



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

**Revisión sistemática y filogenética de la familia Hegetotheriidae
(Notoungulata, Mammalia) del Cenozoico argentino**

TOMO I

Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en
el área de Ciencias Geológicas

Lic. Federico Damián Seoane

Directora de tesis: Dra. María Esperanza Cerdeño Serrano

Director Asistente: Dr. Marcelo Alfredo Reguero

Consejera de Estudios: Dra. Claudia Alicia Marsicano

Lugar de trabajo: Instituto de Estudios Andinos Don Pablo Groeber, Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Buenos Aires, 2019

Fecha de defensa: 17 de marzo de 2020

ÍNDICE

TOMO I

RESUMEN	6
ABSTRACT	9
AGRADECIMIENTOS	12
DEDICATORIA	15
1.- INTRODUCCIÓN	17
1.1.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	22
2.- ANTECEDENTES GENERALES DE LOS HEGETOTHERIIDAE	25
3.- MARCO GEOLÓGICO Y TEMPORAL	42
3.1.- INTRODUCCIÓN	43
3.2.- FORMACIÓN SARMIENTO	45
3.3.- FORMACIÓN AGUA DE LA PIEDRA	47
3.4.- FORMACIÓN SANTA CRUZ	47
3.5.- FORMACIÓN COLLÓN CURÁ	49
4.- MATERIALES Y METODOLOGÍA	51
4.1.- DIFICULTADES Y MÉTODOS	52
4.2.- ACRÓNIMOS INSTITUCIONALES	54
4.3.- ABREVIATURAS	55
4.4.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO	55
4.5.- ANÁLISIS FILOGENÉTICO	56
4.6.- ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO	57
5.- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	60
5.1.- FAMILIA HEGETOTHERIIDAE Ameghino, 1894a	60
5.1.1.- Características generales	60
5.2.- SUBFAMILIA HEGETOTHERIINAE Ameghino, 1894a	62
5.2.1.- Características generales	62
5.3.- GÉNERO <i>HEGETOTHERIUM</i> Ameghino, 1887b	64
5.3.1.- Diagnósis (modificada)	64
5.3.2.- Consideraciones generales	64
5.4.- <i>HEGETOTHERIUM MIRABILE</i> Ameghino, 1887b	67
5.4.1.- Diagnósis (enmendada)	74
5.4.2.- Antecedentes y observaciones	75
5.4.2.1.- <i>Hegetotherium mirabile</i> Ameghino, 1887b	75

5.4.2.2.- <i>Hegetotherium strigatum</i> Ameghino, 1887b.....	76
5.4.2.3.- <i>Hegetotherium convexum</i> Ameghino, 1891a.....	77
5.4.2.4.- <i>Hegetotherium anceps</i> Ameghino, 1891b.....	78
5.4.2.5.- <i>Hegetotherium cuneatum</i> Ameghino, 1891c.....	79
5.4.2.6.- <i>Hegetotherium costatum</i> Ameghino, 1891c.....	82
5.4.2.7.- <i>Hegetotherium minum</i> Ameghino, 1894a.....	83
5.4.2.8.- <i>Selatherium pachymorphum</i> Ameghino, 1894a.....	84
5.4.2.9.- <i>Selatherium remissum</i> Ameghino, 1894a.....	86
5.4.2.10.- <i>Hegetotherium andinum</i> Roth, 1899.....	86
5.4.2.11.- <i>Getohetherium tournoueri</i> Ameghino, 1903–1904.....	88
5.4.2.12.- Análisis estadístico.....	89
5.4.3.- Descripción.....	91
5.4.4.- Conclusiones sobre <i>Hegetotherium mirabile</i>	102
5.5.- <i>HEGETOTHERIUM NOVUM</i> Bordas, 1939.....	104
5.5.1.- Diagnósis (enmendada).....	105
5.5.2.- Antecedentes y observaciones.....	105
5.5.3.- Descripción.....	107
5.5.4.- Conclusiones sobre <i>Hegetotherium novum</i>	110
5.6.- <i>HEGETOTHERIUM SP.</i>	112
5.6.1.- Descripción y observaciones.....	112
5.7.- CONCLUSIONES GRALES. SOBRE EL GÉNERO <i>HEGETOTHERIUM</i>	114
5.8.- SUBFAMILIA <i>PACHYRUKHINAE</i> Kraglievich, 1934.....	116
5.8.1.- Características generales.....	116
5.9.- GÉNERO <i>PACHYRUKHOS</i> Ameghino, 1885.....	117
5.9.1.- Diagnósis (modificada).....	117
5.9.2.- Consideraciones generales.....	117
5.10.- <i>PACHYRUKHOS MOYANI</i> Ameghino, 1885.....	119
5.10.1.- Diagnósis (modificada).....	123
5.10.2.- Antecedentes y observaciones.....	124
5.10.2.1.- <i>Pachyrukhos moyani</i> Ameghino, 1885.....	127
5.10.2.2.- <i>Pachyrukhos absis</i> Ameghino, 1889.....	127
5.10.2.3.- <i>Pachyrukhos naevius</i> Ameghino, 1889.....	128
5.10.2.4.- <i>Pachyrukhos teres</i> Ameghino, 1889.....	129
5.10.2.5.- <i>Pachyrukhos trivius</i> Ameghino, 1889.....	131
5.10.2.6.- Análisis estadístico.....	132
5.10.3.- Descripción.....	133
5.10.4.- Conclusiones sobre <i>Pachyrukhos moyani</i>	137

5.11.- <i>PACHYRUKHOS POLITUS</i> (Ameghino, 1902).....	138
5.11.1.- Diagnósis (enmendada).....	139
5.11.2.- Antecedentes y observaciones.....	140
5.11.3.- Descripción	141
5.11.4.- Conclusiones sobre <i>Pachyrukhos politus</i>	143
5.12.- <i>PACHYRUKHOS</i> SP.	144
5.12.1.- Descripciones y observaciones	151
5.13.- <i>PACHYRUKHOS</i> SP. 1.....	155
5.13.1.- Descripciones y observaciones	155
5.14.- CONCLUSIONES GRALES. SOBRE EL GÉNERO <i>PACHYRUKHOS</i>	159
5.15.- GÉNERO <i>PROSOTHERIUM</i> Ameghino, 1897	161
5.15.1.- Diagnósis (enmendada).....	161
5.15.2.- Consideraciones generales	162
5.16.- <i>PROSOTHERIUM GARZONI</i> Ameghino, 1897.....	164
5.16.1.- Diagnósis.....	167
5.16.2.- Antecedentes y observaciones	167
5.16.2.1.- <i>Prosotherium garzoni</i> Ameghino, 1897.....	168
5.16.2.2.- <i>Prosotherium triangulidens</i> Ameghino, 1897.....	168
5.16.2.3.- <i>Prosotherium robustum</i> Ameghino, 1897	170
5.16.2.4.- <i>Prosotherium quartum</i> Ameghino, 1901	171
5.16.2.5.- <i>Propachyrucos ameghinorum</i> Simpson, 1945b	173
5.16.2.6.- <i>Propachyrucos simpsoni</i> Chaffee, 1952	174
5.16.2.7.- <i>Propachyrucos</i> cf. <i>Pr. smithwoodwardi</i>	176
5.16.2.8.- Análisis estadístico	177
5.16.3.- Descripción.....	178
5.16.4.- Conclusiones sobre <i>Prosotherium garzoni</i>	185
5.17.- GÉNERO <i>PROPACHYRUCOS</i> Ameghino, 1897.....	186
5.17.1.- Diagnósis (enmendada).....	186
5.17.2.- Consideraciones generales	186
5.18.- <i>PROPACHYRUCOS SMITHWOODWARDI</i> Ameghino, 1897.....	193
5.18.1.- Diagnósis.....	193
5.18.2.- Antecedentes y observaciones	193
5.18.3.- Descripción	195
5.18.4.- Conclusiones sobre <i>Propachyrucos smithwoodwardi</i>	196
6.- ANÁLISIS FILOGENÉTICO	198
6.1.- INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES.....	198

6.2.- METODOLOGÍA.....	202
6.3.- DESCRIPCIÓN Y DISCUSIÓN DE LOS CARACTERES UTILIZADOS EN EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO	203
6.3.1.- Caracteres generales de la dentición	204
6.3.2.- Caracteres del cráneo	212
6.3.3.- Caracteres del postcráneo.....	215
6.3.4.- Modificaciones en la codificación de las unidades terminales	215
6.4.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	223
7.- ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO	234
7.1.- INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES.....	234
7.2.- METODOLOGÍA.....	235
7.3.- DELIMITACIÓN DE LAS ÁREAS ANCESTRALES.....	236
7.4.- RESULTADO DEL ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO	244
7.5.- DISCUSIÓN DEL ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO	248
8.- CONCLUSIONES	253
8.1.- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	253
8.2.- ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	256
8.3.- ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO	259
9.- BIBLIOGRAFÍA.....	263

TOMO II

FIGURAS	3
TABLAS.....	58
INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA.....	89

Revisión sistemática y filogenética de la familia Hegetotheriidae (Notoungulata, Mammalia) del Cenozoico argentino

Resumen

En esta contribución, se lleva a cabo un estudio sistemático de los géneros *Hegetotherium*, *Pachyrukhos*, *Propachyrucos*, *Prosotherium* y *Selatherium*, los cuales se incluyen en la familia Hegetotheriidae, un grupo de ungulados fósiles endémico de América del Sur incluido en el suborden Typotheria (orden Notoungulata). Dicho estudio se llevó a cabo mediante la descripción y la comparación de los géneros mencionados y todas las especies incluidas en ellos, resultando como nombres válidos *Hegetotherium mirabile*, *Hegetotherium novum*, *Hegetotherium cerdasensis*, *Pachyrukhos moyani*, *Pachyrukhos politus*, *Propachyrucos smithwoodwardi* y *Prosotherium garzoni*. Se amplían las diagnósis de las especies consideradas válidas y se aumenta considerablemente el número de ejemplares referidos a *Hegetotherium mirabile*, *Pachyrukhos moyani* y *Pachyrukhos* sp., a partir de numerosos ejemplares inéditos almacenados en el Museo de La Plata. En el caso de *Prosotherium garzoni*, se establece una serie ontogenética con el patrón de erupción.

Hegetotherium mirabile incluye como sinónimos a *Hegetotherium anceps*, *Hegetotherium andinum*, *Hegetotherium convexum*, *Hegetotherium costatum*, *Hegetotherium cuneatum*, *Hegetotherium minum*, *Hegetotherium strigatum*, *Selatherium pachymorphum* y *Selatherium remissum*. Se reasigna el material tipo de las especies *H. cuneatum*, *H. strigatum* y *S. pachymorphum*, descartando el que figuraba como tal en el catálogo del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires).

Pachyrukhos moyani incluye como sinónimos a *Pachyrukhos absis*, *Pachyrukhos naevius*, *Pachyrukhos teres* y *Pachyrukhos trivius*. Asimismo, se reasigna el material tipo de las especies *P. absis*, *P. teres* y *P. trivius*.

Propachyrucos smithwoodwardi se considera la única especie válida del género *Propachyrucos*, siendo que: *Propachyrucos aequilatus* y *Propachyrucos robustus* se interpretan como *nomina dubia*; *Propachyrucos crassus* es una especie válida, pero sin adjudicación a un género en particular; y *Propachyrucos depressus* y *Propachyrucos medianus* se interpretan como *Pachyrukhos*, pero dichos nombres se consideran como *nomina dubia*.

Prosotherium garzoni se interpreta como la única especie válida del género *Prosotherium*, incluyendo como sinónimos a *Prosotherium robustum*, *Prosotherium quartum*, *Prosotherium triangulidens*, *Propachyrucos ameghinorum* y *Propachyrucos simpsoni*. Adicionalmente, los especímenes provenientes de Quebrada Fiera (Mendoza), descritos como *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi*, se reinterpretan como *Prosotherium garzoni*.

Desde el punto de vista filogenético, tanto la familia Hegetotheriidae como la subfamilia Pachyrukhinae resultan monofiléticas, como sugerían los estudios previos. La tradicional subfamilia Hegetotheriinae resulta parafilética, pero se reconoce un grupo monofilético que se puede considerar como Hegetotheriinae desde una definición basada en ramas (más conocida como “*stem-based*” por la terminología en inglés). La codificación de los caracteres de la especie *Propachyrucos smithwoodwardi* se modificó respecto a análisis anteriores, ya que la revisión realizada permitió reconocer errores en las matrices previas. Los géneros *Prohegetotherium*, *Paedotherium* y *Hegetotherium* resultan parafiléticos; *Hemihegetotherium*, monofilético; y las dos especies de *Pachyrukhos* aparecen en una politomía con *Paedotherium kakai*.

