



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

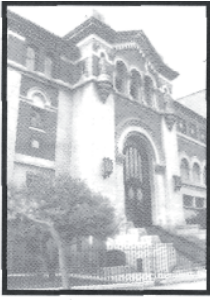
Esta publicación constituye la Sexta Edición de las *Contribuciones Científicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*. El presente volumen, titulado “Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur” constituye una selección de artículos originales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

Ungulados nativos de Sudamérica. Una corta síntesis

Mariano BOND

Concejo Nacional de Investigaciones Científicas (CONICET). Departamento de Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP; constantino1453@yahoo.com.ar

Abstract: Native South American ungulates. A brief synthesis. We present a very brief synthesis on the history of the South American Native Ungulates (SANU), represented by at least six orders: Litopterna, Notoungulata, Notopterna, Astrapotheria, Xenungulata and Pyrotheria. Here we are going to discuss principally the Notoungulata and some of the remaining orders with exclusion of the Litopterna. The SANU are abundant and diverse taxonomically during the Paleogene, then they decline in diversity but not in frequency, disappearing early three orders (Notopterna, Xenungulata and Pyrotheria), probably related to the environmental changes occurred during the Eocene-Oligocene time. The improving changes related to the Andes elevation affect the remaining taxa, the Astrapotheria becoming extinct during the Middle Miocene and the surviving lineages of the Notoungulata remain frequent but with few exceptions specialized and distinctive, nearly “stereotyped” in each group. During the late Neogene, the Notoungulata survive with very few taxa, and three families, except one of them that has a wide continental distribution and even becomes the only one extra south American, the other two remaining families which belong to the typotherian suborder became very restricted geographically. When the north american ungulate groups ingress massively in South America the Notoungulata (and also the Litopterna), still being frequent finds, are just but a small and dwindling group, disappearing on the Upper Pleistocene. Although some authors have linked some of the SANU with the Afrotheria, some recent phylogenetic analyses using protein sequences from Notoungulata and also Litopterna, link at least these two groups with the Perissodactyla.

Key words: Ungulates, Natives, South America, Cenozoic, Evolution

Resumen: Presentamos una muy breve síntesis de la historia de los Ungulados Nativos Sudamericanos (UNSA), representados por al menos seis órdenes: Litopterna, Notoungulata, Notopterna, Astrapotheria, Xenungulata and Pyrotheria. Aquí nosotros vamos a discutir principalmente los Notoungulata y algunos de los órdenes restantes con exclusión de los Litopterna. Los UNSA son abundantes y diversos taxonómicamente durante el Paleógeno, luego ellos declinan en diversidad pero no en frecuencia, desapareciendo tempranamente tres órdenes (Notopterna, Xenungulata and Pyrotheria), muy probablemente relacionados a los cambios ambientales ocurridos durante el tiempo Eoceno-Oligoceno. Los cambios relacionados a la elevación de los Andes afectaron a los taxa remanentes, los Astrapotheria devienen extintos durante el Mioceno Medio, los linajes sobrevivientes de los Notoungulata son frecuentes pero con muy pocas excepciones se se mantienen muy especializados y distintivos, casi “estereotipados” en cada grupo. Durante el Neógeno tardío, los Notoungulata sobreviven con muy pocas taxa y tres familias, except una de ellas que tiene un amplia distribución continental e incluso deviene la única extra sudamericana, las otras dos familias restantes que pertenecen al suborden Typotheria devienen muy restringidas geográficamente. Cuando los grupos invasores de ungulados norteamericanos ingresan masivamente en América del Sur, los Notoungulata (y también los Litopterna) aunque todavía frecuentes en los yacimientos son apenas un grupo pequeño y en disminución, desapareciendo en el Pleistoceno superior. Aún cuando algunos autores relacionaron algunos de los SANU a los Afrotheria, algunos análisis filogenéticos usando secuencias proteínicas de Notoungulata y también Litopterna, unen al menos estos dos grupos con los Perissodactyla.

