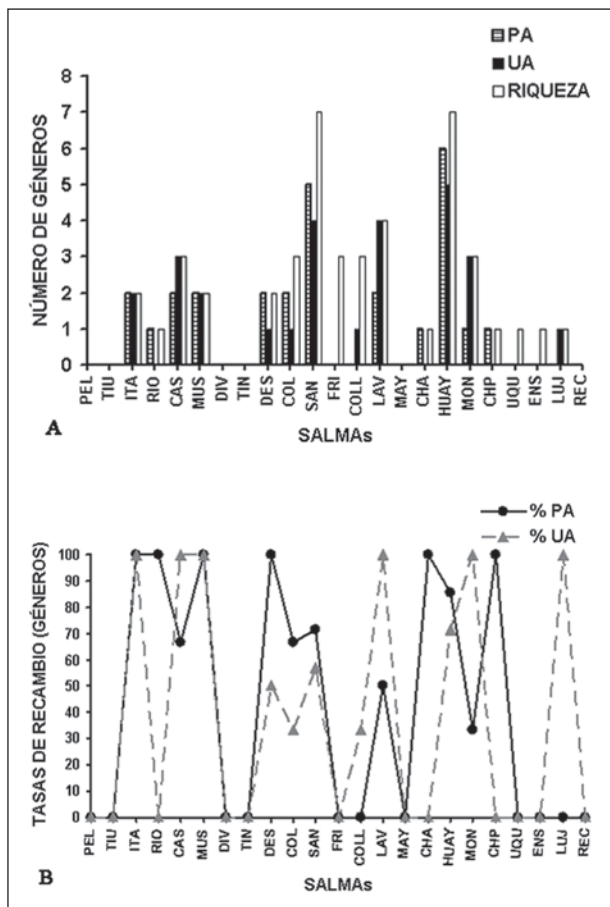


Fig. 3.—Riqueza, primeras apariciones (PA), últimas apariciones (UA) y tasas de recambio (%PA y %UA) de los géneros de Protheroheriidae. A) Riqueza y total de primeras y últimas apariciones. B) Porcentajes de primeras y últimas apariciones. Para referencias, ver figura 1.

ra vez pasan a ser predominantes en las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos (Cifelli, 1985; Marshall y Cifelli, 1990; Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Esto ha permitido inferir que durante la SALMA Deseadense se desarrolló una biota indicadora de ambientes más abiertos que los de las SALMAs precedentes, al menos de tipo sabana arbolada (Webb, 1978; Pascual *et al.*, 1996; Croft, 2001; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). La presencia de ambientes abiertos ha sido corroborada por la abundancia de fitolitos en las mismas capas portadoras de los mamíferos deseadenses (Feruglio, 1949; Spalletti y Mazzoni, 1977, 1979). Sin embargo, la presencia de diversos tipos de marsupiales escansoriales e insectívoro-frugívoros como los Palaeothentidae y los Abderitidae (Marshall, 1980; Ortiz-Jaureguizar, 2003) indica que

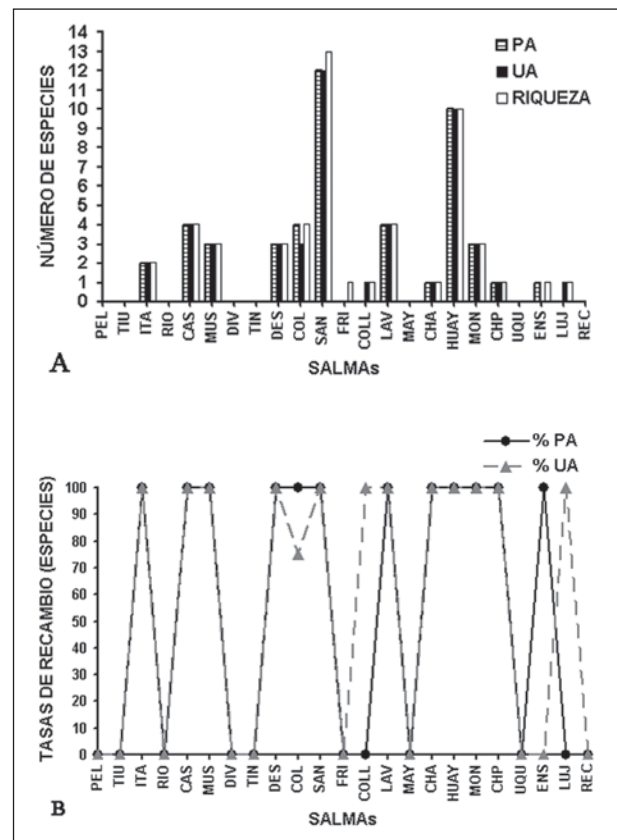


Fig. 4.—Riqueza, primeras apariciones (PA), últimas apariciones (UA) y tasas de recambio (%PA y %UA) de las especies de Protheroheriidae. A) Riqueza y total de primeras y últimas apariciones. B) Porcentajes de primeras y últimas apariciones. Para referencias, ver figura 1.

