



HISTORIA EVOLUTIVA Y PALEOBIOGEOGRÁFICA DE LOS VERTEBRADOS DE AMÉRICA DEL SUR

XXX Jornadas Argentinas
de Paleontología de Vertebrados

CONTRIBUCIONES del MACN

Número 6 ISSN 1666-5503

MINISTERIO DE CIENCIA, TECNOLOGIA
e INNOVACION PRODUCTIVA
CONSEJO NACIONAL DE INVESTIGACIONES
CIENTIFICAS Y TECNICAS

**Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”
e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales**

Dirección: Av. Angel Gallardo 470 - C1405DJR Buenos Aires
Rep. Argentina

Director: Dr. Pablo Tubaro

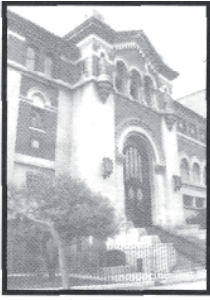
Esta publicación constituye la Sexta Edición de las *Contribuciones Científicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*. El presente volumen, titulado “Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur” constituye una selección de artículos originales realizados por especialistas reconocidos en cada una de las temáticas tratadas.

Editor de composición: Lic. Luis A. Compagnucci

Secretaría editorial: Lic. Alicia Cardozo

Toda correspondencia referida a suscripciones o canje de la serie *Contribuciones del MACN*, debe enviarse a: Canje de Publicaciones, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Av. Angel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina, o bien a la siguiente dirección electrónica: canje@macn.gov.ar

Hecho el depósito que establece la ley nº 11.732



CONTRIBUCIONES del MACN

Número 6

ISSN 1666-5503

**HISTORIA EVOLUTIVA Y PALEOBIOGEOGRÁFICA
DE LOS VERTEBRADOS DE AMÉRICA DEL SUR**

Editores:

Federico L. AGNOLIN

Gabriel L. LIO

Federico BRISSÓN EGLI

Nicolas R. CHIMENTO

Fernando E. NOVAS

**Buenos Aires
Mayo de 2016**

Los ungulados arcaicos de América del Sur: “Condylarthra” y Litopterna

Javier N. GELFO^{1,2,3}, Guillermo M. LÓPEZ^{2,3} & Malena LORENTE^{1,2}

¹ CONICET. ² División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA - La Plata, Buenos Aires, Argentina. ³ Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad nacional de la Plata. jgelfo@fcnym.unlp.edu.ar

Abstract: Archaic ungulates of South America: “Condylarthra” and Litopterna. In the present work we concisely describe the main problems around the origin and evolution of the Paleogene “Condylarthra” of South America, and their possible relationships in order to explain they link with the South American native ungulates. Particularly, their evident connection with extinct Litopterna, a South American and Antarctic group. Litopterna include together, a wide range of dental morphologies (*i.e.* bunodont, bunolophodont, lofoselenodont), and as it, dietary habits; with odd digits limbs like in Perissodactyla; but, with a wide range of types that also resemble some Artiodactyla.

Key words: Mammalia, Cenozoic, Condylarthra, Litopterna, South America.

Resumen: En el presente trabajo se describen sucintamente las principales problemáticas en torno al origen y evolución de los “Condylarthra” del Paleógeno de América del Sur, así como los posibles vínculos en relación al origen de los denominados ungulados nativos. En particular, su evidente relación con los extintos Litopterna, formas sudamericanas y antárticas, que combinan una amplio espectro de morfologías dentales (*i.e.* bunodontes, bunolofodontes, lofoselenodontes), y por ende dietarias; con miembros caracterizados por dígitos impares, como en los Perissodactyla; pero con una amplia diversidad de formas que también recuerdan a ciertos Artiodactyla.

Palabras clave: Mammalia, Cenozoico, Condylarthra, Litopterna, América del Sur.