Palabras clave: Ungulados, Nativos, Sudamérica, Cenozoico, Evolución

INTRODUCCIÓN

El estudio de los mamíferos sudamericanos cenozoicos desde el siglo XIX hasta la actualidad ha contado con notables personalidades, desde Charles Darwin, y Francisco J. Muñiz, a los hermanos C. y F. Ameghino, pasando por numerosos investigadores extranjeros (W.B. Scott, A. Gaudry, B. Patterson, G.G. Simpson, entre

otros), a nivel nacional con S. Roth, A. Cabrera, Lucas Kraglievich (con su notable aporte también en Uruguay), con R. Pascual y O. A. Reig entre las figuras recientes y fundacionales. En yacimientos fuera de la Argentina y relacionadas a áreas tropicales, C. de Paula Couto en Brasil y R.S. Stirton en Colombia son dos figuras a destacar. Independientemente de los descubrimientos más recientes, la fauna de mamíferos del Cenozoico está compuesta por una serie de ingresos en distintas “oleadas”, o para Simpson (1950), del más antiguo al más moderno, tres “estratos”. Los ungulados vivientes en América del Sur corresponden a inmigrantes del “Tercer Estrato”, de abolengo holártico. Los ungulados extinguidos nativos de Sudamérica, integrantes del “Primer Estrato” faunístico, muy probablemente tengan su origen en taxones provenientes de América del Norte, disminuyendo en diversidad durante el Cenozoico para desaparecer hacia fines del Neógeno. El momento de máxima diversidad a nivel ordinal para los Ungulados Nativos Sudamericanos (UNSA), ocurre en el Paleógeno, en donde además de Litopterna, Notopterna y varias familias de “condilartros” o ungulados arcaicos, registramos la presencia de los órdenes: Notoungulata, Xenoungulata, Pyrotheria y Astrapotheria, estando los notoungulados entre los más variados y frecuentes. Los Notoungulata junto con Litopterna fueron los primeros UNSA en ser descriptos (Owen, 1837), sobre la base de representantes pleistocénicos. Desde un principio, la ausencia de formas actuales y ciertos rasgos de su anatomía, conspiraron contra una fácil inserción dentro de los otros grupos de ungulados conocidos, tanto actuales como fósiles. Por otra parte la presencia de caracteres en la anatomía de estos ungulados que recuerdan a formas extra sudamericanas, hicieron que se interpretaran como indicadores de relaciones filogenéticas no teniendo en cuenta la homoplasia. Así F. Ameghino, relacionó a los UNAS con grupos holárticos u africanos, suponiéndolos en muchos casos ancestrales a todos ellos. Los trabajos de Roth (1903) y de A. Gaudry (1909), demostraron que los ungulados nativos correspondían a formas endémicas que habían evolucionado en Sudamérica en el aislamiento del Cenozoico. La idea de su origen común a partir de ungulados arcaicos o “Condylarthra”, llevó a considerar su monofiletismo bajo el término de Meridiungulata. Aun cuando también los UNAS fueron relacionados a los Afrotheria (Agnolin & Chimento, 2011; O’Leary *et al.*, 2013), muy recientes análisis filogenéticos usando secuencias proteínicas de representantes pleistocénicos de Litopterna y Notoungulata, indican al menos para esos órdenes una estrecha relación con los Perissodactyla (Welker *et al.*, 2015; Buckley, 2015, véase también Beck & Lee, 2014). Los meridiungulados presentan una dicotomía principal, una con los Litopterna y “condilartros” relacionados y otra línea con los Notoungulata, Pyrotheria y Astrapotheria. Los Xenoungulata se presentan en una posición ambigua, ya que en algunos análisis se asocian a Pyrotheria, mientras que en otros a los Pantodontia por fuera de los meridiungulados (De Muizon *et al.*, 2015). En cuanto a su historia, de un máximo de diversidad taxonómica en el Paleógeno, se produce luego una disminución en número de taxa y diversidad, aunque en algunos casos (Notoungulata) no en su frecuencia. Esta disminución, especialmente a partir del Oligoceno, está probablemente relacionada a cambios climático-ambientales globales que afectaron a la biota. Hacia el fin del Eoceno y durante el Oligoceno, la disminución de las temperaturas globales llevó del “Greenhouse-World” al “Icehouse-World” (Goin *et al.*, 2016), provocando que las diferentes comunidades mamíferas en todo el mundo sufrieran diferentes extinciones y cambios en sus linajes. Este notable cambio climático-ambiental y los cambios faunísticos relacionados, reconocido tempranamente como el “Grande Coupure” en Europa, en América del Sur se relaciona con las distintas fluctuaciones en el nivel marítimo y la orogenia andina con el levantamiento progresivo de los Andes. En el Neógeno temprano (Edad Santacrucense, (Mioceno temprano), los UNSA se hallan reducidos a los Astrapotheria, Litopterna and Notoungulata y