los bosques aún estaban bien desarrollados (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Cabe destacar que los Protheroheriidae han sido hallados mayoritariamente en la región patagónica, cuyo patrón climático-ambiental muestra algunas diferencias con aquel de latitudes más septentrionales, como las del actual territorio de Bolivia. Tomando como modelo el registro de roedores de ambas zonas, en las dos se desarrollaron climas cálidos y húmedos, con hábitats forestados. Sin embargo, en Patagonia la mayor diversidad de tipos protohispodontes permite inferir la existencia de ambientes más abiertos, compatibles con los hábitos pastadores de dichos roedores (Vucetich, 1986, 1989, 1991). Esta interpretación se halla corroborada por la presencia de primates en Bolivia (e.g. Hoffstetter, 1969; Rosenberger, 1981) y su ausencia en Patagonia (Vucetich, 1986; Pascual *et al.*, 1996). Coincidentemente, las evidencias paleobotánicas

indican que durante el Oligoceno más tardío una vegetación más abierta, de tipo sabana-parque, reemplazó a los bosques en las áreas patagónicas ubicadas al este de la actual Cordillera de los Andes (Troncoso y Romero, 1998).

En la SALMA Santacrucense se observa el momento de mayor riqueza taxonómica de los Protheroheriidae, representados por 13 especies y 7 géneros (figs. 1 y 2b). Esta elevada riqueza taxonómica está vinculada con las condiciones climático-ambientales. La fauna santacrucense de Patagonia se desarrolló bajo la influencia del «Mar Paranaense», un mar cálido y de escasa profundidad (véase Webb, 1995; Pascual *et al.*, 1996) y de un clima cálido y húmedo, como consecuencia del denominado «óptimo climático del Mioceno» (Zachos *et al.*, 2001). Entre los mamíferos predominan los pastadores, mientras que reducen su importancia los ramoneadores y los frugívoros (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Las evidencias indican que durante la SALMA Santacrucense se produjo un balance entre los pastizales y los bosques, probablemente reflejado por una vegetación de tipo sabana arbolada o parque (Webb, 1978; Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). En este contexto, los proterotéridos no sólo muestran la mayor diversidad taxonómica, sino también la mayor diversidad de tallas. Así, el rango de masa corporal varía entre los 21 kg de *Lambdaconus lacerum* a los 190 de *Diadiaphorus majusculus*, aunque la mayoría se encuentra en un rango comprendido entre los 50 y los 80 kg (Villafañe, 2005). Tomando en cuenta el grado de hipsodoncia, todos los proterotéridos santacrucenses son braquiodontes o levemente braquiodontes (Soria, 2001). Todas estas características sugieren que fueron formas básicamente ramoneadoras, probablemente similares ecológicamente a los pequeños ungulados que actualmente se distribuyen en las regiones boscosas del planeta (véase Bond, 1986; Cifelli y Guerrero Díaz, 1989; Soria, 2001). Finalmente, cabe destacar que en esta SALMA se registra la especie más monodáctila no sólo de los Protheroheriidae (*Toatherium minusculum*) sino de cuantas formas de ungulados se conocen (véase Scott, 1910, 1937; Cifelli y Guerrero Díaz, 1989; Soria, 2001).

La diversidad de los Protheroheriidae comienza a disminuir en la SALMA Friasense, llegando incluso a «desaparecer» en la SALMA Mayoense (figs. 1 y 2b), aunque dado el escaso número de taxones registrados en esta SALMA (Ortiz-Jaureguizar *et al.*, 1993; Madden *et al.*, 1997) probablemente su

ausencia obedezca a fallas en el registro. No obstante, es destacable que esta reducción en la diversidad se produce precisamente en paralelo con las notables variaciones climático-ambientales que afectaron fuertemente a la región patagónica durante la parte más tardía del Mioceno Medio. Bajo la influencia de la fase Quechua de la orogenia andina, la Cordillera de los Andes comienza a experimentar un importante incremento en altura, comenzando a actuar como una barrera para los vientos húmedos provenientes del Océano Pacífico, y desencadenando el inicio de la desertización de la Patagonia (Pascual *et al.*, 1996). Asimismo, la glaciación de la Antártica Occidental hace que las temperaturas disminuyan. La disminución sinérgica en las precipitaciones y el descenso de las temperaturas conduce a un cambio en los hábitats, reduciéndose la extensión de los bosques y extendiéndose los pastizales. Así se inicia el proceso de expansión de las sabanas herbáceas y los pastizales (que devendrán dominantes hasta los comienzos del Pleistoceno) al tiempo que los mamíferos indicadores de ambientes cálidos y bosques (e.g., Primates) no volverán a registrarse en las regiones australes del continente americano (e.g., Pascual, 1984a; Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

El registro de la SALMA Laventense (Colombia) presenta algunas características destacables, a pesar de su baja diversidad (véanse Apéndice y figs. 1 y 2b). Allí aparece una de las dos especies conocidas de Megadolodinae, *Megadolodus molariformis*, que es ecológicamente similar a los *Suoidea* actuales, habitaba zonas boscosas o selváticas, poseía una dieta omnívora u omnívoro-frugívora (Cifelli y Villarroel, 1997) y una masa corporal estimada de unos 175 kg (Villafañe, 2005). Junto con esta especie se registran tres especies de proteroterinos, *Lambdaconus colombianus*; *Prolicaphrium sanalfonensis*, y *Villarroellia totoyo*, todas poseedoras de molares braquiodontes (con coronas más bajas que las de las especies de la SALMA Santacrucense), ramoneadoras, habitantes de ambientes cerrados (Cifelli y Guerrero, 1997) y tallas que varían entre los 10 y los 94 kg (Villafañe, 2005). En esta SALMA se interrumpen dos tendencias que, en la parte austral del continente, comenzaron a registrarse a partir de la SALMA Santacrucense: aumento de la altura de la corona de los molares e incremento de la talla (Soria, 2001; Villafañe, 2005). La peculiar asociación laventense de Protheroheriidae arcaicos y relictuales muestra, como la mayoría de la fauna acompañante, que existen marcadas dife-