INTRODUCCIÓN

Una de las características más distintivas en la evolución de los mamíferos placentarios del Cenozoico sudamericano, corresponde a la vasta radiación de los tradicionalmente denominados ungulados nativos de América del Sur (UNAS). Este heterogéneo grupo de herbívoros extintos, experimentó morfologías convergentes con diversos perisodáctilos, artiodáctilos y roedores. Clasificados tradicionalmente en cinco órdenes (*i.e.* Notoungulata, Litopterna, Astrapotheria, Xenungulata, Pyrotheria), los UNAS fueron reunidos como una subdivisión del Granorden Ungulata, en los Meridiungulata (McKenna & Bell 1997). La posibilidad de recuperar y analizar secuencias proteicas ha permitido indicar que al menos los Notoungulata y Litopterna se encuentran filogenéticamente próximos al “crown group” Perissodactyla (Welker *et al.*, 2015). Éstos resultados apoyan los vínculos paleobiogeográficos con América del Norte, para explicar el origen de los Theria sudamericanos y relaciona a los UNAS con los “Condylarthra” o ungulados arcaicos laurásicos.

Históricamente se ha sugerido que los UNAS evolucionaron *in situ* a partir de un hipotético ancestro eutérico, filogenéticamente próximo a los ungulados arcaicos del Cretácico Tardío y Paleoceno temprano de América del Norte (Simpson 1948; Cifelli 1983a, 1993). Al menos dos grupos Paleógenos de abolengo sudamericano, los Kollpaniinae y los Didolodontidae han sido identificados por diversos autores como parte de la radiación inicial vinculada al origen de los UNAS. Estas formas comparten una dentición braquiodonte y bunodonte, la cual es considerada erróneamente, como una condición primitiva en sí misma. En contraste, la inmensa mayoría de

los UNAS desarrollaron denticiones bunolofodontes, bunoselenodontes, lofodontes o selenodontes, muchas veces acompañadas de una tendencia a la hipsodoncia a partir del Eoceno medio (Madden, 2015).

Los Kollpaniinae y los Didolodontidae nunca fueron extremadamente diversos ni abundantes. Sin embargo, sus similitudes con formas laurásicas, su registro en el Paleoceno temprano de Sudamérica, y la plasticidad evolutiva del patrón dental, los ubica en un lugar clave para interpretar el origen y la evolución de los UNAS. En particular se evidencia en la continuidad de la morfológica dental entre los Didolodontidae y los Litopterna. Esto se refleja en los Protolipternidae y Megadolodinae, por la retención de coronas bajas y cúspides bulbosas, y en otras familias (*e.g.* Anisolambdidae, Sparnotheriodontidae, Protherotheriidae) por modificaciones de la morfología dental de didolodóntidos como *Didolodus* y *Ernestokokenia*.

Una revisión exhaustiva de la problemática de estos grupos excede en mucho el espacio de este trabajo. Se presenta aquí una síntesis de las principales líneas argumentales vigentes en cuanto a la evolución de estas formas.