con un número mucho menor en géneros de los que registraban los UNSA en el Eoceno (e.g. Edad Casamayorensis). La diversidad taxonómica decreció pero no su frecuencia y los linajes que se mantienen devinieron más especializados y distintivos, podríamos decir “estereotipados” dentro de cada grupo. Como es el caso de otros grupos de mamíferos fósiles sudamericanos, la historia evolutiva conocida de los UNSA, está basada principalmente en el registro fósil cenozoico de Argentina, o sea la parte austral de América del Sur con un amplio rango latitudinal de sitios fosilíferos. Aunque últimamente el hallazgo y descripción de UNSA de otras áreas de América del Sur, ha ampliado esto (Antoine *et al.*, 2015; Tejada-Lara, 2015), debemos tener en cuenta que nuestra visión de la evolución de los UNSA está muy influenciada por lo que conocemos basado en el registro argentino, que si bien seguramente nos da una idea bastante adecuada, seguramente tendrá importantes modificaciones cuando conozcamos más de los UNSA de otras áreas de América del Sur, especialmente de las áreas más tropicales. A continuación daremos un breve resumen de algunos de los grupos de ungulados nativos sudamericanos, especialmente los Notoungulata. La bibliografía existente sobre los UNSA a lo largo de estos más de 170 años que se los ha estudiado, es muy amplia, especialmente en lo que hace a las descripciones de nuevos taxones, debido a ello es que hemos dado una lista bibliográfica muy reducida, pero en esos trabajos, se podrán encontrar citas bibliográficas que ayudarán en la búsqueda de información a aquellos interesados en estos grupos.

Un aspecto importante a señalar es que F. Ameghino, en base a las colecciones que hacía su hermano C. Ameghino, reconoció una serie de asociaciones de mamíferos para Argentina. Dichas asociaciones o “Étages” estaban caracterizadas por una fauna en particular, y poseían un valor cronológico, las “Étages” del Paleógeno y del Neógeno temprano de Patagonia llevaban como nombre el de un ungulado nativo característico de dichas faunas (Ameghino, 1906). Los nombres de estas faunas basados en taxones de UNSA fueron reemplazados por nombres geográficos y posteriormente estas “Étages” o edades fueron el sustento de las “Edades mamífero sudamericanas” (SALMA abreviadas en inglés). No reconocidas por el Código de Nomenclatura Estratigráfico pero de indudable valor biocronológico y fundamentales a la hora de correlacionar faunas, fueron usadas primero para la Argentina, pero con el agregado de las “SALMA” extra argentinas se extendió su uso provincial a América del Sur como el fundamento de la escala biocronológica continental para el Cenozoico.

Notoungulata

Uno de los grupos más variados en taxones y morfología dentro de los ungulados nativos, presentando un amplio rango de variación en la masa corporal con formas que van de un tamaño muy pequeño (ca. Menos de 200 gr.) a formas de gran talla (ca. 1,5 a 2 toneladas). De molariformes lofodontes, superiores con un patrón de crestas o “crochets” conectando los lofos y suelen formar un dibujo que recuerda una especie de cara y los inferiores con el paracónido reducido y fusionado al metacónido o al protolófidio y un entocónido lofoide generalmente transverso y bien desarrollado. Este patrón se modifica simplificándolos en todos los linajes en donde se desarrollan molariformes hipsodontes a euhipsodontes con raíces abiertas y en relación con los cambios en la ingesta del alimento vegetal y el material abrasivo presente en dicho alimento y el detrito que se incorpora junto con el alimento (Madden, 2015). Cabe destacar que a diferencia de otros ungulados, los notoungulados son los que más linajes presentan con molariformes de raíces abiertas aún en el estado más adulto a senil. En cuanto al cráneo es bien conocida la peculiar estructura de la bula timpánica bien desarrollada con meato auditivo osificado, presencia de un seno hipotimpánico, y muy especialmente un seno epitimpánico en el escamoso con distintos grados de desarrollo.

La presencia de un seno epitimpánico sirvió para incluir dentro de los Notoungulata un grupo que desde el punto de vista dentario es muy diferente como es el caso de Pyrotheria. Las relaciones de los notoungulados en base a semejanzas dentarias con los enigmáticos Arctostylopidae (Arctostylopida) del Paleógeno de Asia y América del Norte, han sido descartadas por varios autores aunque otros siguen defendiendo la posibilidad de que los Arctostylopida sean el grupo hermano de los Notoungulata.