rencias climáticas entre la zona ecuatorial y Patagonia al inicio del Mioceno Superior. Así, mientras en el norte la fauna se desarrollaba en un medio ecuatorial de baja altura, con poco relieve local, amplio desarrollo de bosques y climas cálidos y húmedos, la fauna patagónica debía soportar climas más áridos y fríos (Pascual *et al.*, 1996; Kay y Madden, 1997). De este modo, el norte de Sudamérica obró, al menos para los proterotéridos y otras formas adaptadas a los mismos hábitats, como un «refugio» que permitió la subsistencia de formas que en Patagonia habían caracterizado al Paleógeno y al Neógeno más temprano.

Durante la SALMA Chasiyuense la diversidad es baja, con un único género (*Neobrachiatherium*) y dos especies (figs. 1 y 2b). De acuerdo con Soria (2001) este es el primer registro de una forma mesodonte, con molares menos braquiodontes que los de *Toatherium* (SALMA Santacruzense) pero más que *Epitherium* y *Eoauchenia* (SALMAs Huayqueriense-Montehermosense). Asimismo, las especies de este género no muestran ninguna evidencia de monodactilia funcional, como sí ocurría en *Toatherium*. La mayoría de las especies de *Neobrachiatherium* se registra en las SALMAs subsiguientes (Huayqueriense-Montehermosense) en las provincias de Mendoza, Catamarca y Corrientes, i.e., en ambientes más húmedos y relativamente más forestados que los que se registran en las formaciones coetáneas de la provincia de Buenos Aires (véase Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Este conjunto de características morfofuncionales y corológicas sugiere que durante la SALMA Chasiyuense *Neobrachiatherium* habitaba las zonas más forestadas.

La SALMA Huayqueriense, al igual que la SALMA Santacruzense, representa para los Protheroheriidae un momento de radiación taxonómica importante, con 10 especies y 7 géneros (figs. 1 y 2b). Es necesario destacar que en ambas SALMAs los Protheroheriidae evidenciaron diferente composición taxonómica (tanto en géneros como en especies), de tallas, y de grados de hipsodoncia, lo cual sugiere que el grupo habría respondido exitosamente a las diferencias climático-ambientales existentes entre ellas, explotando distintas zonas adaptativas (Villafañe, 2005). Mientras que en la SALMA Santacruzense se registra un equilibrio entre pastizales y bosques, durante la SALMA Huayqueriense (que integra lo que Pascual y Bondesio (1982) denominaron la «Edad de las Planicies Australes») predominan los pastizales. Como sucede con la mayoría

de los mamíferos de este lapso (e.g., notoungulados Toxodontidae y Mesotheriinae, Dasypodidae y Gliptodontidae; véase Alberdi *et al.*, 1995a; Ortiz-Jaureguizar, 1998), los Protheroheriidae muestran un incremento en el número de especies de mayor talla, así como también en la altura de la corona de los molariformes, ya que se registran conjuntamente especies con molares braquiodontes (e.g., *Protheroherium cervioides*), mesodontes (e.g., *Neobrachiatherium intermedium*) y protohipsodontes (e.g., *Diplasiotherium pampa*).

La presencia de especies de mayor talla y de coronas más elevadas concuerda con los hábitats predominantes durante la SALMA Huayqueriense (véase Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Esta peculiar coexistencia de formas braquiodontas, mesodontas y protohipsodontas también concuerda con los datos provenientes de los isótopos estables del carbono, que indican la coexistencia durante este lapso de tipos dietarios C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, en lugar de los puramente C<sub>3</sub> registrados en las SALMAs precedentes (McFadden *et al.*, 1996). De acuerdo con Cerling *et al.* (1993), la presencia de plantas C<sub>4</sub> como un componente significativo de los ecosistemas continentales del Mioceno Tardío puede estar vinculada al incremento de la estacionalidad y la aridez, así como a los niveles decrecientes de CO<sub>2</sub> en la atmósfera. El patrón de diversidad observado en los proterotéridos es concordante con estos ambientes, al observarse un incremento en la diversidad de las formas que presentan molares con coronas más altas.