Se completa el trabajo de tesis con un capítulo que analiza la distribución paleobiogeográfica de los Hegetotheriidae, en un contexto paleoclimático, estableciendo los procesos de dispersión, vicarianza y extinción de los integrantes de la familia, actualizando un estudio desarrollado previamente y considerando los resultados filogenéticos actuales. Dicho análisis permite reconocer que la región central de Patagonia fue el área de origen tanto de la familia como de ambas subfamilias y que el evento dominante fue la dispersión. La historia paleobiogeográfica de este grupo está en sintonía con los cambios climáticos, tectónicos, del nivel del mar y florísticos que acontecieron durante el Cenozoico en América del Sur.

Palabras claves: Pachyrukhinae. Hegetotheriidae. Typotheria. Notoungulata. Sistemática. Filogenia. Paleobiogeografía. Deseadense. Colhuehuapense. Santacrucense. Colloncureense. Argentina.

Systematic and phylogenetic revision of the Family Hegetotheriidae (Notoungulata, Mammalia) from Argentinian Cenozoic.

Abstract

In this contribution, a detailed systematic study of genera *Hegetotherium*, *Pachyrukhos*, *Propachyrucos*, *Prosotherium*, and *Selatherium* is performed; these genera are included in the Family Hegetotheriidae, a group of extinct ungulates endemic to South America included in the suborder Typotheria (order Notoungulata). This study was carried out through the description and comparison of all the species included in the mentioned genera; as a result, the considered valid names are *Hegetotherium mirabile*, *Hegetotherium novum*, *Hegetotherium cerdasensis*, *Pachyrukhos moyani*, *Pachyrukhos politus*, *Propachyrucos smithwoodwardi*, and *Prosotherium garzoni*. The diagnosis of the valid species were extended and the specimens referred to *Hegetotherium mirabile*, *Pachyrukhos moyani*, and *Pachyrukhos* sp. were considerably increased, based on a high number of unpublished fossils stored in the Museo de La Plata. In the case of *Prosotherium garzoni*, an ontogenetic series with the eruption pattern is established.

Hegetotherium mirabile includes as synonyms *Hegetotherium anceps*, *Hegetotherium andinum*, *Hegetotherium convexum*, *Hegetotherium costatum*, *Hegetotherium cuneatum*, *Hegetotherium minum*, *Hegetotherium strigatum*, *Selatherium pachymorphum*, and *Selatherium remissum*. The type material of *H. cuneatum*, *H. strigatum*, and *S. pachymorphum* is reassigned, discarding the specimens catalogued as such.

Pachyrukhos moyani includes as synonyms *Pachyrukhos absis*, *Pachyrukhos naevius*, *Pachyrukhos teres*, and *Pachyrukhos trivius*. The type material of *P. absis*, *P. teres*, and *P. trivius* is also reassigned.

Propachyrucos smithwoodwardi is considered the only valid species of the genus *Propachyrucos*, based on: *Propachyrucos aequilatus* and *Propachyrucos robustus* are interpreted as *nomina dubia*; *Propachyrucos crassus* is a valid species, but without a determined generic ascription; and *Propachyrucos depressus* and *Propachyrucos medianus* are interpreted as *Pachyrukhos*, but both names are interpreted as *nomina dubia*.

Prosotherium garzoni is interpreted as the only valid species of the genus *Prosotherium*, including as synonyms *Prosotherium robustum*, *Prosotherium quartum*, *Prosotherium triangulidens*, *Propachyrucos ameghinorum*, and *Propachyrucos simpsoni*. Additionally, the specimens from Quebrada Fiera (Mendoza) described as *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi* are here recognized as *Prosotherium garzoni*.

From a phylogenetic point of view, the Family Hegetotheriidae and the Subfamily Pachyrukhinae result monophyletic groups, as suggested by previous studies. The traditional Subfamily Hegetotheriinae is paraphyletic, but it is possible to recognize a monophyletic group that can be defined as Hegetotheriinae from a “stem-based” definition. The coding of the species *Propachyrucos smithwoodwardi* is modified with respect to other analyses, as the proposed revision allows recognizing some errors in previous matrices. The genera *Prohegetotherium*, *Paedotherium*, and *Hegetotherium* result paraphyletic; *Hemihegetotherium* results monophyletic; and both species of *Pachyrukhos* appear in a polytomy with *Paedotherium kakai*.

The Thesis is completed with a chapter that analyzes the paleobiogeographic distribution of the Hegetotheriidae, in a paleoclimatic context, establishing the dispersion, vicariance, and extinction events of the family members, updating a previously developed study, given the present phylogenetic results. This analysis allows us to recognize that the central region of Patagonia was the origin area of both the family and the two subfamilies,

and that the dominant event was dispersion. The paleobiogeographic history of this group is in tone with the climatic, tectonic sea level, and floristic changes that occur during Cenozoic in South America.

Key words: Pachyrukhinae. Hegetotheriidae. Typotheria. Notoungulata. Systematics. Phylogeny. Paleobiogeography. Deseadan. Colhuehuapian. Santacrucian. Colloncuran. Argentina.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera agradecer a las instituciones que hicieron posible mis estudios de posgrado. Al CONICET, que me otorgó la Beca Doctoral (2015–2020), mediante la cual fue posible financiar y llevar a cabo mis estudios. A la FCEN–UBA, la casa de estudios que me permitió realizar mis estudios de grado y continuar con los de postgrado, hospedándome durante más de 10 años de estudio. A Claudia Marsicano, quien, además de ser docente y mi consejera de estudios, es mi Co-Directora de Beca CONICET, por abrirme las puertas de la facultad, del IDEAN y de su grupo de trabajo. A la Dra. Beatriz Aguirre-Urreta y al Dr. Pablo Pazos, directores del Instituto de Estudios Andinos “Don Pablo Groeber”, quienes me permitieron formar parte del Instituto. A la Asociación Paleontológica Argentina, por haberme otorgado el subsidio APA – Bunge & Born (2018), el cual me permitió perfeccionar mis conocimientos.

Mi mayor agradecimiento está dirigido a las dos personas que fueron los pilares fundamentales durante mi formación académica. Por un lado, a la Dra. Cerdeño, a Espe, mi directora de tesis y beca CONICET. Desde el primer día de trabajo, Espe me abrió las puertas de su casa, me guió en mi formación científica y académica, y me brindó su apoyo y confianza. Siempre estuvo presente, a pesar de encontrarnos separados por más de 1000 km, ante cada duda y ante cada nuevo paso. Sin duda alguna, Espe fue mi maestra, la persona de quien más aprendí y le estoy enormemente agradecido por ello. Asimismo, le quiero agradecer a mi esposa, Lorena De Luca, quien me apoyó incondicionalmente durante todos estos años, me acompañó en cada paso y siempre estuvo dispuesta a escucharme, alentarme y ayudarme en lo que fuese. Indudablemente, esta tesis doctoral representa el trabajo en conjunto de los tres.

Mi más sincera gratitud a mi familia, quienes me brindaron su apoyo y aliento desde siempre. En especial, quiero agradecerle a mi abuelo, quien no pudo llegar a verme en esta instancia de mi vida, pero siempre confió que lo lograría. Asimismo, le agradezco a mis amigos y compañeros de trabajo del día a día, con quienes compartí numerosos almuerzos: Claudia Marsicano, Leandro Gaetano, Juan Martín Leardi, Verónica Krapovickas y María de los Ángeles Ordoñez.

Quiero agradecer a Marcelo Reguero, mi Co-Director de tesis, quien me abrió las puertas de la colección del Museo de La Plata y siempre estuvo dispuesto a responder mis dudas.

Quiero dedicar un especial agradecimiento a Sergio Roig Juñent, quien desinteresadamente me recibió en su casa en varias ocasiones, me brindó todo apoyo y conocimiento sobre biogeografía y tiene mucha participación en el análisis paleobiogeográfico realizado en esta tesis. De este mismo modo, quiero agradecerle a Leandro Gaetano y Juan Martín Leardi, quienes generosamente siempre estuvieron dispuestos a resolver mis dudas y consultas, tanto taxonómicas como filogenéticas, y me acompañaron en el día a día.

Quiero agradecerle a Cristina Sciocia, quien me enseñó a interpretar el Código de Nomenclatura Zoológica y siempre estuvo dispuesta a resolver las interminables dudas nomenclatoriales que surgen de estudiar colecciones muy antiguas. También quiero agradecer a Leticia Luci y Pablo Milla Carmona, quienes me ayudaron a realizar los análisis estadísticos y a Jonatan Kaluza por la preparación de los fósiles inéditos del MLP.

Muchas gracias a los miembros del jurado, Darin Croft, Diego Brandoni y Daniel García-López, por aceptar desinteresadamente a empeñar su tiempo en la lectura y evaluación de esta tesis y por sus valiosos comentarios.

Un especial agradecimientos a Alejandro Kramarz, Stella Álvarez, Laura Chornogubsky, María Encarnación Pérez, Eduardo Ruigómez, Natalia Sánchez, Rodrigo Tomassini y Alejo Scarano, quienes me abrieron las puertas de distintas colecciones nacionales para poder desarrollar mis estudios. También quiero agradecerle a Hayley Singleton y Teresa Dozo por enviarme fotos de especímenes que no pude observar.

Quiero hacer extensivo mi agradecimiento a las personas que me llevaron de campaña, Esperanza Cerdeño, Analía Forasiepi, Leandro Gaetano y Juan Martin Leardi, por confiar en mí, así como a las personas con quienes compartí todos esos días de campaña.

DEDICATORIA

A Lorena, mi esposa...

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.- INTRODUCCIÓN

Durante la mayor parte del Cenozoico, América del Sur se comportó como un continente isla, ya que en el Jurásico Superior comenzó a separarse de América del Norte y en el Cretácico Inferior quedó completamente establecida la separación entre ambos continentes (Compagnucci, 2011). Durante el Cretácico Superior, se separó de África (Compagnucci, 2011; Iglesias *et al.*, 2011; Quattrocchio *et al.*, 2011) y, durante el Paleógeno temprano, concluyó el aislamiento total de América del Sur al separarse de la Antártida (Poblete *et al.*, 2011; Reguero *et al.*, 2013). Dicho aislamiento perduró hasta el establecimiento de una conexión entre las dos Américas, que comenzó en el Mioceno Medio tardío (12 Ma, aproximadamente, según Woodburne, 2010), pero el Istmo de Panamá quedó establecido de la forma actual en el límite Plioceno–Pleistoceno (2,6 Ma, aproximadamente), evidenciado por el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI 1) (Woodburne, 2010; Cione *et al.*, 2015).

El aislamiento geográfico de América del Sur produjo el desarrollo de una fauna terrestre endémica y, dentro de ella, los mamíferos placentarios tuvieron un gran desarrollo, en particular los ungulados nativos sudamericanos. Estos fueron organismos muy diversos, los cuales se agruparon en cinco órdenes: Astrapotheria, Litopterna, Notoungulata, Pyrotheria y Xenungulata (Simpson, 1980; Cifelli, 1993). En particular, el orden Notoungulata fue el más diverso y abundante, reconocido como grupo por Roth (1903), basado en la particular configuración de los huesos de la región temporal del cráneo (Gabbert, 2004). Los notoungulados se reconocen desde el Paleoceno Temprano (Gelfo *et al.*, 2009) hasta el comienzo del Holoceno, en asociación con restos humanos (Billet, 2011), pero alcanzaron su apogeo de diversidad en el Cenozoico medio (Croft y Anaya, 2006).

El orden Notoungulata comprende dos subórdenes monofiléticos: Toxodontia y Typotheria (Cifelli, 1993; Billet, 2011). Sin embargo, algunos estudios consideran que el orden Pyrotheria podría formar parte de Notoungulata como otro suborden (Patterson, 1977; Billet, 2010, 2011), mientras que otros estudios lo excluyen (Roth, 1903; Cifelli, 1993; Simpson, 1978; Koenigswald *et al.*, 2015; Cerdeño y Vera, 2017), con lo cual, la posición de Pyrotheria y la conformación de Notoungulata no está actualmente definida. Dentro de Toxodontia se encuentran los notoungulados de mayor tamaño, con masas corporales estimadas por encima de los 100 kg, mientras que Typotheria incluye las formas de pequeño y mediano tamaño, con masas corporales entre 1 y 10 kg (Cassini *et al.*, 2012), aunque algunos taxones superaron este límite (ver Croft *et al.*, 2004; Elissamburu, 2012).