Un molariformes superior incompleto del Paleoceno inferior (Edad Tiupampense, Tiupampa, Bolivia), morfológicamente inseparable de notoungulados basales como los Henricosborniidae, constituye el primer registro de Notoungulata y unos de los más antiguos para un meridiungulado. En el Paleoceno del Noroeste argentino (Formaciones Mealla y Río Loro) se registran también restos de este orden, a pesar de estos registros, en el Paleoceno inferior de Patagonia, aun no hay registros de este grupo. Recién a partir de las Edades Itaboraiense y Riochiquense (Paleoceno más tardío a Eoceno temprano) los registramos tanto en Patagonia como en Brasil y su registro comienza a ser variado y más disperso por Sudamérica, aunque hasta a la fecha no se los ha encontrado en el Paleógeno de la península antártica. A partir del Eoceno-Oligoceno los notoungulados presentan una distribución más amplia continental y desde el Mioceno si bien la distribución es amplia, se presentan casos en los cuales ciertos grupos presentan una distribución intertropical, mientras que otros presentan una distribución hacia latitudes más altas. En el Pleistoceno los notoungulados Toxodontidae están en América Central y el sur de América del Norte (Lundelius *et al.*, 2013), siendo hasta el momento los únicos meridiungulados extrasudamericanos.

Dentro de Notoungulata, distinguimos dos grandes grupos, Toxodontia y Typotheria. Fuera de estos, quedan los basales Henricosborniidae (molariformes superiores con rasgos que recuerdan a ciertos Perissodactyla basales) y Notostylopidae, esta última con una temprana especialización “gliriforme”. Los Notostylopidae han sido relacionados a los Pyrotheria, basándose en la común presencia de un seno epitimpánico y posición de los incisivos (Billet, 2010, 2011), sin embargo la morfología dentaria de ambos grupos es muy diferente y un análisis filogenético reciente presenta estos grupos claramente separados (Muizon *et al.*, 2015).

Dentro de los Toxodontia, la familia basal Isotemnidae, se registra en el Itaboraiense-Riochiquense de Patagonia (Eoceno temprano), llegando hasta la Edad Deseadense (Oligoceno) de Patagonia y Uruguay. Su desaparición coincide probablemente con los cambios ambientales mencionados anteriormente que provocaron la extinción de linajes más arcaicos y modificación de otros. Su estructura pedal es bastante conservadora, pentadáctila y se ha postulado que el paso de formas ambulatorias como los Isotemnidae a subcursoriales y cursoriales como algunos Toxodontia posteriores (e.g Notohippidae y Toxodontidae) podría relacionarse con el cambio ambiental que llevó de formas braquiodontas a hipsodontas (Shockey & Flynn, 2007).

Los Leontiniidae, presentan diferentes incisivos hipertrofiados y dentadura braquiodonta, registrándose en el Eoceno del noroeste argentino y la Edad Tinguirriquense (Eoceno tardío-Oligoceno temprano) de Patagonia. Sus restos son muy frecuentes en la Edad Deseadense, con una distribución relativamente amplia en Argentina, Bolivia, Brasil y Uruguay. El último registro de esta familia durante la Edad Colhuehuapense (Mioceno temprano) en la parte austral de América del Sur es con el género *Colpodon* en Argentina (Patagonia) y Chile (Ribeiro *et al.*, 2010; Shockey *et al.*, 2012). La última aparición de los Leontiniidae en la Edad Laventense (Mioceno medio) de Colombia, indica su supervivencia en áreas más tropicales del norte que podrían haber actuado en cierto modo como “refugios”. Los Homalodotheriidae, familia, que mantiene una dentición braquiodonte hasta sus últimos representantes,

presentan falanges terminales desarrolladas en forma de garras como los perisodáctilos calicoterios, en un caso de paralelismo evolutivo muy notable. Los calicoterios han sido relacionados con ambientes arbolados. Los Homalodotheriidae se registran desde la Edad Tinguiriquense de Chile y Argentina. En Patagonia su último registro corresponde a la Edad Colloncurensis (Mioceno medio) antes del pulso mayor de elevación andino y el inicio de la mayor aridización de los depocentros patagónicos. El último registro de esta familia con un taxón gigantesco (*Chasicotherium*) ocurre en la Edad Chasicuense (Mioceno superior) en el sur de Buenos Aires y más al norte en San Luis (Pascual, 1966).

Los Notohippidae, se registran a partir de las Edades Casamayorensis (Eoceno) de Patagonia y el noroeste argentino, con formas generalizadas pero con rasgos en el área anterior craneana y mandibular, que indican una adaptación a un régimen selectivo herbívoro. A partir de la Edad Tinguiriquense, en Chile y Argentina, su dentadura muestra un incremento en la altura coronaria, especialmente en la Edad Deseadense, aunque no desarrollan dientes de crecimiento continuo sin raíces, en algunos linajes la presencia de cemento es notable. En la Edad Deseadense se hallan en Argentina, Bolivia, Brasil y Perú. Su último registro corresponde a la Edad Santacrucense temprana (“Notohippidense” de Ameghino), habiendo disminuido a un solo género, y restringido al oeste de Patagonia austral y desapareciendo durante el Mioceno temprano.