A partir de la SALMA Huayqueriense, la diversidad de los Protheroheriidae disminuye. En la SALMA Montehermosense sólo se registran tres géneros, *Diplasiotherium*, *Epitherium* y *Eoauchenia*, cada uno representado por una única especie (véanse Apéndice y figs. 1 y 2b). De estos géneros, dos (i.e., *Diplasiotherium* y *Epitherium*) se hallaban presentes en la precedente SALMA Huayqueriense. *Diplasiotherium robustum* es la especie de mayor talla de la familia (395 kg; véase Villafañe, 2005) y presenta molares protohipsodontes (Soria, 2001). Por su parte, las dos especies restantes poseen una talla menor (113 kg en el caso de *Epitherium laternarium* y 64 kg en el de *Eoauchenia primitiva*; véase Villafañe, 2005) y molares braquiodontes (Soria, 2001). Si bien las tres se hallan en simpatria en la provincia de Buenos Aires (Formación Monte Hermoso; Soria, 2001) las marcadas diferencias de talla habrían evitado la competencia (Villafañe, 2005). Durante la SALMA Montehermosense, inte-

grante de la denominada «Edad de las Planicies Australes» (Pascual y Bondesio, 1982) predominan los ambientes abiertos, con los bosques restringidos (al menos en la actual región pampeana, donde han sido registradas las tres especies de proterotéridos) a los cursos de agua (véase Ortiz-Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

De forma análoga a lo sucedido con el resto de los ungulados nativos (e.g., Cifelli, 1985, Alberdi *et al.*, 1995b,c; Pascual *et al.*, 1996; Bond, 1999; Ortiz-Jaureguizar, 2001) los Protheroheriidae declinan marcadamente en la SALMA Chapadmalalense (figs. 1 y 2b), en la que están representados por una especie (*Neolicaphrium major* Soria, 2001), exclusiva de dicha SALMA. Durante la SALMA Uquiense (figs. 1 y 2b) no se han hallado especies de esta familia, ausencia que puede deberse a una falla del registro o reflejar una extinción local, ya que el género *Neolicaphrium* se halla registrado en la SALMA Chapadmalalense en la región Pampeana y luego «reaparece» en las SALMAs Ensenadense y Lujanense, pero no en la región pampeana sino en el centro de la Argentina, en la Mesopotamia y en Uruguay (Bond *et al.*, 2001). Como en el caso de la especie friasense *Anisolophus minusculus*, siguiendo el criterio del «range-through method» en este trabajo se consideró que el género *Neolicaphrium* se hallaba presente en la SALMA Uquiense, ya que está presente en las SALMAs Chapadmalalense y Ensenadense.

Durante las SALMAs Ensenadense y Lujanense se registra una única especie (*Neolicaphrium recens*) en sedimentos del centro y NE de Argentina, así como en el Uruguay (Tauber, 2000; Bond *et al.*, 2001). Hasta el momento, esta es la última especie registrada de la familia (véanse Apéndice y figs. 1 y 2b). Desde un punto de vista climático-ambiental, a partir de la SALMA Chapadmalalense y durante la SALMA Uquiense se registran ambientes áridos, esteparios, particularmente en la región pampeana (e.g., Genise, 1989; Zárate, 1989). Durante la última de estas SALMAs los climas y los ambientes cambian desde predominantemente abiertos y secos (de tipo estepa) al inicio de la misma, a más húmedos y cálidos durante el resto de la SALMA. Posteriormente hay una alternancia entre climas cálidos-húmedos con vegetación de tipo chaqueña y climas fríos-secos con predominio de las estepas de tipo Monte (SALMAs Ensenadense-Lujanense) como resultado de la periodicidad incrementada de los períodos glaciales (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Así,

la baja diversidad de los Protheroheriidae que se observa a partir de la SALMA Chapadmalalense (figs. 1 y 2b) concuerda con la mayor aridez ambiental. Por otra parte, es importante recordar que la especie terminal de este grupo, *Neolicaphrium recens*, alcanza una menor talla y un menor grado de hipsodoncia que el de aquellas especies de las SALMAs Huayqueriense y Montehermosense (Villafañe, 2005). Estas características ecológicas concuerdan con los ambientes predominantes en dicha región desde el Mioceno Superior, más cálidos, húmedos y estables que aquellos registrados en las mismas SALMAs en la región Pampeana (Cione *et al.*, 1999; Tauber, 2000; Bond *et al.*, 2001; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Finalmente, es importante destacar que la declinación en la diversidad de los Protheroheriidae es previa al arribo de sus potenciales competidores neárticos (i.e., équidos, cérvidos y camélidos), ya que éstos se registran por primera vez en capas uquienses del NO argentino (Equidae; véase Prado *et al.*, 1998) y ensenadenses de la región pampeana (cérvidos y camélidos; véase Alberdi *et al.*, 1995b; Bond, 1999), coexistiendo con los últimos proterotéridos durante las SALMAs Ensenadense-Lujanense y extinguiéndose muchos de ellos (i.e., proterotéridos, équidos, grandes cérvidos y camélidos) conjuntamente durante la denominada «extinción de la megafauna» (véase Pascual *et al.*, 1996; Cione *et al.*, 2003; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Por otra parte, las diferencias de talla (véase Alberdi *et al.*, 1995c) habrían impedido la competencia, ya que los équidos poseen una masa corporal mucho mayor que aquella de los últimos proterotéridos (Villafañe, 2005). También es improbable que la caída en la diversidad se deba al ingreso de depredadores neárticos (i.e., félidos, cánidos), ya que éstos se registran por primera vez mucho después (SALMA Ensenadense; véase Alberdi *et al.*, 1995b,c; Pascual *et al.*, 1996; Cione *et al.*, 1999; Ortiz-Jaureguizar, 2001) y coexisten con los Protheroheriidae durante las SALMAs Ensenadense-Lujanense.