Cuando Cifelli (1993) realizó el primer estudio filogenético de los ungulados sudamericanos, concluyó que el suborden Typotheria estaba formado por seis familias: Archaeohyracidae, Archaeopithecidae, Hegetotheriidae, Interatheriidae, Mesotheriidae y Oldfieldthomasiidae. Posteriormente, Reguero y Prevosti (2010) estudiaron las relaciones filogenéticas de los Typotheria y concluyeron que Hegetotheriidae, Interatheriidae y Mesotheriidae son familias monofiléticas, mientras que Archaeohyracidae es parafilética, como se había propuesto anteriormente (Croft *et al.*, 2003). Solo incluyeron un taxón de Archaeopithecidae y otro de Oldfieldthomasiidae en el análisis, con lo cual no se pudo probar su monofilia. Reguero y Prevosti (2010) definieron Typotheria como el ancestro común más reciente de *Notopithecus adapinus* más todos sus descendientes, siguiendo una definición de tipo “node-based” *sensu* de Queiroz y Gauthier (1990). Sin embargo, estos autores explicaron que este tipo de definición requiere de dos especificadores internos para definir un nodo, con lo cual, en la definición original de Typotheria, falta un especificador interno para delimitar el clado (ver actualización en de Queiroz y

Gauthier, 1992; Sereno, 2005). Vera (2013) corrigió este error y definió a Typotheria como el clado que contiene al ancestro común más reciente de *Notopithecus* y *Mesotherium* y todos sus descendientes. De esta manera, se puede ver que Typotheria queda formado por ‘Archaeohyracidae’, Hegetotheriidae, Interatheriidae y Mesotheriidae y que las familias Archaeopithecidae y Oldfieldthomasiidae conforman el grupo hermano, modificando la definición inicial de Cifelli (1993). Previamente, Billet (2011) había realizado un estudio filogenético del orden Notoungulata y, en cuanto a los tipoterios, obtuvo resultados similares a los de Reguero y Prevosti (2010), corroborando la monofilia de Hegetotheriidae, Interatheriidae y Mesotheriidae, pero incluyó a Archaeopithecidae y Oldfieldthomasiidae dentro de Typotheria, y las dos, junto con Archaeohyracidae, resultaron parafiléticas. En esta tesis, se sigue la interpretación de Typotheria inferida por Billet (2011), en la cual las seis familias mencionadas conforman el suborden Typotheria, dado que es el análisis filogenético más completo abocado al orden Notoungulata.

Dentro de Typotheria, la familia Hegetotheriidae está compuesta mayoritariamente por notoungulados muy pequeños, de aspecto y talla rodentiformes, reconocidos desde el Oligoceno Tardío hasta el Pleistoceno (Cerdeño y Bond, 1998; Cassini *et al.*, 2012; Kramarz y Paz, 2013), aunque existen registros que posiblemente correspondan a hegetotéridos en Cachapoal (Chile central), una localidad de posible edad Oligoceno Temprano (Croft *et al.*, 2008). Algunos autores propusieron que *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* fueron formas pastadoras de ambientes abiertos (Cassini *et al.*, 2011, 2012), mientras que un estudio alternativo propuso que *Hegetotherium* pudo haber sido un animal insectívoro en ambientes más cerrados (McCoy y Norris, 2012). Según el estudio de Reguero y Prevosti (2010), los hegetotéridos constituyen un grupo monofilético, reafirmando lo propuesto por Cifelli (1993), que comparte seis

sinapomorfias (ver abreviaturas en la sección 4.3): ausencia de metastilo en el M3, P4 subtriangular, corto y sin foseta central, M1–2 ovoides, ausencia de lóbulos en los M1–2, proporción entre los $i1/i2$ igual a 1,5, metacrística ausente y ausencia de lóbulo central en M1. Además, definieron Hegetotheriidae como el clado que contiene a *Prohegetotherium* y *Paedotherium*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes. Asimismo, varios estudios reconocieron la monofilia de Hegetotheriidae, aunque las sinapomorfias que sustentan el clado son diferentes, debido a la amplitud de los análisis (Billet *et al.*, 2009; Billet, 2011; Kramarz y Paz, 2013).

Cuando Simpson (1945a) realizó su clasificación de los mamíferos, consideró que la familia Hegetotheriidae estaba constituida por tres subfamilias: Hegetotheriinae, Pachyrukhinae y Munizinae. Esta última fue incluida originalmente en la familia Intertheriidae y estaba constituida por una especie, *Munizia paranensis* (originalmente *Muñizia paranensis*; Kraglievich, 1931). Posteriormente, Cifelli (1985) revisó el espécimen y lo consideró un interatérido, con lo cual, la familia Hegetotheriidae quedó conformada por las dos subfamilias restantes: Hegetotheriinae y Pachyrukhinae. Sin embargo, todos los estudios filogenéticos reconocen a Pachyrukhinae como un grupo monofilético (Reguero y Prevosti, 2010; Billet, 2011; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017; entre otros), mientras que muy pocos recuperan a Hegetotheriinae como un grupo natural (Billet, 2011, Seoane *et al.*, 2017). Los géneros incluidos dentro de la familia Hegetotheriidae son formas de pequeño tamaño, con dentición euhipsodonta, en referencia a dientes de coronas altas, con crecimiento continuo, sin cierre de las raíces durante su ontogenia (Mones, 1982; Koenigswald, 2011), que además se desgastan rápidamente y forman lofos (lofodontes). Las formas tradicionalmente incluidas en Hegetotheriinae poseen la dentición completa, aunque en algunos casos los I2–3–C–P1/i3–c–p1 se reducen, y tienen la tibia y la fibula separadas o parcialmente fusionadas.

En cambio, los paquiruquinos son formas de tamaño más pequeño, en su mayoría con los I3–C/i3–c reducidos o, incluso, con I2–3–C–P1/i3–c–p1 ausentes, formando un gran diastema superior e inferior, y con la tibia y la fibula fusionadas en su mayor parte, tanto proximal como distalmente (Croft *et al.*, 2004; Reguero *et al.*, 2007). Ambas subfamilias se registran desde el Oligoceno Tardío (Edad Mamífero Sudamericana—EMS—Deseadense), pero el último registro de Hegetotheriinae es en el Mioceno Tardío (EMS Huayqueriense), mientras que Pachyrukhinae se registra hasta el Pleistoceno Temprano (EMS Marplatense) (Cerdeño y Bond, 1998; Croft y Anaya, 2006; Kramarz y Paz, 2013).

Hasta el momento, no se había realizado ningún estudio global de revisión sistemática y filogenética de la familia Hegetotheriidae. Las investigaciones precedentes se centraron en cuestiones taxonómicas de algunos géneros (por ejemplo: Cerdeño y Bond, 1998; Cerdeño y Montalvo, 2002; Kramarz y Bond, 2017; Ercoli *et al.*, 2018; Sostillo *et al.*, 2018) y en resolver las relaciones filogenéticas a niveles menos inclusivos que la familia Hegetotheriidae (Cerdeño y Bond, 1998; Kramarz y Paz, 2013; Ercoli *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018). La gran mayoría de estos estudios se centran en los géneros más recientes, dejando muchos problemas taxonómicos y filogenéticos con los géneros más antiguos, siendo que, en algunos casos, su última revisión taxonómica fue hace más de un siglo (por ejemplo: *Hegetotherium* o *Pachyrukhos*; Sinclair, 1909). En este sentido es que surgió la necesidad de revisar la sistemática de varios géneros de hegetotéridos y encontrar sinapomorfías distintivas que soporten la validación de la familia como un grupo natural, así como de ambas subfamilias.

La presente investigación consiste en una revisión de la familia Hegetotheriidae y las subfamilias Hegetotheriinae y Pachyrukhinae. Se lleva a cabo una revisión taxonómica de las especies incluidas en los géneros *Ethegotherium*, *Getohetherium*, *Hegetotherium*, *Hegetotheriopsis*, *Hemihegetotherium*, *Medistylus*, *Pachyrukhos*,

Paedotherium, *Propachyrucos*, *Prosotherium*, *Selatherium* y *Tremacyllus*. Se realiza un análisis filogenético, incluyendo la totalidad de los taxones considerados válidos que conforman Hegetotheriidae y algunos representantes de otras familias de Typotheria, como ‘Archaeohyracidae’ y Mesotheriidae. Como aporte final, se establece la distribución bioestratigráfica del grupo y, con la filogenia obtenida, se realiza un estudio paleobiogeográfico, con el fin de precisar la historia biogeográfica de los Hegetotheriidae.

1.1.- HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

A continuación, se presentan las hipótesis que fundamentan la presente investigación y los objetivos propuestos para contrastarlas:

Hipótesis general

Hegetotheriidae posee caracteres que permiten reconocerlo como un grupo monofilético relacionado con ‘Archaeohyracidae’ y Mesotheriidae.

Hipótesis auxiliares

- 1- Hegetotheriinae constituye un clado dentro de la familia Hegetotheriidae, grupo hermano de Pachyrukhinae.
- 2- La subfamilia Pachyrukhinae posee sinapomorfías que la definen como un grupo monofilético.
- 3- Existe un clado integrado por las especies de *Hegetotherium* y *Hemihegetotherium* que están más relacionadas entre sí que con aquellas del género *Prohegetotherium*.

- 4- Las especies de Pachyrukhinae del Mioceno Temprano y Medio están más relacionadas con el género *Tremacyllus* que con *Paedotherium*, ambos reconocidos desde el Mioceno Tardío al Pleistoceno.

Objetivo general

Realizar una revisión sistemática integral de la familia Hegetotheriidae del Cenozoico de Argentina y establecer las relaciones filogenéticas de los taxones reconocidos, a fin de evaluar la validez de los clados Hegetotheriinae y Pachyrukhinae.

Objetivos específicos

- 1- Revisar la taxonomía de los géneros y especies de Hegetotheriidae considerados actualmente para el Cenozoico de Argentina, a partir de la revaluación de materiales conocidos previamente y la descripción de restos inéditos, particularmente los correspondientes a las EMS Colhuehuapense y Colloncureense de diversas localidades de Chubut, Neuquén y Río Negro.
- 2- Reconstruir la filogenia de Hegetotheriidae para establecer las relaciones de parentesco dentro de la familia.
- 3- Precisar las distribuciones bioestratigráfica y biogeográfica de los Hegetotheriidae argentinos en el contexto de la evolución de las faunas del Cenozoico sudamericano, estableciendo áreas ancestrales y procesos de dispersión, extinción y vicarianza que hayan afectado al grupo en estudio.

CAPÍTULO II

ANTECEDENTES GENERALES DE LOS HEGETOTHERIIDAE

2.- ANTECEDENTES GENERALES DE LOS HEGETOTHERIIDAE

El conocimiento de los hegetotéridos se remonta a 1885, año en que Florentino Ameghino definió, en una nota a pie de página, la especie *Pachyrukhos moyani* a partir de unos restos que le cedió el Sargento Mayor Carlos M. Moyano, quien los había colectado en las barrancas del río Santa Cruz. Sin embargo, Ameghino (1885: p. 160) no incluyó entonces esta especie en ninguna familia, pero la ubicó dentro del suborden Toxodontia, que él incluía en el orden Pentadactyla. Posteriormente, en 1887, Ameghino (1887a-c) definió cuatro especies nuevas, pero en tres publicaciones diferentes: *Pachyrukhos typicus*, *Pachyrukhos bonaerense*, *Hegetotherium mirabile* y *Hegetotherium strigatum*. En esta última publicación, ubicó a las especies en la familia Typotheridae, suborden Toxodontia, orden Pentadactyla. Las especies *Pachyrukhos typicus* y *Pachyrukhos bonaerense* fueron revisadas y validadas por Cerdeño y Bond (1998), pero las transfirieron al género *Paedotherium*, como *Pd. typicum* y *Pd. bonaerense*. Dicho género fue fundado por Burmeister (1888), cuando describió con el nombre de *Paedotherium insigne* unos cráneos hallados en la provincia de Buenos Aires, aunque Ameghino reconoció la similitud entre esta especie y las descritas por él en el género *Pachyrukhos*, por lo que nunca lo consideró un género válido y continuó describiendo las especies como *Pachyrukhos* (Ameghino, 1888, 1889, 1902, 1908). En 1888, Ameghino realizó un listado de especies fósiles de Monte Hermoso y definió las especies *Pachyrukhos impressus* y *Pachyrukhos diminutus*. Ese mismo año, Moreno (1888) describió una nueva especie proveniente de Monte Hermoso, que denominó *Pachyrukhos elongatus*.