UNGULADOS BASALES Y LITOPTERNAS BUNODONTES

La naturaleza endémica de los UNAS y en particular de los ungulados bunodontes mencionados no fue siempre reconocida (Tabla 1), siendo referidos muchas veces a condilartros laurásicos (*i.e.* Phenacodontidae, Periptychidae, Hypsodontidae) o nuevas familias (*i.e.* Selenoconidae, Pantostylopidae, Catathelidae), que posteriormente fueron consideradas sinónimos junior de notoungulados y litopternas (Simpson, 1948). Los géneros *Asmithwoodwardia*, *Didolodus*, *Notoprotonia*, *Lambdaconus*, y *Proectocion* fueron reunidos alternativamente como Phenacodontidae (Ameghino, 1904, 1906), Didolodidae, una familia bunode de litopternas (Scott, 1910), Bunolipternidae un grupo de litopternas derivados de condilartros laurásicos (Schlosser, 1923), y finalmente con el derivativo enmendado a Didolodontidae, reconocidos como parte del orden Condylarthra (Simpson, 1945, 1948, 1967a). A pesar de la separación formal, Simpson (1948) consideró que los litopternas no eran más que condilartros avanzados que sobrevivieron en América del Sur tiempo después que su “grado estructural” fuera reemplazado en otros continentes por los Perissodactyla y los Artiodactyla. En este contexto, la presencia de una dentición bunodonte y braquiodonte, se utilizó indiscriminadamente como sinónimo de carácter primitivo y como argumento para fundamentar a los Didolodontidae. Sin embargo el descubrimiento posterior de los Kollpaniinae para el Paleoceno temprano de Tiupampa, Bolivia (Muizon & Cifelli, 2000) planteó la presencia de un patrón bunodonte más generalizado, comparable a las formas más tempranas de América del Norte (Gelfo *et al.*, 2009). Los Kollpaniinae reúnen formas de pequeño tamaño, con masas que no superan los 5 kg, dentalmente caracterizadas por la presencia de cúspides bulbosas, molares con desarrollo de hipocono, metacónido invadiendo distalmente la cuenca del talónido, paracristida fuertemente arqueada, un gran hipocónido que rellena en gran medida el talónido, y cuya cuenca queda restringida a un surco que abre lingualmente (Muizon & Cifelli, 2000; Gelfo, 2006). Se encuentran representados por cinco géneros del Paleoceno temprano de Bolivia (Tiupampense) y al menos uno del Eoceno de Patagonia que requiere confirmación.

En contraste con las tempranas formas de Tiupampa, los Didolodontidae se caracterizan por importantes innovaciones en el desarrollo de su bunodoncia que los alejan de un patrón que podría considerarse basal. Corresponden a formas de pequeño a mediano tamaño, con cúspides bulbosas y predominio de crestas asociadas, pero nunca formando verdaderos lofos o una estructura selenodonte. Presentan una

Tabla 1. Síntesis de las distintas clasificaciones propuestas para los Condylarthra y Litopterna.

Lydekker, 1894	Ameghino, 1889	Ameghino, 1904	Ameghino, 1906	Scott, 1910	Schlosser, 1923
Orden UNGULATA Suborder Litopterna - Macraucheniiidae - Proterotheriidae	UNGULATA PERISSODACTYLA LITOPTERNA - Macraucheniiidae - Proterotheriidae - Homalodontotheriidae	Orden CONDYLARTHRA - Phenacodontidae - Periptychidae - Pantolambdidae - Pantostylopidae Orden PERISSODACTYLA - Macrauchenidae - Theosodontinae - Macraucheninae - Adiantidae - Proterotheriidae - Hyracotheriidae - Lophiodontidae	Orden CONDYLARTHRA - Pantostylopidae - Phenacodontidae - Catathleidae - Pantolambdidae - Arctocyonidae Orden PERISSODACTYLA - Hyracotheriidae - Palaeotheriidae - Macraucheniiidae - Proterotheriidae - Adiantidae	Orden LITOPTERNA - Macraucheniiidae - Proterotheriidae - Didolodidae	Orden UNGULATA Suborder Litopterna - Bunolipternidae - Macraucheniiidae - Proterotheriidae - Adiantidae
Simpson, 1945	Cifelli, 1983	McKenna y Bell, 1997	Soria, 2001	Muizon y Cifelli, 2000	Propuesta
Orden CONDYLARTHA - Didolodontidae Orden LITOPTERNA - Macraucheniiidae - Macraucheninae - Adiantinae - Proterotheriidae - Polymorphinae - Proterotheriinae	Orden CONDYLARTHRA DIDOLODONTOIDEA - Didolodontidae - Sparnotheriodontidae Orden LITOPTERNA SO. BUNOLIPTERNA - Protolipternidae SO. LOPHOLIPTERNA SF. MACRAUCHENOIDEA - Macraucheniiidae - Polymorphinae - Cramaucheninae - Macraucheninae - Adiantidae SF. PROTEROTHERIOIDEA - Proterotheriidae - Anisolambdinae - Proterotheriinae	Orden CONDYLARTHRA Didolodontidae Orden LITOPTERNA Protolipternidae SF. MACRAUCHENOIDEA - Macraucheniiidae - Sparnotheriodontinae - Polymorphinae - Cramaucheninae - Macraucheninae - Notonychopidae - Adiantidae - Indalecinae - Adiantinae SF. PROTEROTHERIOIDEA - Proterotheriidae - Anisolambdinae - Proterotheriinae	Orden CONDYLARTHRA Didolodontidae Orden LITOPTERNA SO. EOLITOPTERNA - Anisolambdidae - Sparnotheriodontidae SO. LOPHOLIPTERNA - Macraucheniiidae - Macraucheninae - Cramaucheninae - Proterotheriidae - Adiantidae	Orden PANAME- RIUNGULATA - Mioclaenidae - Kollpaniinae - Didolodontidae SO. LITOPTERNA - Protolipternidae - Macrauchenidae - Adiantidae - Proterotheriidae - Notonychopidae	PAN-PERISSODACTYLA PANAMERIUNGULATA - Kollpaniinae - Didolodontidae? LITOPTERNA - Didolodontidae? (= Protolipternidae) - Protolipternidae - Anisolambdidae - Sparnotheriodontidae - Macraucheniiidae - Proterotheriidae - Adiantidae - Notonychopidae