La familia Toxodontidae es la más diversa dentro de los Toxodontia, con su primer registro en la Edad Deseadense de Argentina y Bolivia, en donde pasan a ser formas relativamente frecuentes aunque no variadas. Formas cursoriales como los Notohippidae, a diferencia de estos desarrollan tempranamente dientes hipsodontes de corona alta y que a partir del Mioceno van a desarrollar linajes con dientes de crecimiento continuo y raíces abiertas. Durante las Edades Colhuehuapense y especialmente la Edad Santacrucense sus restos en Argentina y Chile son muy abundantes. Durante el Mioceno medio presentan una distribución continental amplia ya que se los registra desde Patagonia a Colombia. A partir del Mioceno superior sus restos son muy abundantes en los yacimientos de toda América del Sur. La diversificación que sufre la familia Toxodontidae entre el Mioceno medio y el Plioceno, con la aparición de linajes con tipos morfológicos muy diversos (como una rareza entre los UNSA aparecen formas con estructuras craneanas que seguramente indican la presencia de defensas o “cuernos”), probablemente puede ser considerada la última gran expansión taxonómica de los notoungulados y de los UNSA. Se consideraba que tan amplia variedad morfológica manifestada dentro de los Toxodontidae, con numerosos géneros, podía representar hasta cinco grupos supragenéricos bien definidos o subfamilias. Sin embargo, los análisis filogenéticos realizados no sustentan dicha posición y sólo reconocen un grupo basal, los Nesodontinae y el resto de los géneros agrupados en Toxodontinae (Nasif *et al.* 2000). La diversidad real y la expresión sistemática de la diversidad observada dentro de los Toxodontinae es difícil de evaluar debido a que muchos de los taxa descriptos lo han sido en base a ejemplares fragmentarios. Seguramente muchos de los taxones que parecen indiferenciables en base a la dentición, al conocerse otros elementos esqueléticos presentarían diferencias no observables en los materiales que se disponían. Así, por ejemplo un hallazgo reciente en el Pleistoceno de Brasil muestra un Toxodontinae muy semejante al género *Toxodon* en su dentadura pero con una conformación craneana muy diferente y nominado *Piahuytherium* (Guérin & faure, 2013). A pesar de este nuevo taxón, los Toxodontidae a partir del Plioceno superior no escapan a la declinación general de los UNSA y sacando el nuevo taxón y dos toxodóntidos de posición sistemática y estratigráfica dudosa, tenemos en el Pleistoceno al género *Toxodon* con una amplia distribución continental especialmente en la porción austral de América del Sur mientras que en la parte norte de América del Sur se presenta *Mixotoxodon*, distribuido por América Central y el sur de América del Norte, con supuesto registro al sur en la

Argentina en Santiago del Estero. El último registro de *Toxodon* y casi seguramente de los Toxodontidae, entre los últimos UNSA, ocurre en el Pleistoceno más superior (Bond, 1999; Welker *et al.*, 2015).

El otro gran grupo, los Typotheria, presenta formas muy pequeñas (menos de 200 gramos) a mediano grandes (ca. 100-150 kg.), con formas basales braquiodontas, como los Oldfieldthomasiidae, del Paleógeno de Argentina, Brasil y Uruguay y los Archaeopithecidae del Eoceno de Patagonia. La familia Archaeohyracidae frecuente en el Eoceno y persistente hasta la Edad Deseadense (Cerdeño *et al.*, 2010), muestra una temprana tendencia a la hipsodoncia, y guarda una relación ancestral con otros linajes como Mesotheriidae y muy especialmente Hegetotheriidae (Kramarz y Paz, 2013).

Entre el Tinguiriquense y Deseadense, precisamente en el tiempo en se está produciendo el arribo y diversificación de los Roedores Caviomorpha, observamos también dentro de los UNSA una radiación, que aunque no tan variada o diversa, produce formas notablemente “rodentiformes”, Algunos autores vieron en el arribo de los caviomorfos un grupo que habría limitado la variedad morfológica adaptativa de los Notoungulata, pero no parecería ser así ya que en varios linajes de los Typotheria se produce la rápida aparición de tipos adaptativos “gliriformes”, como los Mesotheriidae y los Hegetotheriidae Pachyrukhinae.