Un año más tarde, Ameghino (1889) describió una gran cantidad de especies a partir de materiales que su hermano Carlos había colectado en Patagonia. En ese trabajo,

fundó varias especies dentro del género *Pachyrukhos*: *P. absis*, *P. ictus*, *P. naevius*, *P. teres* y *P. trivius*, y sinonimizó *P. elongatus* con *P. impressus*, aunque no justificó dicha interpretación. Asimismo, Ameghino reconoció que el uso de *Pentadactyla* era erróneo y postuló que debía cambiarse por el de *Ungulata*, con lo cual, clasificó a todas estas especies dentro de la familia *Tyotheridae*, suborden *Toxodontia*, orden *Ungulata*. En 1891, Ameghino describió, en tres publicaciones diferentes, cuatro nuevas especies, manteniendo la clasificación supragenérica previa: *Hegetotherium convexum* (Ameghino, 1891a), *Hegetotherium anceps* (Ameghino, 1891b), *Hegetotherium cuneatum* y *Hegetotherium costatum* (Ameghino, 1891c). Adicionalmente, Ameghino (1891b) reconoció la diferencia morfológica de las especies *Pachyrukhos diminutus* y *Pachyrukhos impressus* con el resto, por lo que fundó el género *Tremacyllus* para incluirlas.

Finalmente, Ameghino (1894a) describió la especie *Hegetotherium minum* y creó el género *Selatherium*, con dos especies: *S. pachymorphum* y *S. remisum*. En esa oportunidad, Ameghino creó la familia *Hegetotheriidae* para ubicar a todas estas especies e incluyó a la familia en el suborden *Tyotheria*, creado un año antes por Zittel (1893), dentro del orden *Ungulata*. Según Ameghino (1894a: 19), los hegetotéridos “se distinguen por la hipertrofia del par de incisivos internos superiores e inferiores y por la forma más o menos elíptica o triangular de los verdaderos molares superiores que no tienen ni repliegues de esmalte ni surcos perpendiculares. La tibia y el peroné (fíbula) están soldados arriba y abajo y separados en su centro formando como una ventana. El calcáneo no tiene faceta articular para el peroné” (original en francés). Posteriormente, Ameghino siguió describiendo nuevas especies incluidas en *Hegetotheriidae*. Por ejemplo, en 1897, fundó *Prohegetotherium sculptum*, *Propachyrucos smithwoodwardi*, *Propachyrucos crassus*, *Prosotherium garzoni*, *Prosotherium robustum* y *Prosotherium triangulidens*;

en 1901, describió *Propachyrucos aequilatus* y *Prosotherium quartum*; y en 1902, *Pachyrukhos politus*.

Lydekker (1894) realizó un estudio sobre los vertebrados fósiles de la Argentina, en el cual planteó que las especies definidas por Ameghino en los géneros *Pachyrukhos* y *Hegetotherium* debían agruparse en una familia distintiva, la cual denominó Pachyrucidae, incluida en el suborden Toxodontia, orden Ungulata. Además, interpretó que *Hegetotherium mirabile* era un sinónimo de *Hegetotherium strigatum* y, como solo consideró los trabajos de Ameghino publicados hasta 1889, no hizo mención alguna sobre las demás especies. En respuesta a este trabajo, Ameghino (1894b) explicó que su trabajo (1894a) se publicó aproximadamente un mes antes que el de Lydekker (1894), por lo que su definición de familia Hegetotheriidae tenía prioridad sobre Pachyrucidae; además, expresó su desacuerdo con la sinonimia de las especies de *Hegetotherium* planteada por el paleontólogo inglés y explicó que, si la sinonimia fuese correcta, la prioridad de nombre debería llevarla *Hegetotherium mirabile*, ya que es la especie tipo de la familia.

Roth (1899) describió una serie de restos provenientes de la provincia de Neuquén y algunos le permitieron definir varias especies de hegetotéridos. Sin embargo, mencionó la conflictividad taxonómica de los tipoterios con relación a los cambios realizados por Ameghino (1887c, 1889, 1894a), Zittel (1893) y Lydekker (1894), con lo que describió a las especies sin especificar en qué categorías taxonómicas estaban incluidas. Definió *Hegetotherium andinum* y tres especies que incluyó en el género *Propachyrucos*: *Pr. depressus*, *Pr. medianus* y *Pr. robustus*. Posteriormente, Roth (1903) realizó un estudio anatómico en el cual notó, en ciertos taxones de ungulados fósiles, la particular configuración de los huesos del cráneo en la región temporal, lo que le permitió agruparlos bajo el nombre de Notoungulata (en principio, como suborden de Ungulata), en el cual incluyó a los Hegetotheriidae. A pesar de que esta clasificación (Notoungulata

como orden) es la que tiene más soporte actualmente, Ameghino nunca reconoció a los notoungulados como un grupo verdadero y siguió manteniendo de forma separada a los distintos grupos que lo componen y relacionados con diversos grupos de mamíferos.

Ameghino (1903–1904) definió tres especies del orden Typotheria provenientes de Patagonia, dos de ellas dentro de Hegetotheriidae, *Getotherium tournoueri* y *Tegetotherium burmeisteri*, y la restante, *Phanophilus dorsatus*, en la familia Protypotheriidae (= Interatheriidae). Posteriormente, Ameghino (1908) describió varias especies provenientes de la provincia de Buenos Aires, que denominó *Pachyrukhos brusquitaensis*, *P. chapalmalensis*, *P. marplatensis*, *P. maximus*, *P. miramarensis* y *Tremacyllus novus*.

La primera revisión de las especies de hegetotéridos creadas por Ameghino fue realizada por Sinclair (1909), quien se centró en los géneros *Hegetotherium* y *Pachyrukhos*, aunque no tuvo en cuenta todas las especies existentes hasta ese momento. Sinclair siguió la clasificación propuesta por Scott (1904), ubicando la familia Hegetotheriidae dentro del suborden Typotheria, orden Toxodontia. Sinclair (1909) concluyó que *Selatherium* era sinónimo de *Hegetotherium*, que las especies *Selatherium pachymorphum*, *Selatherium remissum*, *Hegetotherium costatum*, *Hegetotherium cuneatum* y *Hegetotherium strigatum* eran sinónimos más modernos de *Hegetotherium mirabile* y que las especies *Pachyrukhos absis* y *Pachyrukhos naevius* eran sinónimos de *Pachyrukhos moyani*. Asimismo, determinó como *incertae sedis* a las especies *Hegetotherium anceps*, *Hegetotherium convexum*, *Hegetotherium minum*, *Pachyrukhos teres* y *Pachyrukhos trivius*. Posteriormente, Scott (1913) realizó una clasificación de los mamíferos, en la cual mantuvo la clasificación de Hegetotheriidae propuesta por él en 1904.

Rovereto (1914) definió el género *Hemihegetotherium* con la especie tipo *Hm. achataleptum* a partir de unos restos fósiles de Mendoza que, previamente, de Carles (1913) había designado tentativamente como *Hegetotherium*. En el mismo trabajo, Rovereto (1914) describió otras especies pertenecientes al género, pero halladas en Catamarca, que denominó *Hm. robustum*, *Hm. gracile* y *Hm. affine*. Asimismo, definió cuatro especies nuevas de *Tremacyllus* para Catamarca, *T. incipiens*, *T. latifrons*, *T. intermedius* y *T. subdiminutus*. Esta última especie la consideró una variante de *T. diminutus*, descrita por Ameghino (1888) para Monte Hermoso. Ese mismo año, Loomis (1914) describió varios restos fósiles provenientes de la Formación Sarmiento (antiguamente conocida como Formación Deseado), entre los que describió la especie nueva *Prohegetotherium shumwayi*. Además, planteó la sinonimia de las especies *Prosotherium robustum* y *Prosotherium quartum* con *Prosotherium triangulidens*, con lo cual, solo consideró válidas dos especies de *Prosotherium*: *Pt. garzoni* y *Pt. triangulidens*. Loomis (1914) incluyó a Hegetotheriidae dentro del suborden Typotheria y éste en el orden Notoungulata.

Años más tarde, Kraglievich (1926) definió la especie *Paedotherium imperforatum*. El autor diferenció los paquiruquinos plio-pleistocenos de los miocenos y recuperó el nombre de *Paedotherium* (Burmeister, 1888) para los primeros. Cabrera y Kraglievich (1931) describieron una serie de ungulados provenientes de Chasicó, definiendo el género y la especie *Pseudohegetotherium torresi*. Ubicaron dicho taxón dentro de la familia Hegetotheriidae, suborden Typotheria. Posteriormente, Kraglievich (1932) erigió una nueva especie proveniente de Montevideo (Uruguay), que incluyó con dudas en el género *Propachyrucos*: *Pr. schiaffinoi*. Finalmente, Kraglievich (1934) creó la subfamilia Pachyrukhinae para agrupar las formas de tamaño más pequeño y de morfología más derivada, como *Pachyrukhos*, *Paedotherium*, *Propachyrucos*,

Prosotherium y *Tremacyllus*, y, por contraposición, quedó definida la subfamilia Hegetotheriinae Ameghino 1894a, que agrupaba a *Hegetotherium*, *Hemihegetotherium*, *Prohegetotherium*, *Pseudohegetotherium* y *Selatherium*.

Cabrera (1937) describió dos nuevas especies de *Paedotherium*: *Pd. minor* y *Pd. affine*. Diferenció a *Pd. minor* por el tamaño menor que las demás especies de *Paedotherium* y a *Pd. affine* por tener las hileras dentarias más curvadas, a diferencia del resto de los paquiruquinos, y la rama mandibular más baja que en *Pd. typicum*. En ese mismo trabajo, el autor reforzó la interpretación realizada anteriormente por Kraglievich (1926), considerando que los paquiruquinos del Mioceno Tardío–Pleistoceno corresponden al género *Paedotherium* y que los más viejos (Mioceno Temprano–Medio) corresponden al género *Pachyrukhos*.

Bordas (1939) describió *Hegetotherium novum*, proveniente de la provincia de Chubut. Mantuvo la clasificación empleada por Roth (1903), ubicando la familia Hegetotheriidae dentro del suborden Typotheria, orden Notoungulata. Ese mismo año, Riggs y Patterson (1939) estudiaron los fósiles miocenos y pliocenos de la provincia de Catamarca y consideraron a *Hemihegetotherium robustum* sinónimo de *Hemihegetotherium gracile* y a *Hemihegetotherium affine* sinónimo de *Hemihegetotherium achataleptum*. Posteriormente, Castellanos (1944) definió una nueva especie de *Paedotherium* presente en el Valle de Nono, provincia de Córdoba, la cual definió como *Paedotherium brocherense*.

Simpson (1945b) definió *Propachyrucos ameghinorum* como una nueva especie proveniente de la provincia de Chubut. Ese mismo año, Simpson (1945a) realizó una clasificación de los mamíferos en la que situó a la familia Hegetotheriidae dentro del suborden Hegetotheria, orden Notoungulata, y consideró a este último dentro del superorden Protungulata dentro de Eutheria. Llamativamente, dentro de la familia

Hegetotheriidae, Simpson consideró tres subfamilias: Hegetotheriinae, Pachyrukhinae y Muñiziinae (y mantuvo la misma clasificación cuando publicó la segunda parte de esta clasificación, en 1967). Esta última familia, como ya se ha comentado (ver Capítulo I), fue creada por Kraglievich (1931) para incluir la especie *Munizia paranensis*, definida originalmente como un interatérido y reconsiderada como tal por Cifelli (1985).

Rusconi (1946) describió una nueva especie de hegetotérido proveniente de la provincia de San Juan, que incluyó con dudas en el género *Hegetotherium*, *H. arctum*. A su vez, incluyó la familia Hegetotheriidae dentro del orden Typotheria, pero no especificó las categorías superiores. Poco después, Minoprio (1947) describió *Prohegetotherium carettei*, una nueva especie de la Formación Divisadero Largo (provincia de Mendoza).

Chaffee (1952) describió los fósiles colectados en la expedición a Scarritt Pocket (provincia de Chubut), manteniendo la clasificación propuesta por Simpson (1945a). En dicho trabajo, Chaffee definió *Propachyrucos simpsoni* como una nueva especie de Hegetotheriidae. Ese mismo año, Stirton (1952) notó que el nombre *Phanophilus*, utilizado por Ameghino (1903–1904) para la especie *Phanophilus dorsatus*, estaba ya ocupado por un género de coleópteros, por lo cual propuso cambiarlo por *Medistylus*. Stirton mantuvo a *M. dorsatus* en la familia Protypotheriidae (= Interatheriidae), a pesar de que Loomis (1914) ya había concluido que se trataba de un hegetotérido (ver Reguero *et al.*, 2007).