incipiente molarización del P4 por desarrollo de paracónulo y metacónulo, y, como principal novedad evolutiva en los molares superiores, la aparición de hipocono, bien desarrollado en el M1-2 y, al menos presente como una protuberancia del postcángulo en los M3. El paracónido está débilmente desarrollado en los p4, y el talónido de los m1-3 es labiolingualmente más ancho que el trigónido. El registro fósil de los didolodóntidos, predominantemente patagónico, se extiende desde el Paleoceno temprano (Peligrense) hasta el Eoceno tardío (Mustersense), con un único taxón dudosamente referido a estas formas para el Oligoceno tardío (Deseadense) de Bolivia (Gelfo, 2006).

La asociación de elementos postcraneos aislados a dientes para la fauna de las fisuras de relleno del Eoceno temprano de São José de Itaboraí, en Brasil, modificó conceptualmente la interpretación de muchos condilartros sudamericanos. Para esto se consideró la presencia de caracteres avanzados o generalizados, la concordancia en la abundancia relativa de ambos elementos, y el desarrollo de ecuaciones de regresión a fin de relacionar medidas dentales y de elementos postcraneos (Cifelli, 1983b, Bergqvist, 1996). A partir de entonces se reconocieron dos tipos morfológicos de taxones. Formas de dentición bunodonte pero con un esqueleto apendicular “litopternoide”, como los Protolipternidae del Eoceno temprano (Cifelli, 1983b) y los Protheroheriidae Megadolodinae del Mioceno tardío, con cúspides bulbosas, coronas bajas y miembros mesoaxónicos, cortos y robustos (Cifelli & Villarroel, 1997). Por otro lado algunos autores consideraron a los Sparnotheriodontidae como “Condylarthra” tras asociarles un postcraneo generalizado (Cifelli, 1983b, Bergqvist, 1996) criterio no convalidado en este trabajo.

LA RADIACIÓN DE LOS LITOPTERNA

La imposibilidad de ceñir las clasificaciones tradicionales a una perspectiva cladística y actualizada, ha constituido la principal causa del abandono del término Condylarthra o su uso entrecomillado. En consistencia con esto, los Litopterna tradicionales, constituyen una continuidad evolutiva indisoluble. Clásicamente los litopternas involucran herbívoros del Cenozoico de América del Sur y de la Península Antártica, siendo el grupo más diversos de UNAS luego de los notoungulados.

El registro más antiguo corresponde a los Notonychopidae, del Paleoceno temprano de Punta Peligro. Durante el lapso Mioceno inferior (Santacruceño) - Plioceno temprano (Huayqueriense) registran su mayor diversidad, declinando hacia principios del Plioceno, y culminando con sólo una especie (*i.e. Macrauchenia patachonica*) registrada en sitios arqueológicos.