Los Mesotheriidae, formas con incisivos hipertrofiados, tendencia a la reducción de premolares y presencia de un diastema, se registran primeramente en el Deseadense de Patagonia, Bolivia y Perú con los Trachytheriinae, de molares hipsodontes pero formando raíces en individuos muy adultos. Este grupo es reemplazado en el Mioceno temprano por los Mesotheriinae, de molariformes con raíces abiertas, hallados en el Norte de la Patagonia y Chile. Luego de la Edad Colloncureense en Patagonia, los Mesotheriinae del Mioceno superior y Plioceno tienen un registro relativamente amplio en Argentina con varios taxones, hallándose también en Bolivia. Luego durante el Pleistoceno los mesoterinos se restringen al área pampeana con un género, desapareciendo durante el Pleistoceno medio.

Dentro de los Hegetotheriidae, los Hegetotheriinae son formas más grandes, con incisivos hipertrofiados, hipsodontes, dentición completa a casi completa. Se registran en la Edad Deseadense de Argentina, Uruguay y Bolivia, frecuentes aunque poco diversos en Patagonia llegan hasta el Mioceno Medio, en donde también se registran en Bolivia. Su registro continúa hasta el Mioceno tardío del centro y noroeste argentino. Los formas terminales son las de mayor tamaño conocido para esta familia alcanzando el tamaño de algunos Mesotheriidae medianos contemporáneos. La otra subfamilia, Pachyrukhinae, agrupa formas muy rodentiformes, con reducción dentaria, incisivos hipertrofiados, seno epitimpánico alcanzando un enorme desarrollo, y el esqueleto postcraneano muy modificado, especialmente el miembro posterior indicando formas con adaptaciones saltatorias. En relación a esto último, uno de los taxones terminales (*Paedotherium*) presenta una notable adaptación basicraneana que reduciría el efecto del impacto en cada salto (MacPhee, 2014). Su primer registro es en la Edad Deseadense (Oligoceno), son bastante frecuentes en Patagonia en el Mioceno temprano y medio (Edades Colhuehuapense, Santacrucense y Colloncureense). A partir del Mioceno superior se los registra en diferentes regiones al norte Patagonia en Argentina, Bolivia y Chile. Entre el Plioceno y Pleistoceno inferior su distribución se restringe a Argentina aunque siguen siendo muy abundantes en los yacimientos. Con muy escasos representantes su último registro conocido es en la Edad Ensenadense (Pleistoceno medio).

Los Interatheriidae comprenden un grupo de pequeños a medianos tipoterios, algunos de ellos presentan ciertas especializaciones “gliriformes”, pero mucho menores que en los Hegetotheriidae. En general su dentadura es completa, con molariformes braquiodontes en las formas más antiguas a hipsodontes. El postcráneo indica formas probablemente escansoriales, su autopodio en general es generalizado. Su registro más

antiguo corresponde a los generalizados Notopithecinae del Paleógeno de Argentina (a partir del Eoceno), Bolivia (Eoceno?) y Chile (Edad Tinguiriquense, Eoceno-Oligoceno). Frecuentes a partir del tiempo Tinguiriquense sus restos son muy frecuentes y también durante las Edades Colhuehuapense, Santacrucense y Colloncurensis (Mioceno inferior a medio) en Patagonia y también en el Mioceno medio de Bolivia, Colombia y Perú, observándose el desarrollo de algunos linajes de mayor tamaño que cualquiera de los otros taxones de esta familia.

Sus últimos registros corresponden al Mioceno superior de Argentina en donde se presentan dos taxones, uno de ellos entre los más grandes de esta familia.

Es interesante señalar que ni los Mesotheriidae y Hegetotheriidae han sido hallados en el Mioceno medio de Colombia u otras áreas del norte de sudamericano. Los Intertheriidae se registran en el Mioceno medio de Colombia y Argentina, pero son muy diferentes a nivel genérico. *Miocochilius*, el taxón de Colombia (con una especie en Bolivia) parece estar más relacionado a formas de la Edad Colhuehuapense y pedalemente *Miocochilius*, muestra una modificación de tipo paraxónico en su autopodio, muy diferente al autopodio más conservador de las formas de Patagonia. Las diferencias observadas se explican en relación con distintas adaptaciones a diferentes habitats.