Posteriormente, Castellanos (1958) erigió la especie *Paedotherium isolinense*, proveniente de la misma localidad que *Paedotherium brocherense*, diferenciándola por tener un tamaño ligeramente mayor y rasgos morfológicos diferentes en los molares m1–3 con respecto a *Pd. brocherense* y las demás especies de *Paedotherium*. En ese mismo trabajo, al comparar la especie con las descritas por Ameghino (1908), Castellanos cambió la grafía de todos los epítetos específicos para mantener la concordancia de la

conjugación latina (CINZ, 1999: art. 31.2). Cerdeño y Bond (1998) tuvieron en cuenta estos nombres y los incluyeron en las sinonimias (ver más abajo).

Entre la fauna de mamíferos de la Formación Divisadero Largo (Mendoza), Minoprio (1947) definió la especie *Prohegetotherium carettei* que, años después, se incluyó en un género distinto, *Ethegotherium* (Simpson *et al.*, 1962), por presentar diferencias significativas con las especies incluidas en *Prohegetotherium*. Sin embargo, en años más recientes, se ha discutido esta asignación, con autores que mantuvieron el género *Ethegotherium* (López, 2002; López y Manassero, 2008) y otros que volvieron a considerar la especie dentro de *Prohegetotherium* (Reguero y Cerdeño, 2005; Cerdeño y Reguero, 2015), postura que se sigue en esta tesis.

Por otra parte, Zetti (1972a), en su tesis doctoral, validó la sinonimia entre *Hemihegetotherium robustum* y *Hemihegetotherium gracile* propuesta por Riggs y Patterson (1939), y consideró que *Hemihegetotherium affine* era un estadio juvenil de estas, por lo que también la sinonimizó, manteniendo la prioridad para *Hemihegetotherium robustum*. A su vez, consideró que la diferenciación del género *Pseudohegetotherium* no era válida y lo sinonimizó con *Hemihegetotherium*, manteniendo la especie *Hm. torresi* (ver Cabrera y Kraglievich, 1931). Asimismo, Zetti definió la nueva especie *Hemihegetotherium lazai*, proveniente de la provincia de La Pampa. En la misma tesis y en dos publicaciones del mismo año (Zetti, 1972b, c), el autor estudió los paquiruquinos de la provincia de La Pampa y definió la especie *Paedotherium borrelloii* y un nuevo género y especie, *Raulringueletia dolichognatum*, más tarde reconsiderados por Cerdeño y Bond (1998).

McKenna (1975) propuso una clasificación de los mamíferos, en la cual consideró al suborden Hegetotheria (*sensu* Simpson, 1945a) dentro del orden Notoungulata, formando parte del mirorden Meridiungulata. McKenna consideró que todos los

ungulados sudamericanos formaban un grupo monofilético dentro del granorden Ungulata. Dicha clasificación se mantuvo en la actualización realizada con posterioridad por el mismo autor (McKenna y Bell, 1997).

Pascual *et al.* (1978) realizaron un estudio sobre los vertebrados de Neuquén y, al referirse a las especies de *Propachyrucos* creadas por Roth (1899), los autores las consideraron como pertenecientes al género *Pachyrukhos*, aunque no hicieron ningún tipo de discusión anatómica ni taxonómica que justificara dicho cambio. Sin embargo, esto fue aceptado por autores posteriores, como Kramarz *et al.* (2011), López *et al.* (2018) y Vera (2019).

A su vez, Mones (1986) realizó un catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur en el que consideró a la familia Hegetotheriidae (incluida *Munizia paranensis*) dentro del suborden Hegetotheria y éste dentro del orden Notoungulata. Lo más interesante del catálogo es que el autor realizó un relevamiento de todas las especies descritas de Hegetotheriidae, mencionando el autor, la localidad, la edad correspondiente, el estatus taxonómico y el número de colección del material tipo. Si el material tipo estaba perdido o desconocía su ubicación, lo indicaba con (-), lo cual aparece para las siguientes especies de hegetotéridos: *Getohetherium tournoueri*, *Hegetotherium andinum*, *Medistylus dorsatus*, *Pachyrukhos bonaerensis*, '*Pachyrukhos*' *diminutus* (que Ameghino, 1899, ya había transferido al género *Tremacyllus*), *Pachyrukhos elongatus*, *Pachyrukhos ictus*, *Pachyrukhos miramarensis*, *Pachyrukhos moyani*, *Pachyrukhos trivius*, *Paedotherium insigne*, *Prohegetotherium shumwayi*, *Propachyrucos aequilatus*, *Propachyrucos crassus*, *Propachyrucos depressus*, *Propachyrucos medianus*, *Propachyrucos robustus*, *Prosotherium quartum*, *Prosotherium robustum*, *Selatherium remissum*, *Tegeotherium burmeisteri*, *Tremacyllus chapalmalensis*, *Tremacyllus impressus*, *Tremacyllus incipiens* y *Tremacyllus novus*.

El primer estudio filogenético sobre los notoungulados lo realizó Cifelli (1993), obteniendo filogenias tanto para el orden Notoungulata como para los subórdenes y familias que lo integran. En ese estudio, Cifelli propuso que Notoungulata está formado por dos subórdenes, Toxodontia y Typotheria, por lo que el suborden Hegetotheria *sensu* Simpson (1945a) debía dejar de utilizarse. La familia Hegetotheriidae resultó monofilética y formando parte de Typotheria, pero Pachyrukhinae resultó parafilética y no se pudo comprobar la monofilia de Hegetotheriinae. A partir de ese estudio, hubo un gran consenso entre los investigadores, ubicando a la familia Hegetotheriidae dentro de Typotheria (por ejemplo: Cerdeño y Bond 1998; Reguero *et al.*, 2007; Reguero y Prevosti, 2010; entre otros), aunque se utilizó la clasificación de Hegetotheria por un período breve de tiempo (por ejemplo: Croft *et al.*, 2004; Reguero y Cerdeño, 2005).

Cerdeño y Bond (1998) realizaron la primera revisión taxonómica y filogenética focalizada en algunas especies de hegetotéridos. En ese estudio, los autores revisaron los géneros *Paedotherium* y *Tremacyllus*. Concluyeron que *Raulringueletia* era sinónimo de *Paedotherium*, manteniendo tentativamente como válida la especie *Paedotherium dolichognatum*. Además, sinonimizaron *Paedotherium insigne*, *Pachyrukhos ictus*, *Pachyrukhos miramarensis*, la variedad *maxima* de *Pachyrukhos chapalmalensis*, *Paedotherium imperforatum*, *Paedotherium maximum* y *Paedotherium ictum* con *Paedotherium bonaerense*; *Pachyrukhos chapalmalensis*, *Pachyrukhos brusquitaensis*, *Pachyrukhos marplatensis*, *Paedotherium chapadmalense*, *Paedotherium marplatense* y *Paedotherium brusquitaense* con *Paedotherium typicum*; *Paedotherium affine* y *Paedotherium borrelloii* con *Paedotherium minor*; *Tremacyllus diminutus*, *Tremacyllus chapalmalensis*, *Tremacyllus novus* y *Tremacyllus intrermedius* con *Tremacyllus impressus*; y *Tremacyllus latifrons* con *Tremacyllus incipiens*.

Reguero (1999), en su tesis doctoral, realizó un estudio sobre los hegetotéridos del Oligoceno superior, en el cual, realizó diversos actos nomenclaturales, muchos de ellos sin validez, ya que no han sido publicados (CINZ, 1999: art. 8 y 11). En la mencionada tesis, Reguero aceptó las sinonimias propuestas por Loomis (1914) en cuanto al género *Prosotherium*, pero a su vez consideró que *Prosotherium triangulidens* era sinónimo de *Prosotherium garzoni*. En cuanto al género *Propachyrucos*, consideró que *Propachyrucos aequilatus* era sinónimo de *Propachyrucos smithwoodwardi*; *Propachyrucos ameghinorum* y *Propachyrucos simpsoni*, de *Prosotherium garzoni*; *Propachyrucos schiaffinoi* como una especie válida, pero del género *Prohegetotherium*; *Propachyrucos crassus*, sinónimo de *Prohegetotherium sculptum*; y *Ethegotherium carettei*, sinónimo de *Prohegetotherium sculptum*. Además, consideró a la especie *Medistylus dorsatus* como un Hegetotheriidae en lugar de un Interatheriidae (Ameghino 1903–1904 como Protypotheriidae, ver más arriba), lo que fue respaldado posteriormente por diversos trabajos (por ejemplo: Dozo *et al.*, 2000; Reguero *et al.*, 2007).

Cerdeño y Contreras (2000) realizaron una revisión del género *Hemihegetotherium* a partir del estudio de materiales postcraneos provenientes de la provincia de San Juan. Los autores, además de validar los resultados propuestos por Zetti (1972a), concluyeron que tanto *Hemihegetotherium lazai* como *Hemihegetotherium robustum* eran sinónimos de *Hemihegetotherium achataleptum*. Más adelante, Reguero y Cerdeño (2005) describieron un nuevo género y especie de hegetotérido de Bolivia, *Sallatherium altiplanense*. Además, transfirieron *Propachyrucos schiaffinoi* al género *Prohegetotherium* y sinonimizaron *Ethegotherium carettei* con *Prohegetotherium schiaffinoi* (interpretación seguida en esta tesis); por último, sinonimizaron *Prosotherium shumwayi* y *Propachyrucos crassus* con *Prohegetotherium sculptum*.

Croft y Anaya (2006) describieron una nueva especie de hegetotérico proveniente de Bolivia, *Hemihegetotherium trilobus*, clasificando la familia dentro del suborden Typotheria, orden Notoungulata. Realizaron un análisis filogenético de la familia Hegetotheriidae, en el que la subfamilia Pachyrukhinae resultó monofilética y Hegetotheriinae, parafilética.

Reguero y Prevosti (2010) llevaron a cabo un estudio filogenético del suborden Typotheria, en el cual resultaron monofiléticas tanto la familia Hegetotheriidae como la subfamilia Pachyrukhinae, pero la subfamilia Hegetotheriinae resultó parafilética. Los autores definieron filogenéticamente los clados Typotheria, Hegetotheriidae y Pachyrukhinae, entre otros. Posteriormente, Billet (2011) realizó un estudio filogenético a nivel del orden Notoungulata, en el cual obtuvo resultados similares a los de Reguero y Prevosti (2010). Una diferencia importante es que Billet (2011) recuperó la subfamilia Hegetotheriinae como monofilética, aunque hay que tener en cuenta que se utilizaron menos taxones de hegetotéricos que en la filogenia previa, lo que pudo alterar las relaciones. Sin embargo, este estudio, junto al de Cifelli (1993), despejó las dudas en cuanto a la monofilia de los notoungulados, su conformación por los subórdenes Toxodontia y Typotheria, la monofilia e inclusión de los Hegetotheriidae dentro de Typotheria y la desestimación del suborden Hegetotheria por no ser un grupo natural.

Cruz (2011), en su tesis doctoral sobre la fauna de la provincia de Córdoba, propuso la sinonimia de las especies *Paedotherium brocherense* y *Paedotherium isolinense* con *Paedotherium bonaerense*, tal como ya habían sugerido Cerdeño y Bond (1998: p. 802). Bonini (2014) siguió esta interpretación en su tesis doctoral; sin embargo, como los resultados expuestos en estas tesis no fueron publicados, los actos nomenclaturales allí propuestos no se encuentran disponibles (CINZ, 1999: art. 8 y 11).

Kramarz y Paz (2013) definieron *Hegetotheriopsis sulcatus*, un hegetotérico proveniente de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut. Además, los autores propusieron que *Hegetotherium novum* debe ser transferido a un género distinto y obtuvieron que el género *Prohegetotherium* es parafilético; a su vez, las dos subfamilias resultaron monofiléticas, pero con dos taxones basales a ambas (*Hegetotheriopsis sulcatus* y '*Hegetotherium*' *novum*).

Posteriormente, Reguero *et al.* (2015) describieron un nuevo paquiruquino proveniente de la provincia de Salta, *Paedotherium kakai*. Ese mismo año, Cerdeño y Reguero (2015) publicaron los hegetotéricos de Quebrada Fiera (provincia de Mendoza), definiendo la especie *Prohegetotherium malalhuense* y considerando nuevamente a *Ethegotherium carettei* como sinónimo de *Prohegetotherium schiaffinoi* (en contra de López, 2002 y López y Manassero, 2008; ver más arriba). Poco después, Croft *et al.* (2016) describieron *Hegetotherium cerdasensis* para la localidad de Cerdas, en el sur de Bolivia.