### *Cambios en las tasas de recambio*

Al analizar el patrón de las tasas de recambio se aprecia que los %PA y los %UA: 1) acompañan en general a la riqueza taxonómica, y 2) varían entre sí de manera similar, sin que se registren grandes desajustes entre ellos (figs. 3 y 4). Esto es particularmente claro a nivel de las especies, donde ambas



## Apéndice

Especie	Distribución (SALMAS)	Referencias
<b>Subfamilia Anisolamndinae</b>		
<i>Wainka tshotshe</i>	ITA	Simpson (1948)
<i>Paranisolambda prodromus</i>	ITA	Paula Couto (1952)
<i>Anisolambda amel</i>	CAS	Simpson (1948)
<i>Anisolambda fissidens</i>	CAS	Simpson (1948)
<i>Eolicaphrium primarium</i>	CAS	Soria (2001)
<i>Guilielmofloweria plicata</i>	CAS	Cifelli (1983)
<i>Heteroglyphis dewoletzky</i>	MUS	Cifelli (1983)
<i>Xesmodon langi</i>	MUS	Simpson (1948)
<i>Xesmodon? prolixus</i>	MUS	Cifelli (1983)
<i>Protheosodon coniferus</i>	DES	Loomis (1914)
<b>Subfamilia Protheroheriinae</b>		
<i>Lambdaconus inequeifacies</i>	DES	Soria (2001)
<i>Lambdaconus suinus</i>	DES	Soria (2001)
<i>Paramacrauchenia inexpectata</i>	COL	Soria (2001)
<i>Prolicaphrium specillatum</i>	COL	Soria (2001)
<i>Paramacrauchenia scamnata</i>	COL	Soria (2001)
<i>Lambdaconus lacerum</i>	COL-SAN	Soria (2001)
<i>Picturotherium migueli</i>	SAN	Kramarz y Bond (2005)
<i>Tetramerorhinus fleaglei</i>	SAN	Kramarz y Bond (2005)
<i>Tetramerorhinus prosistens</i>	SAN	Soria (2001)
<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	SAN	Soria (2001)
<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	SAN	Kramarz y Bond (2005)
<i>Tetramerorhinus mixtum</i>	SAN	Soria (2001)
<i>Thoatherium minusculum</i>	SAN	Soria (2001)
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	SAN	Soria (2001)
<i>Diadiaphorus caniadensis</i>	SAN	Kramarz y Bond (2005)
<i>Anisolophus australis</i>	SAN	Soria (2001)
<i>Anisolophus floweri</i>	SAN	Soria (2001)
<i>Anisolophus minusculum</i>	SAN-COLL	Soria (2001)
<i>Prolicaphrium sanalfonensis</i>	LAV	Cifelli y Villarroel (1997)
<i>Villarroelia totoyoi</i>	LAV	Cifelli y Villarroel (1997)
<i>Lambdaconus colombianus</i>	LAV	Cifelli y Villarroel (1997)
<i>Neobrachytherium ullumense</i>	CHA	Soria (2001)
<i>Neobrachytherium intermedium</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Neobrachytherium morenoi</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Protheroherium cervioides</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Neobrachytherium ameghinoi</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Lophogonodon gradatum</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Lophogonodon paranensis</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Thoatheriopsis mendocensis</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Epecuenia thoatherioides</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Diplasiotherium pampa</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Epitherium? eversus</i>	HUAY	Soria (2001)
<i>Epitherium laternarium</i>	MON	Soria (2001)
<i>Eoachenia primitiva</i>	MON	Soria (2001)
<i>Diplasiotherium robustum</i>	MON	Soria (2001)
<i>Neolicaphrium major</i>	CHP	Soria (2001)
<i>Neolicaphrium recens</i>	ENS-LUJ	Bond et al. (2001)
<b>Subfamilia Megadolodinae</b>		
<i>Megadolodus molariformis</i>	LAV	Cifelli y Villarroel (1997)
<i>Bunodus enigmaticus</i> (*)	CHA-HUA	Carlini et al. (2006a)

tasas cambian de manera casi idéntica (fig. 4b), mientras que a nivel de géneros las tasas muestran un desajuste ligeramente mayor (fig. 3b). La tendencia de las tasas de recambio a fluctuar conjuntamente indica la existencia de un fuerte reemplazo taxonómico entre SALMAS. En líneas generales,

este reemplazo es independiente de la riqueza taxonómica, ya que se observan altas tasas de recambio tanto en SALMAS con baja riqueza como en aquellas con una riqueza elevada (figs. 3 y 4).

Las altas tasas de recambio probablemente sean una respuesta a los cambios climático-ambientales existentes entre SALMAS sucesivas (véase Pascual, 1984a, 1984b). Asimismo, dan cuenta del gran valor biocronológico de los Protheroheriidae, ya que muy pocos géneros (e.g., *Lambdaconus*, *Anisolophus*, *Neobrachytherium*, *Diplasiotherium*, *Neolicaphrium*) y sólo dos especies (*Lambdaconus lacerum* y *Anisolophus minusculus*) se registran en más de una SALMA (véanse Apéndice y también Soria, 2001 y Villafañe, 2005).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Jorge Morales Romero la invitación cursada para participar en este volumen especial de Estudios Geológicos en homenaje a la Dra. María Dolores Soria Mayor. Los autores también agradecen a la Dra. Paula Posadas la lectura crítica del manuscrito original. Este trabajo fue parcialmente financiado por subsidios del CONICET (PIP 5604) y la ANCYC (PICT2004 N.º 26298) de la Argentina y del MEC de España (Proyecto CGL2006-01773/BTE) a EOJ. La primera autora (ALV) es becaria doctoral del CONICET y los dos restantes (EOJ y MB) son miembros de la Carrera del Investigador de la misma institución, a la cual todos ellos agradecen muy especialmente el continuo apoyo y soporte a sus respectivos proyectos de investigación.