La macrosistemática tradicional (Simpson, 1945) donde se reconocían dos familias (*i.e. Macraucheniiidae* y *Protheroheriidae*) se mantuvo estable durante aproximadamente cuatro décadas. Cifelli (1983b) fue el primero en realizar nuevas interpretaciones a partir del reconocimiento de un patrón dental bunodonte estaba presente al menos en dos grupos de litopternas (*i.e. Protolipternidae*, *Megadolodinae*). Cifelli (1983b) y Bergqvist (1996) sugieren que existiría una diferencia estructural en la morfología postcraneana de los Didolodontidae y los Litopterna, la cual correspondería a un criterio válido de demarcación por sobre la morfología dental. Sin embargo, la asociación de este postcráneo “condilartroide” ha sido cuestionada y criticada reiteradamente, en particular para los Sparnotheriodontidae (Soria, 2001; Gelfo, 2006; Lorente, 2015). En efecto, el postcráneo generalizado es acorde a lo esperado para otros grupos, como Notoungulata y Astrapotheria paleógenos, a quienes podrían corresponder los elementos que fueron señalados como condilartroides. En línea con esta interpretación, se ha sugerido que todos los didolodóntidos tendrían ya una morfología esquelética litopternoide (Simpson 1948, Soria, 2001; Lorente 2015). De confirmarse esto, Protolipternidae sería un sinónimo

junior de Didolodontidae, y éstos últimos el *stem group* dentro de los Litopterna (Gelfo, 2006; Lorente, 2015).

Los Adianthidae reúnen a formas del Eoceno al Mioceno temprano, con tendencia a la selenodoncia y una clara molarización del P4. Los Indaleciidae paleógenos fueron considerados alternativamente como parte de los Adianthidae, como una familia independiente y como parte del orden Notopterna (Soria, 1984).

Los Anisolambdidae, considerados una subfamilia de Protheroheriidae (Cifelli, 1983b), fueron reinterpretados como formas del Eoceno temprano (Itaboraense) al Mioceno (Deseadense), convergentes con los proterotéridos del Oligoceno-Plioceno (Soria, 2001). Se diferencian por una dentición más braquiодonte; el mayor desarrollo de cúspides estilares labiales en los p3-4; protostilo en P3-M3; y paralófidio en m1-3. Estas características, excluirían a los Anisolambdidae como posibles ancestros estructurales de los Protheroheriidae. Soria (2001) los consideró derivados de los Didolodontidae y el punto de partida de los Sparnotheriodontidae.

Los Protheroheriidae una de las formas clásicas dentro de los Litopterna, reúne herbívoros cursoriales de pequeño a mediano tamaño con dentición braquiодonte, I2-i3 usualmente transformados en defensas, caninos ausentes, y nasales parcialmente reducidos. A lo largo de su evolución muestran una temprana tendencia hacia la monodactilia funcional, con un miembro mesoaxónico donde el dedo III es el más desarrollado, los II y IV son reducidos y los I y V están ausentes. Considerados como equivalentes ecológicos de los équidos, más recientemente también fueron relacionados ecológicamente con ciertos artiodáctilos, como los Cervidae y Camelidae (Bond *et al.*, 2001). El biocrón de los Protheroheriidae se restringe al lapso Oligoceno - Pleistoceno tardío (Soria, 2001) e incluye a los Megadolodinae, considerados originalmente como didolodóntidos, y a los Protheroheriinae con dentición y postcráneo más derivados. Estos últimos presentan formas basales con tres dedos (e.g. *Notodiaphorus*) y las terminales con solo uno (*Thoatherium*) pero todos funcionalmente monodáctilos; molariformes lofoselenodontes y braquiodontes.