Kramarz y Bond (2017) revaluaron la sistemática de *Hegetotheriopsis sulcatus* y *Prohegetotherium sculptum*. Interpretaron que *Prohegetotherium sculptum* solo está representado por el material tipo, con lo cual todo el material referido a esta especie fue excluido (sin proponer un nombre alternativo) y las sinonimias previamente establecidas con *Prohegetotherium shumwayi* y *Propachyrucos crassus* fueron rechazadas. Con respecto a la última especie, los autores la consideraron como una especie válida, pero de posición genérica incierta. También transfirieron la especie *Hegetotherium novum* al género *Prohegetotherium*, completando la propuesta hecha por Kramarz y Paz (2013). Por último, sugirieron que la especie *Prohegetotherium malalhuense* debería transferirse al género *Hegetotherium*, así como la especie *Prohegetotherium schiaffinoi*, aunque requerían más evidencia para proponerlo formalmente.

Más recientemente, Ercoli *et al.* (2018) revisaron las especies de *Paedotherium*, rechazando la sinonimia entre *Paedotherium borrelloii* y *Paedotherium minor*, propuesta por Cerdeño y Bond (1998) y considerando ambas especies como válidas. El mismo año, Sostillo *et al.* (2018) revisaron el género *Tremacyllus* a partir de especímenes inéditos provenientes de la provincia de La Pampa. Además de aceptar las sinonimias propuestas por Cerdeño y Bond (1998), las autoras sinonimizaron *Tremacyllus incipiens* con *Tremacyllus impressus*, con lo que el género *Tremacyllus* resultó monoespecífico. Por otro lado, Vera y Ercoli (2018) analizaron los paquiruquinos de las Huayquerías de San Carlos (provincia de Mendoza) y llegaron a una conclusión similar con respecto a *Tremacyllus*. Consideraron *Tremacyllus subdiminutus* sinónimo de *Tremacyllus impressus* y, aunque reconocieron la dificultad en distinguir *Tremacyllus incipiens* de *Tremacyllus impressus*, no propusieron la sinonimia entre ellas (en este trabajo, no se alude al de Sotillo *et al.* del mismo año).

Vera (2019) definió una nueva especie de *Hemihegetotherium* para la Formación Collón Curá, *Hm. tantillum*, a la vez que estableció su similitud con *Propachyrucos robustus*, pero señaló que la identidad específica no se podía asegurar. A pesar de esto, propuso *Propachyrucos robustus* como sinónimo de *Hemihegetotherium* cf. *Hm. tantillum*, lo cual resulta un acto nomenclatural inválido, porque no ha sinonimizado las especies realmente, sino que ha propuesto la sinonimia de una especie con un taxón de nomenclatura abierta (confer). Además, si la autora identificara *Pr. robustus* con el material que ella define como *Hm. tantillum*, estaría justificado establecer un nuevo nombre para evitar confusiones (tal como explica en su trabajo), pero no sería una nueva especie, sino un nuevo nombre de reemplazo. Por otro lado, aquí se da una interpretación distinta de *Pr. robustus* (ver sección 5.17.2).

Recientemente, Sostillo *et al.* (en prensa) analizaron la fauna de notoungulados presente en la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa), reconociendo la presencia de *Hemihegetotherium achataleptum*, *Hemihegetotherium torresi*, una posible tercera especie de *Hemihegetotherium*, *Paedotherium minor* y *Tremacyllus impressus*. Las autoras del estudio indican que la revalidación de *Paedotherium borrelloii* por parte de Ercoli *et al.* (2018) no está debidamente justificada. Esto se basa en que Ercoli y colaboradores analizaron 19 especímenes referidos a *Paedotherium borrelloii* provenientes de la Salinas Grandes de Hidalgo (provincia de La Pampa) y los compararon con el material asignado a *Paedotherium minor* proveniente de Arroyo Chasicó. Sin embargo, no tuvieron en cuenta el material asignado a *Paedotherium* proveniente de Salinas Grandes de Hidalgo y de otras localidades de Formación Cerro Azul, que superan los 1900 ejemplares (Sostillo *et al.*, en prensa y bibliografía allí mencionada). Por tal motivo, y a la espera de un análisis detallado de los especímenes de *Paedotherium* provenientes de Formación Cerro Azul, en esta tesis se considera a *Paedotherium borrelloii* como sinónimo de *Paedotherium minor*, siguiendo la interpretación de Cerdeño y Bond (1998).

Resumiendo todo lo anterior, actualmente hay un gran consenso en considerar a los notoungulados como un clado de mamíferos placentarios conformado solo por dos subórdenes, también monofiléticos: Toxodontia y Typotheria (Cifelli, 1993; Reguero y Prevosti, 2010; Billet, 2011), aunque, según Billet (2011), tanto las familias Henricosborniidae y Notostylopidae como Pyrotheria son notoungulados, pero por fuera de ambos subórdenes. Sin embargo, la posición del orden Pyrotheria se discutió posteriormente al estudio de Billet (2011) y distintos autores lo proponen como un orden separado de Notoungulata (Koenigswald *et al.*, 2015; Cerdeño y Vera, 2017). Dentro de Typotheria, la familia Hegetotheriidae se considera monofilética por diversos estudios

filogenéticos (Cifelli, 1993; Reguero y Prevosti, 2010; Billet, 2011; Kramarz y Paz, 2013). Las especies de hegetotéridos consideradas válidas al inicio de esta tesis eran: *Getohetherium tournoueri*, *Hegetotheriopsis sulcatus*, *Hegetotherium anceps*, *Hegetotherium andinum*, *Hegetotherium cerdasensis*, *Hegetotherium convexum*, *Hegetotherium minum*, *Hegetotherium mirabile*, *Hemihegetotherium achataleptum*, *Hemihegetotherium tantillum*, *Hemihegetotherium torresi*, *Hemihegetotherium trilobus*, *Medistylus dorsatus*, *Pachyrukhos depressus*, *Pachyrukhos medianus*, *Pachyrukhos moyani*, *Pachyrukhos politus*, *Pachyrukhos teres*, *Pachyrukhos trivius*, *Paedotherium bonaerense*, *Paedotherium brocherense*, *Paedotherium dolichognatum*, *Paedotherium isolinense*, *Paedotherium kakai*, *Paedotherium minor*, *Paedotherium typicum*, *Prohegetotherium novum*, *Prohegetotherium schiaffinoi*, *Prohegetotherium sculptum*, *Prohegetotherium shumwayi*, *Propachyrukos aequilatus*, *Propachyrukos ameghinorum*, ‘*Propachyrukos*’ *crassus*, *Propachyrukos smithwoodwardi*, *Propachyrukos simpsoni*, *Prosotherium garzoni*, *Prosotherium triangulidens*, *Sallatherium altiplanense*, *Tegehotherium burmeisteri* y *Tremacyllus impressus*. Las sinonimias de *Propachyrukos ameghinorum*, *Propachyrukos simpsoni* y *Prosotherium triangulidens* con *Prosotherium garzoni*; de *Propachyrukos aequilatus* con *Propachyrukos smithwoodwardi*; y de *Paedotherium brocherense* y *Paedotherium isolinense* con *Paedotherium bonaerense* no pueden considerarse disponibles, ya que se presentaron en tesis doctorales inéditas (Reguero, 1999; Cruz, 2011; Bonini, 2014) y no cumplen los requisitos del CINZ (1999: art. 8 y 11); a pesar de ello, distintos autores siguieron sus propuestas sin tener en cuenta las normativas del CINZ. Por otro lado, las especies *Hegetotherium anceps*, *Hegetotherium convexum*, *Hegetotherium minum*, *Pachyrukhos teres* y *Pachyrukhos trivius* se consideran *incertae sedis* desde hace más de 100 años (Sinclair, 1909).

Ahora, en el marco del presente trabajo de tesis, se han llevado a cabo nuevos actos nomenclaturales que, hasta este momento, han sido objeto de publicación (Seoane y Cerdeño, 2019; Seoane *et al.*, 2019) y que se detallan a lo largo del Capítulo V.

CAPÍTULO III

MARCO GEOLÓGICO Y TEMPORAL

3.- MARCO GEOLÓGICO Y TEMPORAL

3.1. INTRODUCCIÓN

Hegetotheriidae, tal como se considera actualmente, conforma un grupo de notoungulados exclusivo del sur de América del Sur, cuyos registros más septentrionales corresponden al centro oeste de Bolivia (MacFadden *et al.*, 1985; Reguero y Cerdeño, 2005) y al extremo norte de Chile (Bostelmann *et al.*, 2016), seguidos por los registros en la región sur de Bolivia (Croft y Anaya, 2006; Croft *et al.*, 2016). Sin embargo, la mayor cantidad de hallazgos de estos mamíferos proviene de la República Argentina. A pesar de que los Hegetotheriidae se dispersaron por todo el territorio nacional durante la mayor parte del Cenozoico, se registran distintas áreas de concentración de fósiles, las cuales varían de acuerdo con el periodo geológico considerado. Se pueden reconocer cuatro divisiones temporales: Oligoceno Tardío, Mioceno Temprano–Medio, Mioceno Tardío–Plioceno Temprano y Plioceno Tardío–Pleistoceno.

En el Oligoceno Tardío, se registran los primeros restos de Hegetotheriidae, siendo los más numerosos en Patagonia (Formación Sarmiento; Ameghino, 1897, 1901; Loomis, 1914; Simpson, 1945b; Reguero *et al.*, 2007), aunque también se hallan en el sur de Mendoza (base de la Formación Agua de la Piedra; Cerdeño y Reguero, 2015), en el litoral argentino y el oeste de Uruguay (Formación Fray Bentos; Kraglievich, 1932; Bond *et al.*, 1998), y en el centro oeste de Bolivia (Salla; MacFadden *et al.*, 1985; Reguero y Cerdeño, 2005).

Para el Mioceno Temprano–Medio, los Hegetotheriidae se registran principalmente en Patagonia (formaciones Santa Cruz, Sarmiento, Collón Curá, Chichinales, Cerro Bandera; Ameghino, 1885, 1889, 1891a, b y c, 1902; Roth, 1899; Bordas, 1939; Garrido *et al.*, 2012; Kramarz y Paz, 2013; Vera, 2019), aunque hay

registros en la provincia de Mendoza (Formación Aisol; Forasiepi *et al.*, 2011) y en el sur de Bolivia (Formación Nazareno y niveles de Cerdas; Oiso, 1991; Croft y Anaya, 2006; Croft *et al.*, 2016).

Durante el Mioceno Tardío–Plioceno Temprano, se registran principalmente en dos áreas restringidas casi exclusivamente a la Argentina: el centro oeste, provincias de Mendoza, San Juan, La Rioja, Catamarca y Tucumán (formaciones Aisol, Huayquerías, Tunuyán, La Huertita, Salicas, Andalhuala; Rovereto, 1914; Cerdeño y Contreras, 2000; Forasiepi *et al.*, 2011; Brandoni *et al.*, 2012; Vera y Ercoli, 2018; Armella, 2018), y el centro este, provincias de La Pampa y Buenos Aires (formaciones Cerro Azul [incluyendo Epecuén y Arroyo Chasicó; Folguera y Zárate, 2009] y Monte Hermoso; Cabrera y Kraglievich, 1931; Cabrera, 1937; Zetti, 1972a y b; Cerdeño y Bond, 1998; Cerdeño y Montalvo, 2002; Cerdeño *et al.*, 2017; Tomassini *et al.*, 2017; Sostillo *et al.*, 2018), aunque también hay un registro más al norte, en la provincia de Salta (Formación Palo Pintado; Reguero *et al.*, 2015). El registro de *Hegetotherium cerdasensis* en el norte de Chile es el único en este período de tiempo fuera de Argentina (fauna de Caragua; Bostelmann *et al.*, 2016).

Desde el Plioceno medio hasta su extinción en el Pleistoceno, los Hegetotheriidae se registran casi exclusivamente en la provincia de Buenos Aires (aloformación Punta San Andrés, formaciones San Andrés, Vorohué, Barranca Lobos, Chapadmalal, Saldungaray; Ameghino, 1908; Kraglievich, 1926; Cabrera, 1937; Zetti, 1972a, b y c; Cerdeño y Bond, 1998; Deschamps, 2005; Beilinson y Taglioretti, 2013; Vera y Ercoli, 2018), aunque también hay hallazgos en las provincias de Córdoba (Formación Brochero; Castellanos, 1944, 1958) y de Mendoza (Formación La Huertita, Garrido *et al.*, 2014). Los fósiles revisados y estudiados en profundidad en el transcurso de esta tesis provienen

de distintas localidades referidas a las formaciones Sarmiento, Agua de la Piedra, Santa Cruz y Collón Curá, las cuales se describen a continuación (Fig. II.1).