## Referencias

- Alberdi, M. T., Ortiz-Jaureguizar, E. y Prado, J. L. (1995a). Evolución de las comunidades de mamíferos continentales del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev. Esp. Paleontol.*, 10(1): 30-36.
- Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.) (1995b). *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 423 págs.
- Alberdi, M. T., Prado, J. L. y Ortiz-Jaureguizar, E. (1995c). Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biol. J. Linn. Soc.*, 54: 349-370.
- Ameghino, F. (1888a). *Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina*. P. E. Coni, Buenos Aires, 17 págs.
- Ameghino, F. (1888b). *Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno Superior de Monte-Hermoso, hasta ahora conocidos*. P. E. Coni, Buenos Aires, 21 págs.

- Ameghino, F. (1897). Mamíferos cretáceos de la Argentina. Segunda contribución al conocimiento de la fauna mastológica de las capas con restos de *Pyrotherium*. *Bol. Inst. Geog. Argentino*, 18: 406-429.
- Ameghino, F. (1901). Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba*, 16: 349-426.
- Ameghino, F. (1902a). Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba*, 17: 5-73.
- Ameghino, F. (1902b). Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Colpodon. *Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba*, 17: 71-138.
- Ameghino, F. (1904). Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anal. Museo Nac. Buenos Aires*, 3(3): 1-541.
- Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, W. A., Sues, H. D., Wing, S. L. (eds.) (1992). *Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 508 págs.
- Boltovskoy, D. (1988). The range-through method and first-last appearance data in paleontological surveys. *J. Paleontol.*, 62: 157-159.
- Bond, M. (1986). Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 173-185. Mendoza.
- Bond, M. (1999). Quaternary native ungulates of southern South America. A synthesis. *Quater. South Amer. Antarctic Penín.*, 12: 177-206.
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M. y Tauber, A. (2001). *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia) into South American Pleistocene. *Paleovertebrata*, 30(1-2): 37-50.
- Burmeister, H. (G.) (1879). *Description physique de la République Argentined'après des observations personnelles et étragnères 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteintes)*. P. E. Coni, Buenos Aires, 555 págs.
- Cabrera, A. (1939). Los géneros de la familia Typotheriidae. *Physis*, 14: 359-372.
- Carlini, A. A., Brandoni, D. y Sánchez, R. (2006b). First Megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. *J. Syst. Palaeontol.*, 4: 269-278.
- Carlini, A. A., Gelfo, J. N. y Sánchez, R. (2006a). A new Megadolodinae (Mammalia, Litopterna, Protheroheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene) of Venezuela. *J. Syst. Palaeontol.*, 4: 279-284.
- Cerling, T. E., Wang, Y. y Quade, J. (1993). Global ecological change in the late Miocene: expansion of C<sub>4</sub> ecosystems. *Nature*, 361: 344-345.
- Cifelli, R. L. (1983). The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *Amer. Mus. Novitates*, 2772: 1-49.
- Cifelli, R. L. (1985). South American ungulate evolution and extinction. En: *The Great American Biotic Interchange* (F. Stehli y S. D. Webb, eds.). Plenum Press, New York, 249-266.
- Cifelli, R. L. (1993). The phylogeny of the Native South American Ungulates. En: *Mammal Phylogeny: Placentals* (F. S. Szalay, M. J. Novacek y M. C. McKenna, eds.), Springer-Verlag, New York, 195-266.
- Cifelli, R. L. y Guerrero, J. (1997). Litopterns. En: *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (R. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, 289-302.
- Cifelli, R. L. y Guerrero Díaz, J. (1989). New remains of *Prothoatherium colombianus* (Litopterna, Mammalia) from the Miocene of Colombia. *J. Vertebrate Paleontol.*, 9: 222-231.
- Cifelli, R. L. y Villarroel, C. (1997). Paleobiology and affinities of *Megadolodus*. En: *Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia* (R. Kay, R. H., Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn eds.). Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, 265-288.
- Cione, A. L., Tonni, E. P., Bond, M., Carlini, A., Pardiñas, U. F. J., Scillato-Yané, G., Verzi, D. y Vucetich, M. G. (1999). Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. *Quater. South Amer. Antarctic Penín.*, 12: 53-59.
- Cione, A. L., Tonni, E. P. y Soibelzon, L. (2003). The broken zig-zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, n.s. 5: 1-19.
- Croft, D. A. (2001). Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity Distrib.*, 7: 271-287.
- Feruglio, E. (1949). Descripción geológica de la Patagonia. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales (YPF)* 2: 1-349.
- Frenguelli, J. (1921). Sobre un proteroterido del Pampeano superior de Córdoba, *Neolicaphrium recens*, nov. *Actas Acad. Nac. Cienc., Córdoba*, 7: 7-23.
- Genise, F. J. (1989). Las cuevas de *Actenomys* (Rodentia, Otdodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno superior) de Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana*, 26(1-2): 33-42.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. y Vail, P. R. (1987). Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167.
- Hernández Fernández, M., Salesa, M. J., Sánchez, I. M. y Morales, J. (2003). Paleocología del género *Anchitherium* von Meyer, 1834 (Equidae, Perissodactyla, Mammalia) en España: evidencias a partir de las faunas de macromamíferos. *Coloquios de Paleontología*, Volumen Extraordinario, 1: 253-280.
- Hoffstetter, R. (1969). Un primate de L'Oligocène inférieur Sud-Américain: *Branisella boliviana*, gen. et sp. nov. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, 269: 434-437.
- Hoffstetter, R. y Soria, M. F. (1986). *Neodolodus colombianus* gen. et sp. nov., un nouveau Condylarthre (Mammalia) dans le Miocene de Colombie. *C. R. Acad. Sci. Paris, série II* 303, 17: 1619-1622.
- Kay, R. F. y Madden, R. H. (1997). Paleogeography and paleoecology. En: *Vertebrate paleontology in the Ne-*