Los Macraucheniidae incluyen formas de mediano a gran tamaño registradas entre el Eoceno temprano y el Pleistoceno tardío de América del Sur. La dentición es completa, con dientes bunoselenodontes a selenodontes, y de braquiodontes o pseudohipsodontes. Los cráneos son estrechos y bajos y presentan el rostro alargado. Un aspecto sobresaliente es que a lo largo de su evolución experimentan una retracción de las narinas lo cual permite inferir la presencia de una probóscide en las formas terminales. Los extremidades son robustas, tridáctilas y estructuralmente mesoaxónicas.

Soria (1981) reconoce dentro de los Macraucheniidae a los Cramaucheniinae (incluyendo Theosodontinae) y Macraucheniinae. En esta familia pueden observarse diferentes “tendencias” evolutivas, tales como: alargamiento del rostro, migración de las narinas a posición posterodorsal; reducción extrema de nasales; órbitas de abiertas a cerradas; dentición bunoselenodonte a selenodontes y de braquiодonte a protohípsodonte; desarrollo de fosetas en el trigónido; aparición de cemento en la superficie oclusal; y fusión de elementos del zeugopodio. La gran mayoría de los estados de carácter generalizados se reconocen en los Cramaucheniinae, y por ende parafiléticos (Schmidt & Ferrero, 2014), mientras que los caracteres derivados permiten reconocer a los Macraucheniinae.

MACROSISTEMÁTICA Y FILOGENIA

Debido a que el orden Condylarthra no constituye un grupo natural, la utilización de dicha categoría, en particular entre las formas sudamericanas, ha oscurecido la comprensión de sus relaciones filogenéticas. Otras alternativas, como

los Panameriungulata (Muizon & Cifelli, 2000), incluso cuando no se encuentran completamente sustentadas por sinapomorfías, permiten una mejor comprensión de los grupos. Los Panameriungulata ubican a los Kollpaniinae como parte de la radiación sudamericana de los Mioclaenidae, que en el Hemisferio Norte se encuentran representados por los Mioclaeninae y Pleuraspidotheriinae. Esta interpretación refuerza la estrecha relación filogenética entre los Litopterna y los Perissodactyla (Welker *et al.*, 2015) sugerida a través de información molecular. A pesar de que otros autores han acotado los Mioclaenidae a los Mioclaeninae, considerando a los Kollpaniinae como un grupo aparte, las similitudes morfológicas entre estas primitivas formas sudamericanas y aquellas del Paleoceno temprano de América del Norte, muestran una clara identidad (Gelfo *et al.*, 2009). Considerando a los Panameriungulata, los Kollpaniinae aparecen como un grupo monofilético (Muizon & Cifelli, 2000; Gelfo, 2006) y los Didolodontidae como parafiléticos, constituyendo el *stem group* de los Litopterna si se consideran los elementos postcraneos asociados (Muizon & Cifelli, 2000) o por el contrario como un grupo natural (Gelfo, 2006).

La reevaluación de los modelos de asociación de elementos postcraneos a especies definidas sobre la base de dientes (Lorente, 2015), así como los fuertes indicios de que todos los Didolodontidae tendrían un postcraneo litopternoide (Simpson, 1948, Soria, 2001) sugieren que los Protolipternidae deberían ser considerados como un sinónimo junior de Didolodontidae. Por otra parte, los Sparnotheriodontidae no podrían considerarse “Condylartra” debido a que presentan una morfología dentaria y esquelética, afín a los Litopterna. Los elementos postcraneos generalizados que fundamentaron su inclusión en los Didolodontoidea (Tabla 1), serían asignables a Notoungulata (Soria, 2001) o Astrapotheria (Lorente, 2015).

Los grupos taxonómicamente más estables corresponden a los Macrauchenidae y los Proterotheriidae. En el caso de los primeros se ha cuestionado la monofilia de los Cramaucheninae (Schmidt & Ferrero, 2014) y entre los Proterotheriidae, no es posible seguir a un único autor. Se considera que los Anisolambdidae deberían ser en efecto una familia independiente (Soria, 2001) mientras que los Megadolodinae corresponderían a un tipo morfológico bunodonte vinculado a los proterothéridos (Cifelli & Villarreal, 1997). La inclusión entre los litopterna de los Notonychopidae y los Indaleciidae requiere ser evaluada.