3.2. FORMACIÓN SARMIENTO

La Formación Sarmiento es una unidad litoestratigráfica que aflora en las provincias de Chubut y Santa Cruz, desde los 44° a los 48° S (Ré *et al.*, 2010); sin embargo, los hegetotéridos provienen de diversas localidades chubutenses (Loomis, 1914; Reguero *et al.*, 2007; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017). Dicha formación es una sucesión piroclástica originada en planicies loésicas, fluviales y, subordinadamente, en lagos someros, que cronológicamente se extiende desde el Óptimo Climático del Eoceno Medio al Óptimo Climático del Mioceno Medio, desde los 41,6 hasta los 18,7 Ma (Bellosi, 2010a; Madden *et al.*, 2010).

La Formación Sarmiento incluye el único registro continental del Hemisferio Sur de la Transición Eoceno–Oligoceno y está dividida en seis miembros: Gran Barranca (41,6–38,7 Ma), Rosado (38,7 Ma), Puesto Almendra Inferior (37 Ma), Vera (35–33,3 Ma), Puesto Almendra Superior (31,1–26,3 Ma) y Colhué Huapí (20,4–18,7 Ma) (Ré *et al.*, 2010; Madden *et al.*, 2010). En cuanto a la sucesión de faunas de mamíferos, en la localidad tipo de esta formación, Gran Barranca, se reconoce la siguiente secuencia de Edades Mamífero Sudamericanas: la subedad Barranquense (EMS Casamayorensis); un nivel intermedio “El Nuevo”; EMS Mustersense; EMS Tinguiririquense; un nivel temprano de la EMS Deseadense, “La Cantera”; EMS Colhuehuapense; y un nivel “Pinturense” (Madden *et al.*, 2010; ver también Kramarz *et al.*, 2010 para el nivel “Pinturense”).

En cuanto a los aspectos sedimentológicos y paleoambientales, el Miembro Gran Barranca (Eoceno Medio) incluye, principalmente, loessitas originadas en planicies

onduladas con lagunas efímeras, en condiciones subhúmedo-semiáridas. Una sedimentación similar se interpreta para el Miembro Rosado (Eoceno Medio tardío), el cual registra el período más seco y de mayor estabilidad ambiental. El Miembro Puesto Almendra inferior (Eoceno Superior) representa la instalación de un sistema fluvial entrelazado, probablemente efímero, en un ambiente subhúmedo-estacional. El Miembro Vera (Eoceno Superior–Oligoceno Inferior) registra la rápida acumulación de potentes mantos de loess en un ambiente semiárido, indicando un notable cambio del paisaje. En cuanto al Miembro Puesto Almendra superior (Oligoceno), la sedimentación se da en dos etapas. La primera etapa (Oligoceno Inferior) corresponde a la acumulación de sedimentos fluviales en canales entrelazados, juntamente con cenizas volcánicas por acción eólica. En la segunda etapa (Oligoceno Superior), el sistema fluvial se volvió meandriforme bajo condiciones húmedo-subhúmedas. El Miembro Colhué Huapí (Mioceno Inferior) registra un nuevo período de incisión y relleno de valles, vinculado a cambios del nivel del mar. La sedimentación se inició en un sistema fluvial entrelazado con participación subordinada de acumulaciones loésicas, en un clima subhúmedo estacional. El cambio hacia condiciones semiáridas transformó finalmente el escenario sedimentario en una llanura loésica (Bellosi, 2010b).

Los restos de hegetotéridos hallados en la Formación Sarmiento, correspondientes al Oligoceno Tardío (EMS Deseadense; Fig. II.1D) y al Mioceno Temprano (EMS Colhuehuapense; Fig. II.1D), provienen de distintas localidades de la provincia de Chubut. Se encontraron los restos de *Propachyrucos smithwoodwardi*, *Propachyrucos aequilatus*, *Propachyrucos crassus*, *Propachyrucos ameghinorum*, *Propachyrucos simpsoni*, *Prosotherium garzoni*, *Prohegetotherium sculptum*, *Medistylus dorsatus*, *Hegetotherium novum*, *Hegetotheriopsis sulcatus* y *Pachyrukhos politus*. Estas especies

se discuten en diversos trabajos (por ejemplo: Reguero *et al.*, 2007; Kramarz y Bond, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019; Seoane *et al.*, 2019) y en los Capítulos V y VI.

3.3. FORMACIÓN AGUA DE LA PIEDRA

La Formación Agua de la Piedra es un depósito clástico y volcánico-clástico de origen continental, que aflora en el sudoeste de la provincia de Mendoza, en el departamento de Malargüe, desde la Cuchilla de la Tristeza hasta el Bordo Alto del Payún (Combina y Nullo, 2011). Dicha formación presenta dos secciones: una basal, compuesta por un nivel conglomerádico clasto o matriz soportado de composición heterogénea, denominado como “Rodados Lustrados”, y una superior, constituida por una sucesión sedimentaria uniforme de paleosuelos tobáceos intercalados con niveles de ignimbritas y oleadas piroclásticas. En la localidad de Quebrada Fiera (Fig. II.1A), esta sección contiene una asociación fosilífera de EMS Deseadense (Gorroño *et al.*, 1979; Combina y Nullo, 2011; Cerdeño, 2011; entre otros).

Los restos de Hegetotheriidae hallados en Quebrada Fiera se identificaron como: *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi*, *Prohegetotherium* sp., *Prohegetotherium* cf. *Ph. sculptum*, *Prohegetotherium malalhuense* y *Prohegetotherium schiaffinoi* (Cerdeño y Reguero, 2017). Kramarz y Bond (2017) reconocieron los restos de *Prohegetotherium* sp. como *Hegetotheriopsis sulcatus* y, como resultado de esta tesis, los ejemplares asignados a cf. *Pr. smithwoodwardi* se reinterpretan como *Prosotherium garzoni* (Seoane *et al.*, 2019).

3.4. FORMACIÓN SANTA CRUZ

La Formación Santa Cruz aflora en la región meridional de la República Argentina, en la provincia homónima, entre los ríos Coyle y Gallegos, desde la costa atlántica hasta el piedemonte andino (Vizcaíno *et al.*, 2010, 2012; Hernández Del Pino *et al.*, 2019 y referencias allí incluidas). Los registros más numerosos de dicha formación provienen de diferentes localidades costeras, ubicadas entre los 51° y 51°30' latitud Sur (Vizcaíno *et al.*, 2010: fig. 1) y dieron lugar a la definición de la EMS Santacrucense (Ameghino, 1906). Los sedimentos de esta formación corresponden a una secuencia de fangos volcánoclasticos conteniendo paleosuelos inmaduros, depositados en una planicie costera incidida por canales arenosos conteniendo algunos guijarros (Vizcaíno *et al.*, 2010).

Tauber (1997) reconoció dos miembros para la Formación Santa Cruz: uno inferior, muy fosilífero y definido como Miembro Estancia La Costa, en el cual predominan los depósitos piroclásticos, las limolitas y las arcillas; y uno superior, poco fosilífero y definido como Miembro Estancia Angelina, principalmente compuesto por arcillas, limolitas y areniscas. Este autor reconoció 22 niveles fosilíferos que posteriormente se incrementaron a 27 (Krapovickas *et al.*, 2008). De estos 27 niveles, 23 se encuentran en el miembro inferior y solo cuatro en el miembro superior (Vizcaíno *et al.*, 2010).

Las dataciones de tres niveles ubicados en el tercio inferior de la localidad de Monte Observación resultaron entre 16,42 Ma y 16,18 Ma, y en la localidad de Monte León entre 16,56 Ma y 16,28 Ma (Fleagle *et al.*, 1995). Los datos más recientes establecen un rango de ~18–16 Ma para la Formación Santa Cruz en la costa y de ~19–14 Ma en las localidades del interior (Perkins *et al.*, 2012). En conjunto, la mayor parte de las faunas santacrucenses se pueden asignar al Mioceno Temprano tardío (Fleagle *et al.*, 1995; Vizcaíno *et al.*, 2010, 2012).

Los restos de hegetotéridos hallados en esta formación, correspondientes a la EMS Santacrucense, provienen de distintas localidades de la provincia de Santa Cruz (Fig. II.1E). Se identificaron restos de *Hegetotherium anceps*, *Hegetotherium convexum*, *Hegetotherium minum*, *Hegetotherium mirabile*, *Pachyrukhos moyani*, *Pachyrukhos teres* y *Pachyrukhos trivius*. El tratamiento más relevante sobre estos taxones se encuentra en los trabajos de Sinclair (1909) y en los resultados de esta tesis, reflejados en los Capítulos V y VI, y en Seoane y Cerdeño (2019).

3.5. FORMACIÓN COLLÓN CURÁ

La Formación Collón Curá está ampliamente distribuida en la región oeste de Patagonia, aflorando en varias localidades de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Roth, 1899; Vucetich *et al.*, 1993; Kramarz *et al.*, 2011; Brandoni *et al.*, 2019; Vera, 2019). La Formación Collón Curá está integrada por tobas andesítico-dacíticas y flujos piroclásticos dacítico-riolíticos (Kramarz *et al.*, 2011). De acuerdo con las dataciones absolutas publicadas, la edad de esta formación abarca entre 16 Ma y 11 Ma (Brandoni *et al.*, 2019: tabla 2) o entre 14,6 Ma y 11,6 Ma (Bucher *et al.*, 2019: fig. 12).

Vucetich *et al.* (1993) describieron tres miembros para esta formación en la localidad de Cañadón del Tordillo (provincia de Neuquén): el Miembro Inferior, el Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu y el Miembro Superior. El Miembro Inferior, denominado informalmente como “capas basales”, está representado por tobas choníticas macizas, en capas de 30 a 40 cm de espesor que no difieren entre sí en sus caracteres texturales y/o composicionales megascópicos. Estas características están controladas por procesos edáficos sobreimpuestos a acumulaciones predominantemente piroclásticas, que autores como Uliana y Robbiano (1974) interpretaron como depósitos de caída distales de ceniza. Dadas las características tan particulares de este miembro, algunos autores han

definido este registro geológico en otras localidades como Formación La Pava o también como parte del Miembro Carhué (Vucetich *et al.*, 1993). El tope del Miembro Inferior culmina con una unidad que solo difiere de la base por tener un color naranja y es en este sedimento donde aparece uno de los niveles fosilíferos (Vucetich *et al.*, 1993). El Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu es fácilmente reconocible dentro de la unidad por su color blanco-celeste ceniciento. Vucetich *et al.* (1993) establecieron que la acumulación del depósito del flujo piroclástico, en este miembro, estuvo limitada a las depresiones o valles “sinclinales”, por lo que su sedimentación fue discontinua y no cubrió toda la superficie preexistente. En cuanto al Miembro Superior, los mismos autores mencionan que su litología es muy difícil de diferenciar de la del Miembro Inferior y representa depósitos piroclásticos reelaborados, con mayor participación de la fracción epiclástica, por lo que ciertas capas pueden definirse como tufitas. En la base de esta unidad aparece el nivel más fosilífero.

Los restos de hegetotéridos hallados en la Formación Collón Curá, correspondientes al Mioceno Medio (EMS Colloncureense), provienen de distintas localidades de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Fig. II.1B–D, respectivamente). Se describieron restos de *Hegetotherium andinum*, *Hegetotherium minum*, *Hegetotherium mirabile*, *Hemihegetotherium tantillum*, *Hemihegetotherium cf. Hm. robustus* (*Propachyrucos robustus*), *Pachyrukhos moyani*, *Propachyrucos depressus* y *Propachyrucos medianus*. Algunas de estas especies se discutieron recientemente en el trabajo de Vera (2019), así como en los resultantes de esta tesis (Seoane y Cerdeño, 2019; Seoane *et al.*, 2019), tal como se detalla en los Capítulos V y VI.

CAPÍTULO IV

MATERIALES Y MÉTODOS

4.- MATERIALES Y MÉTODOS

4.1.- DIFICULTADES Y ACLARACIONES

La principal dificultad encontrada durante este estudio se relaciona con los materiales depositados en el MACN y el MLP correspondientes a los ejemplares estudiados por F. Ameghino. No obstante, esta es una dificultad común que se afronta al revisar materiales de distintos grupos, debido a la falta de un apropiado registro, típico de la época (Ciancio y Carlini, 2008; Fernández *et al.*, 2018). Por un lado, muchos de los materiales que figuraban como tipos no se correspondían con lo que originalmente había descrito Ameghino. Debido a ello, en primer lugar, se debió hacer una revisión de los materiales asignados como tipos (holotipos, paratipos, sintipos, lectotipos), comparando con las descripciones originales, concluyendo en varios casos con la reasignación de los especímenes tipo. Por otro lado, se encontró que, con un único número de colección, había varios elementos asociados que no necesariamente pertenecían al mismo individuo. A fines prácticos, cada conjunto de elementos se denomina “lote” y cada uno de los elementos del lote se denomina “especímen” o “ejemplar”. En el caso de los lotes del MLP, cada uno de los ejemplares está diferenciado por una letra distinta (por ejemplo: MLP 12-3170 tiene tres especímenes, MLP 12-3170a, 12-3170b y 12-3170c). En el MACN, se encontró además otro problema: diferentes especímenes que responden a distintos números de colección se encontraron juntos, pero sin el número identificador sobre el ejemplar, con lo cual no se puede determinar qué número de colección le corresponde realmente a cada espécimen. Este caso se encontró, por ejemplo, en el material tipo de *Hegetotherium strigatum*, el cual está catalogado como un paladar y tres fragmentos mandibulares bajo los números de colección MACN A 536 a MACN A 539,

pero los elementos no están identificados y, además, un fragmento mandibular está perdido.