Astrapotheria

Los Astrapotheria se registran desde el Paleoceno tardío- Eoceno temprano hasta el Mioceno medio teniendo una distribución continental relativamente amplia y tienen varios momentos de diversificación a lo largo de su historia. Esto contradice la idea predominante hasta hace poco de acuerdo a la cual los Astrapotheria eran un grupo poco diverso y que se habían mantenido con pocas radiaciones a lo largo de su historia evolutiva. De tamaño mediano a gigantesco (más de una tonelada), sus caninos hipertrofiados, y la presencia en varios taxones de nasales retraídos, hacen a este grupo muy característico dentro de los UNSA. Los últimos estudios han demostrado la existencia de una radiación paleógena mucho más importante (Kramarz & Bond, 2013), incluso con taxones que muestran semejanzas con los posteriores Uruguaytheriinae de las áreas más tropicales. Para el Eoceno temprano de la península antártica se describió a *Antarctodon*, este nuevo taxón representa una nueva y endémica forma más relacionada a astrapoteros del Eoceno patagónico como *Albertogaudrya* y *Astraponotus* (Bond *et al.* 2011)

Un nuevo astrapotero *Maddenia*, de la Edad Deseadense temprana de Chubut, representa el grupo hermano de todos los demás astrapoteros contemporáneos y posteriores, mientras que los Astrapoteros del Eoceno son linajes basales dentro de Astrapotheria (Kramarz & Bond, 2009). Nuevos taxones para el Mioceno temprano también muestran caracteres que recuerdan a los uruguayterinos y plantean dudas en cuanto a la diferenciación real entre Astrapotheriinae y Uruguaytheriinae.

En cuanto a *Eoastrapostylops* del Paleoceno de Tucumán, presenta una serie de caracteres que lo ubican como una forma muy basal y su relación con los Astrapotheria debe ser revisada.

Xenungulata y Pyrotheria

Lo incompleto del material conocido para los Xenungulata y Pyrotheria no ayuda a fin de comprender la relaciones entre estos dos grupos que muestran muchos rasgos en común como los dientes bilofodontes, tanto entre ellos como con otros UNSA. Recientemente se ha descrito una nueva especie de *Carodnia* para el Paleógeno de Perú; sin embargo el material es fragmentario y no aporta mayores datos para dilucidar las relaciones de los Xenungulata, con otros UNSA. Del mismo modo también para el Paleógeno de Perú se describió un nuevo Pyrotheria, *Baguatherium*, pero el material

es incompleto y no permite una adecuada comparación con otros Pyrotheria como *Griphodon* del Paleógeno peruano y el taxón basal *Propyrotherium*, del Eoceno de Patagonia (Kramarz & Bond, 2014).

Por el momento las relaciones de los Xenungulata y Pyrotheria son un enigma, sea entre ellos como con los otros UNSA, independientemente de las relaciones que se han propuesto entre los Pyrotheria con los Notoungulata, y los Xenungulata con los Pantodonta.

BIBLIOGRAFÍA

- 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* 15: 1-568.
- Antoine, P.O., G., Billet, R. Salas-Gismondi, J. Tejada Lara, P. Baby, S. Brusset & N. Espurt, 2014. A New *Carodnia* Simpson, 1935 (Mammalia, Xenungulata) from the Early Eocene of Northwestern Peru and a Phylogeny of Xenungulates at Species Level. *Journal Mammalian Evolution* 22: 129-140.
- Antoine, P.O., M.A. Abello, S. Adnet, A.J. Altamirano Sierra, P. Baby, G. Billet, M. Boivin, Y. Calderón, A. Candela, J. Chabain, F. Corfu, D.A. Croft, M. Ganerod, C. Jaramillo, S. Klaus, L. Marivaux, R.E. Navarrete, M.J. Orliac, F. Parra, M.E. Pérez, F. Pujos, J.C. Rage, A. Ravel, C. Robinet, M. Roddaz, J.V. Tejada-Lara, J. Vélez-Juarbe, F.P. Wesselingh, & R. Salas-Gismondi. 2015. A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Research* (2015), doi: 10.1016/j.gr.2015.11.001.
- Beck, R.M.D. & M.S.Y. Lee. 2014. Ancient dates or accelerated rates? Morphological clocks and the antiquity of placental mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20141278.
- Billet, G. 2010. New observations on the skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and new phylogenetic hypotheses on South American ungulates. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 21-59.
- Billet G. 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Paleontology* 9: 481-497.
- Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of southern South America: A Synthesis. Pp. 177-205. In Rabassa, J. & M. Salemme (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, A.A. Balkema, Rotterdam.
- Bond, M., A. Kramarz, R.D.E. Mac Phee & M.A. Reguero. 2011. New astrapotheres (Mammalia, Meridiungulata) from La Meseta Formation, Seymour (Marambio) Island, and a reassessment of previous records of Antarctic astrapotheres. *American Museum Novitates* 3718: 1-16.
- Buckley, M. 2015. Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American 'ungulates'. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282: 20142671.
- Cerdeño, E., M.A. Reguero & B. Vera. 2010. Deseadan Archaeohyracidae (Notoungulata) from Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina) in the paleobiogeographic context of the South American late Oligocene. *Journal of Paleontology* 84: 1177-1187.
- Chimento, N.R. & F.L. Agnolin. 2011. Mamíferos del pleistoceno superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. *Papéis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de Sao Paulo* 51: 83-100.
- Gaudry, A. 1909. Fossiles de Patagonie: le *Pyrotherium*. *Annales de Paléontologie* 4: 1-28.
- Guérin, C. & M. Faure. 2013. Un nouveau Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) du Pléistocène supérieur du Nordeste du Brésil. *Geodiversitas* 35: 155-205.
- Kramarz, A.G. & M. Bond. 2014. Reconstruction of the dentition of *Propyrotherium* Ameghino, 1901 (Mammalia, Pyrotheria): taxonomic and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 434-443.
- Kramarz, A.G. & M. Bond. 2009. A new Oligocene astrapotheres (Mammalia) from Patagonia and a new appraisal of astrapotheres phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* 7: 117-128.
- Kramarz, A.G. & M. Bond. 2013. On the status of *Isolophodon* Roth, 1903 (Mammalia, Astrapotheria) and other little-known Paleogene astrapotheres from central Patagonia. *Geobios* 46: 203-211.