- tropics: *The Miocene fauna of La Venta, Colombia* (R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. F. John, eds.), Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, 520-550.
- Kramarz, A. y Bond, M. (2005). Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia. *Ameghiniana*, 42(3): 611-625.
- Loomis, F. B. (1914). *The Deseado Formation of Patagonia*. Rumford Press, Concord, 232 págs.
- Madden, R., Guerrero, J., Kay, R. F., Flynn, J. J., Swisher, C. C., III y Walton, A. H. (1997). The Laventan Stage and Age. En: *Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia* (R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. F. John, eds.), Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, 499-519.
- Marshall, L. G. (1980). Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana: Geology*, NS, 5: 1-145.
- Marshall, L. G. y Cifelli, R. L. (1990). Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age faunas, South America. *Paleovertebrata*, 19(4): 169-210.
- McFadden, B. J. (1992). *Fossil horses. Systematics, paleobiology, and evolution of the family Equidae*. Cambridge University Press, New York, 369 págs.
- McFadden, B. J., Cerling, T. E. y Prado, J. L. (1996). Cenozoic terrestrial ecosystem evolution in Argentina: evidence from carbon isotopes of fossil mammal teeth. *Palaios*, 11: 319-327.
- McKenna, M. C. (1956). Survival of primitive notoungulates and condylarths into the Miocene of Colombia. *Amer. J. Sci.*, 254: 736-734.
- McKenna, M. C. y Bell, S. K. (eds.) (1997). *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York, 631 págs.
- Mones, A. (1979). *Los dientes de los vertebrados*. Facultad de Humanidades y Ciencias, Montevideo, 99 págs.
- Mones, A. (1982). An equivocal nomenclature: What means hypsodonty? *Paläontol. Zeitschrift*, 56(1-2): 107-111.
- Moreno, F. P. y Mercerat, A. (1891). Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: Paleontología. *Rev. Museo de La Plata*, 1: 222-236.
- Ortiz-Jaureguizar, E. (1986). Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 4: 191-207. Mendoza.
- Ortiz-Jaureguizar, E. (1988). *Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un análisis cuali-cuantitativo basado en el registro argentino*. Tesis Doctoral (inérita), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 350 págs.
- Ortiz-Jaureguizar, E. (1998). Paleocología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la «Edad de las Planicies Australes» (Mioceno superior-Plioceno superior). *Estudios Geol.*, 54: 161-169.
- Ortiz-Jaureguizar, E. (2001). Cambios en la diversidad de los mamíferos sudamericanos durante el lapso Mioceno Superior-Holoceno: el caso pampeano. En: *Los fósiles y la paleogeografía*, 5 (G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza, eds.). Publicaciones del SEPAZ, Zaragoza, 397-403.
- Ortiz-Jaureguizar, E. (2003). Relaciones de similitud, paleocología y extinción de los Abderitidae (Marsupialia, Paucituberculata). *Coloquios Paleontol.*, Vol. Extr. 1: 475-498.
- Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M., López, G., Giallombardo, A. y Villafañe, A. (2002). Paleocología y evolución de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna): estimación de la masa corporal y análisis de su patrón de cambio durante el lapso Oligoceno Superior-Pleistoceno Superior (Edades-mamífero Deseadense-Lujanense). *Actas de las XVII Jornadas Argentinas de Mastozoología*: 37. Mar del Plata.
- Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M., López, G., Giallombardo, A. y Villafañe, A. (2003). Estimación de la masa corporal de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) y análisis de su patrón de cambio a través del tiempo. *Ameghiniana*, 40(4), Suplemento: 64R.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *J. Arid Environ.*, 66: 489-532.
- Ortiz Jaureguizar, E., Madden, R., Vucetich, M., Bond, M., Carlini, A., Goin, F., Scillato Yane, G. y Vizcaíno, S. (1993). Un análisis de similitud entre las faunas de la «Edad-mamífero Friasense». *Ameghiniana*, 30(3): 351-352.
- Pascual, R. (1984a). Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quater. South Ame. Antarctic Penin.*, 2: 1-30.
- Pascual, R. (1984b). La sucesión de las Edades-Mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anales Acad. Nac. Cienc. Exact., Fís. Nat.*, 36: 15-37.
- Pascual R. y Bondesio, P. (1982). Un roedor Cardiantheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, 19(1-2): 19-35.
- Pascual, R. y Ortiz-Jaureguizar, E. (1990). Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *J. Hum. Evol.*, 19: 2360.
- Pascual, R., Carlini, A. A., Bond, M. y Goin, F. J. (2002). Mamíferos cenozoicos. En: Haller, M. J. (ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino*, Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, 533-544.
- Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar, E. y Prado, J. L. (1996). Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. En: Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology (G. Arratia, eds.), *Münch. Geo. Abh.*, 30: 265-319.
- Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato-Yané, G. J. y Bond, M. (1985). Main pathways of diversification in South America. En: *The Great American Biotic Interchange* (F. Stehli y S. D. Webb, eds.) Plenum Press, New York, 219-247.
- Patterson, B. y Pascual, R. (1972). The fossil mammal fauna of South America. En: *Evolution, Mammals, and*