BIBLIOGRAFIA

- Ameghino, F. 1904. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 11: 349-460.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de L'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Series 3*, 15(8): 1-658.
- Bergqvist, L. 1996. *Reassociação de pós-crânio às espécies de ungulados da Bacia de S.J. Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro, e Filogenia dos “Condylarthra,” e ungulados Sul-Americanos com base no pós- crânio*. Ph.D. Dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M. & A. Tauber. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia) into the south American Pleistocene. *Palaeovertebrata* 30(1-2): 37-50.
- Cifelli, R.L. 1983a. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates* 2772: 1-49.
- Cifelli, R.L. 1983b. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates* 2761: 1-31.
- Cifelli, R.L. 1993. The Phylogeny of the native South American Ungulates. In: F.S. Szalay, M.J. Novacek & M. McKenna (eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*, pp. 95-216, New York: Springer-Verlag.

- Cifelli, R.L. & C. Villarroel. 1997. Paleobiology and affinities of *Megadolodus*. In: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli & J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics, The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, pp. 265-288, Washington, DC: Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Gelfo, J.N. 2006. *Los Didolodontidae (Mammalia: Ungulatomporpha) del Terciario Sudamericano. Sistemática, origen y evolución*. Ph.D. Dissertation, La Plata University.
- Gelfo, J.N., Goin, F.J., Woodburne, M.O. & C. de Muizon, C. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology* 52: 251–269.
- Madden, R.H. 2015. *Hypsodonty In Mammals: Evolution, Geomorphology, and the role of Earth surface processes*. 423 p. Cambridge University Press, UK.
- McKenna, M.C. & S.K. Bell. 1997. *Classification of mammals above the species level*. New York: Columbia University Press.
- de Muizon, C. & R.L. Cifelli. 2000. The “condylarths” (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia): Implications on the origin of the South American ungulates. *Geodiversitas* 22(1): 47-150.
- Schmidt, G. & B. Ferrero. 2014. Taxonomic reinterpretation of *Theosodon hystatus* Cabrera and Kraglievich, 1931 (Litopterna, Macraucheniiidae) and phylogenetic relationships of the family. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(5): 1231-1238.
- Schlosser, M. 1923. Klasse: Mammalia. In: K.A. von Zittel (ed.), *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie), II. Abteilung-Vertebrata*, pp. 402-689, Berlin: Oldenbourg.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91: 1-232.
- Simpson, G.G. 1967. The beginning of the age of mammals in South America. Part 2. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 137: 1-259.
- Soria, M. F. 1981. *Los Liptoterna del colhuehuapense (Oligoceno tardío) de la Argentina*. Museo Argentino de Ciencias Naturales” Bernardino Rivadavia”, Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales.
- Soria, M. F. 1989. Notopterna: un nuevo orden de mamíferos ungulados eógenos de América del Sur. II: *Notonychops powelli* gen. et sp. nov (Notonychopidae nov.) de la Formación Río Loro (Paleoceno medio), provincia de Tucumán, Argentina. *Ameghiniana* 25(3): 259-272.
- Soria, M.F. 2001. Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1- 167.
- Welker, F., Collins, M.J., Welker, F., Collins M.J., Thomas, J.A., Wadsley, M., Brace, S., Cappellini, E., Turvey, S.T., Reguero, M., Gelfo, J.N., Kramarz, A., Burger, J., Thomas-Oates, J., Ashford, D.A., Ashton, P., Rowsell, K., Porter, D.M., Kessler, B., Fisher, R., Baessmann, C., Kaspar, S., Olsen, J., Kiley, P., Elliott, J.A., Kelstrup, C., Mullin, V., Hofreiter, M., Willerslev, E., Hublin, J.J., Orlando, L., Barnes, I. & R.D.E. MacPhee. 2015. Ancient Proteins Demonstrate South American Ungulates are Laurasiatheres, not Afrotheres. *Nature* 522: 81–84.