- Kramarz, A.G. & E.R. Paz. 2013. Un Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) basal del Mioceno temprano de Patagonia. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30: 186-195.
- Lundelius, E.L., V.M. Bryant, R. Mandel, K.J. Thies & T. Alston. 2013. The first occurrence of a toxodont (Mammalia, Notoungulata) in the United States. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 229-232.
- MacPhee, R.D.E. 2014. The Serrialis bone, interparietals, "X" elements, entotympanics, and the composition of the notoungulate caudal cranium. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 384: 1-69.
- Madden, R.H. 2015. *Hypsodonty in Mammals. Evolution, Geomorphology, and the Role of Earth Surface Processes*. Cambridge University Press, pp. 1-423.
- Nasif, N.L., S. Musalem & E. Cerdeño. 2000. A new toxodont from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the Toxodontidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 591-600.
- Owen, R. 1837. A description of the cranium of the *Toxodon platensis*. *Proceedings of the Geological Society, London* 2: 541-542.
- Ribeiro, A.M., G.M. López & M. Bond. 2010. The Leontiniidae (Mammalia, Notoungulata) from the Sarmiento Formation at Gran Barranca, Chubut Province, Argentina. In R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, pp. 170-181. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roth, S. 1903. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo de La Plata* 5: 1-36.
- Salas, R., J. Sánchez & C. Chacaltana. 2006. A new Pre-Deseadan Pyrothere (Mammalia) from northern Peru and the wear facets of molariform teeth of Pyrotheria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 760-769.
- Shockey, B.J., & J.J. Flynn. 2007. Morphological diversity in the postcranial skeleton of Casamayoran (?Middle to Late Eocene) Notoungulata and foot posture in Notoungulates. *American Museum Novitates* 3601: 1-26.
- Shockey, B.J., J. Flynn, D.A. Croft, P. Gans & A. Wyss. 2012. New leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: comparative anatomy, character analysis, and phylogenetic hypotheses. *American Museum Novitates* 3747: 1-64.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, 38: 361-389.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid isolation: The curious history of South American Mammals*. pp. 1-266. New Haven: Yale University Press.
- Tejada-Lara, J.V., R. Salas-Gismondi, F. Pujos, P. Baby, M. Benammi, S. Brusset, D. De Franceschi, N. Espurt, M. Urbina & P.O. Antoine. 2015. Life in Protoamazonia: Middle Miocene mammals from the Fitzcarrald Arch (Peruvian Amazonia). *Palaeontology* doi: 10.1111/pala.12147.
- Welker, F., M.J. Collins, F. Welker, M.J. Collins, J.A. Thomas, M. Wadsley, S. Brace, E. Cappellini, S.T. Turvey, M. Reguero, J.N. Gelfo, A. Kramarz, J. Burger, J. Thomas-Oates, D.A. Ashford, P. Ashton, K. Rowsell, D.M. Porter, B. Kessler, R. Fisher, C. Baessmann, S. Kaspar, J. Olsen, P. Kiley, J.A. Elliott, C. Kelstrup, V. Mullin, M. Hofreiter, E. Willerslev, J.J. Hublin, L. Orlando, I. Barnes & R.D.E. MacPhee. 2015. Ancient Proteins Demonstrate South American Ungulates are Laurasiatheres, not Afrotheres. *Nature* 522: 81-84.