- Southern Continents* (A. Keast, F. C. Erk y B. Glass, eds.) SUNY Press, Albany, 247-309.
- Paula Couto, C. de (1952). Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brasil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. *Bull. Amer. Mus. Nat. History*, 99: 355-394.
- Prado, J. L., Alberdi, M. T. y Reguero, M. A. (1998). El registro más antiguo de *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Estudios Geol.*, 54: 85-91.
- Romero, E. J. (1986). Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 73: 449-461.
- Rosenberger, A. L. (1981). A mandible of *Branisella boliviana* (Platyrrhini, Primates) from the Oligocene of South America. *Int. J. Primat.*, 2: 1-7.
- Roth, S. (1899). Aviso preliminar sobre mamíferos mesozoicos encontrados en Patagonia. *Rev. Mus. La Plata*, 9: 381-388.
- Rovereto, C. (1914). Los estratos araucanos y sus fósiles. *An. Mus. Nac. Hist. Nat.*, 25: 1-250.
- Scott, W. B. (1910). Mammalia of the Santa Cruz beds. *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia* (1896-1899), 7: 1-156.
- Scott, W. B. (1937). *A history of the land mammals in the Western Hemisphere*. The MacMillan Company, New York, 786 págs.
- Simpson, G. G. (1948). The beginning of the Age of the Mammals in South America: Part I. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 91: 1-232.
- Simpson, G. G. (1980). *Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals*, Yale University Press, New Haven y London, 266 págs.
- Soria, M. F. (h) (2001). Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia): sistemática, origen y filogenia. *Monogr. Mus. Argent. Cienc. Nat.*, 1: 1-167.
- Spalletti, L. A. y Mazzoni, M. M. (1977). Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al sudeste del lago Colhue Huapi, provincia del Chubut. *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, 4: 261-283.
- Spalletti, L. A. y Mazzoni, M. M. (1979). Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del lago Colhué Huapi, provincia del Chubut. *Rev. Asoc. Geol. Argentina*, 34: 271-281.
- Tauber, A. (2000). Hallazgos de Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna) en el Pleistoceno de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana*, 37(2): 157-162.
- Troncoso, A. y Romero, E. J. (1998). Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. En: R. Fortunato, N. Bacigalupo, eds., *Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica*. \* *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 68: 149-172.
- Villafañe, A. L. (2005). *Paleoecología de los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna): Un estudio basado en los cambios en la masa corporal*. Tesis de Licenciatura (inédita), Facultad de Ciencias Naturales (sede Trelew), Universidad de la Patagonia San Juan Bosco, 145 págs.
- Vucetich, M. G. (1986). Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 157-165. Mendoza.
- Vucetich, M. G. (1989). Rodents (Mammalia) of the Lacayani fauna revisited (Deseadan, Bolivia). Comparison with new Chinchillidae and Cephalomyidae from Argentina. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris* 4E. Série, 11(section C, 4): 233-247.
- Vucetich, M. G. (1991). Los roedores de Salla y Lacayani (Bolivia) y su correlación con los de otras faunas de Edad Deseadense. *Rev. Técnica Yacim. Petrol. Fiscales Bolivianos*, 12: 625-629.
- Webb, S. D. (1978). A history of savannah vertebrates in the New World. Part II: South American Interchange. *Ann. Reviews Ecol. Sys.*, 9: 393-426.
- Webb, S. D. (1995). Biological implications of the middle Miocene Amazon seaway. *Science*, 269: 361-362.
- Wyss, A. R., Norell, M. A., Flynn, J. J., Novacek, M. J., Charrier, R., McKenna, M. C., Swisher, C. C., Frassinetti, D., Salinas, P. y Jin, M. (1990). A new Tertiary mammal fauna from central Chile: Implications for Andean stratigraphy and tectonics. *J. Vertebr. Paleont.*, 10(4): 518-522.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65Ma to Present. *Science* 292: 686-693.
- Zárate, M. (1989). *Estratigrafía y geología del Cenozoico tardío aflorante en los acantilados marinos comprendidos entre Playa San Carlos y el arroyo Chapadmalal, Partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires*. Tesis de Licenciatura (inédita), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 221 págs.
- Zimicz, N. A. (2004). *Paleontología y extinción de los marsupiales con dentición plagiaulacoide de América del Sur: un estudio basado en los cambios en el tamaño corporal*. Tesis de Licenciatura (inédita), Facultad de Ciencias Naturales (sede Trelew), Universidad de la Patagonia San Juan Bosco, 187 págs.

Recibido el 23 de octubre de 2006  
Aceptado el 16 de noviembre de 2006