Todos los especímenes estudiados de forma directa en el transcurso de esta tesis (aproximadamente 550) se detallan en el apartado “Especímenes Referidos” de cada especie considerada (ver comentarios específicos en el Capítulo V) y, junto con los especímenes de otras especies analizados a modo comparativo, se detallan en el Tomo II (Información Suplementaria II.1). Lamentablemente, aunque el espécimen MACN PV 2540, holotipo de *Tegeotherium burmeisteri*, se pudo observar, por una cuestión de falta de tiempo no se incluyó en la tesis. Un análisis preliminar halló una notoria similitud entre este taxón y la dentición inferior asignada a *Hegetotheriopsis sulcatus*, alojada en el MACN. Sin embargo, como no pudo estudiarse el material asignado a *Hegetotheriopsis sulcatus* alojado en el Museo Profesor Juan Olsacher, de Zapala (provincia de Neuquén), se consideró pertinente no incluirla en el estudio. Por otro lado, si se llegase a confirmar la similitud entre estos especímenes, *Hegetotheriopsis sulcatus* representaría un sinónimo juvenil de *Tegeotherium burmeisteri*, con lo cual, dicho análisis debe llevarse a cabo incluyendo todo el material asignado a dicho taxón. Los géneros *Prohegetotherium*, *Hemihegetotherium*, *Paedotherium* y *Tremacyllus* no se incluyeron en Sistemática Paleontológica (Capítulo V) debido a que fueron revisados recientemente parcial o totalmente (Cerdeño y Bond, 1998; Cerdeño y Montalvo, 2002; Reguero y Cerdeño, 2005; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017; Vera y Ercoli, 2018; Ercoli *et al.*, 2018; Vera, 2019; Sostillo *et al.*, en prensa). Sin embargo, algunos aspectos taxonómicos de estos géneros se tratan en el Capítulo VI, Análisis Filogenético.

La dentición se describe siguiendo la metodología empleada por Billet *et al.* (2008, 2009), Cerdeño *et al.* (2017) y Sostillo *et al.* (2018), teniendo en cuenta los planos y direcciones mesial, labial, lingual y distal. Lo que otros autores denominan anterior y

posterior se describe aquí como mesial y distal, respectivamente, y lo considerado bucal (hacia afuera de la arcada dentaria) y lingual, se describe como labial y lingual, respectivamente. El diámetro mesiodistal de cada diente corresponde a la longitud máxima medida sobre el ectolofo, mientras que el diámetro labiolingual es la anchura máxima medida perpendicularmente al ectolofo, como indican Billet *et al.* (2008, 2009). Los cráneos y las mandíbulas se describen siguiendo la metodología empleada por Cerdeño *et al.* (2012), considerando seis planos descriptivos: anterior, occipital, dorsal, ventral, medial y lateral.

Las medidas (expresadas en milímetros) se tomaron con un calibre mecánico de precisión 0,1 mm o a través de una lupa binocular Zeiss 475052-9901. Las fotografías se hicieron con la lupa binocular a través de la cámara acoplada y con una cámara Nikon Colpix P510. Todas las mediciones obtenidas se incorporan en sus respectivas tablas, incluidas en el Tomo II (Tablas).

4.2.- ACRÓNIMOS INSTITUCIONALES

Se incluyen los acrónimos mencionados tanto en este Tomo como en el Tomo II. **ACM:** Amherst College Museum, Amherst, Massachussets, Estados Unidos; **AMNH:** American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos; **GB-Naz:** Servicio Geológico de Bolivia, La Paz, Bolivia, localidad de Nazareno; **MACN A:** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Ameghino, Buenos Aires, Argentina; **MACN-PV CH:** Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional de Paleovertebrados, provincia de Chubut, Buenos Aires, Argentina; **MCNAM-PV:** Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J. C. Moyano”, Paleontología de Vertebrados, Mendoza, Argentina; **MLP:** Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MMH-CH/FMH/MCM/QEQ:** Museo de Monte Hermoso,

Chasicó/Farola Monte Hermoso/Macachín/Quequén; **MPEF-PV**: Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Paleontología de Vertebrados, Trelew, Argentina; **MPM-PV**: Museo Regional Provincial Padre “M. J. Molina”, Paleontología de Vertebrados, Río Gallegos, Argentina; **UATF V**, Universidad Autónoma Tomás Frías, Colección Paleontología de Vertebrados, Potosí, Bolivia; **YPM-VPPU**: Yale Peabody Museum, Vertebrate Paleontology Princeton University Collection, New Haven, Estados Unidos.

4.3.- ABREVIATURAS

Abreviaturas anatómicas: **C/c**: canino superior/inferior; **dc**: canino inferior deciduo; **DI/di**: incisivo superior/inferior deciduo; **DP/dp**: premolar superior/inferior deciduo; **I/i**: incisivo superior/inferior; **DMD**: diámetro mesiodistal; **M/m**: molar superior/inferior; **P/p**: premolar superior/inferior.

Otras abreviaturas: **AMP**, árbol más parsimonioso.

4.4.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se llevaron a cabo análisis estadísticos de las muestras estudiadas, utilizando el programa computacional PAST3 (Hammer *et al.*, 2001). Incluso cuando las muestras son pequeñas, se realizaron algunos análisis con el fin de corroborar en qué medida apoyan las interpretaciones taxonómicas realizadas en cada género. En todos los casos, realizamos un Análisis de Varianza, comúnmente conocido como ANOVA por su nombre en inglés (“ANalysis Of VAriance”), de una vía para la muestra total de cada diente en particular (un ANOVA para el p2, un ANOVA para el p3, etc.) y, para cada ANOVA, todos los supuestos se cumplieron (las pruebas de Levene y de Shapiro-Wilk; ver Información Suplementaria II.2–4). Se utilizó como variable independiente (o factor) las

diferentes especies y como variable dependiente (o explicativa) la longitud de los dientes. El valor de p se configuró en 0,05.

En el Capítulo V, Sistemática Paleontológica, se explica cada análisis realizado para cada género en particular.

4.5.- ANÁLISIS FILOGENÉTICO

El análisis filogenético se realizó siguiendo los principios de Máxima Parsimonia de la Sistemática Filogenética (Goloboff, 1995). Para la edición de la matriz se utilizó el programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2018) y se analizó con el programa de computación TNT v 1.5 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008). Se realizó una búsqueda tradicional con la “*tree bisection reconnection*” (TBR) usando 1000 secuencias de adición aleatorias y guardando 1000 árboles por ronda.

El análisis está basado en la matriz de datos utilizada por Seoane *et al.* (2017), a la cual se le añadieron nueve caracteres seleccionados de la matriz utilizada en Kramarz y Bond (2017), originalmente propuestos en Billet *et al.* (2009). Además, se incorporaron tres nuevas unidades terminales, *Hegetotherium cerdasensis*, *Hemihegetotherium tantillum* y *Pachyrukhos politus*, y se unificaron las dos especies de *Tremacyllus* en *T. impressus*, siguiendo a Sostillo *et al.* (2018), resultando en una matriz de datos de 48 caracteres y 27 taxones.

La metodología se explica detalladamente en el Capítulo VI, Análisis Filogenético.

El cladograma resultante se calibró temporalmente mediante el programa Rstudio (R Core Team, 2019), mediante el paquete PaleoTree (Bapst, 2012) siguiendo la metodología “*EQUAL*”, la cual distribuye de manera equitativa los linajes fantasmas. Los

datos de primera y última aparición de cada taxón incluido en la filogenia se tomaron de la bibliografía y se indican en la Tabla II.1.

4.6.- ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO

A partir de los datos preliminares de esta tesis, se llevó a cabo un primer análisis paleobiogeográfico de los Hegetotheriidae (Seoane *et al.*, 2017), a través de la metodología Bayesiana con el programa RASP 3.2 (Yu *et al.*, 2015). RASP, “*Reconstructor Ancestral State in Phylogenies*” (Reconstructor del Estado Ancestral en Filogenias), es un conjunto de programas computacionales donde el S-DIVA, Bayesiano y otros están incluidos (Yu *et al.*, 2015). Ambos programas mencionados requieren de filogenias y de las distribuciones de los taxones analizados como datos entrantes. Dada la cantidad de nuevos datos referidos a los Hegetotheriidae (ver Capítulo VII), se repitió el análisis, con una versión actualizada del programa (RASP 4.2), pero se utilizó la misma metodología con el fin de poder comparar ambos resultados.

Con el propósito de establecer el área ancestral, como también los diferentes procesos involucrados en la historia biogeográfica, se llevó a cabo un Análisis Bayesiano Binario (ABB), cuyos fundamentos teóricos fueron expresados por Ronquist y Huelsenbeck (2003), con diez como número máximo de áreas para cada nodo. Se realizó un método de optimización para testear las posibles áreas ancestrales en los principales nodos, que son el nodo basal y el de la familia y subfamilias, usando el “*Weighted Ancestral Area Analysis*” (Análisis del Área Ancestral Ponderada) (Hausdorf, 1998). Se calcularon el número de Pasos Ganados Ponderados (PGP), Pasos Perdidos Ponderados (PPP) y el IP (PGP/PPP). El Índice de Probabilidad (IP) de cada área indica la probabilidad de esas áreas como parte del área ancestral. Se utilizaron los resultados

obtenidos con las dos metodologías y se compararon con los eventos climáticos y geológicos establecidos para los periodos geológicos involucrados.

En esta versión final de la tesis, se repite el análisis paleobiogeográfico considerando todas las novedades relacionadas con la familia Hegetotheriidae posteriores a la publicación de Seoane *et al.* (2017), respecto a la filogenia (por ejemplo: Seoane y Cerdeño, 2019; y Capítulo VI) y a la sistemática de varios géneros (por ejemplo: Kramarz y Bond, 2017; Ercoli *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018; Seoane y Cerdeño, 2019; Seoane *et al.*, 2019), incluyendo la descripción de nuevas especies (por ejemplo: Croft *et al.*, 2016; Vera, 2019).

CAPÍTULO V

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

5.- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

5.1.- FAMILIA HEGETOTHERIIDAE Ameghino, 1894a

Pachyrucidae Lydekker, 1894.

5.1.1.- Características generales.

Hegetotheriidae es uno de los clados que constituye el orden Notoungulata, el grupo más abundante y diversificado de ungulados nativos de América del Sur (Kramarz y Paz, 2013; Seoane y Cerdeño, 2019). Los primeros registros corresponden al Oligoceno Tardío (EMS Deseadense), donde ya aparecen bien diversificados, mientras que los últimos corresponden al Pleistoceno (EMS Marplatense) (Cerdeño y Bond, 1998; Kramarz y Bond, 2017). Dentro de los ungulados nativos, los hegetotéridos cuentan con especies pequeñas a medianas, con masas corporales estimadas entre 1 y 13 kg (Elissamburu, 2012; Cassini *et al.*, 2012), pero la mayoría de las especies no habrían sobrepasado los 10 kg.

Los hegetotéridos se caracterizan por poseer el primer par de incisivos superiores e inferiores hipertrofiados, euhipsodontes y procumbentes, los molares inferiores con un surco labial profundo, P2–M3 y p3–m3 imbricados (Cifelli, 1993; Kramarz y Paz, 2013; Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019). Como ya se ha mencionado a lo largo de los capítulos anteriores, se reconocen dos subfamilias de Hegetotheriidae: Hegetotheriinae y Pachyrukhinae, aunque la monofilia de la primera no se recupera en la mayoría de las filogenias (Reguero y Prevosti, 2010; Billet, 2011; Kramarz y Paz, 2013; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019). Ambas comparten un patrón dentario lofodonte, rápido

desgaste de la corona con pérdida de estructuras en un estadio muy temprano (Cerdeño *et al.*, 2017) y dientes inferiores bilobulados por la presencia de un surco labial profundo (ectofléxido). A su vez, las principales diferencias entre los respectivos taxones residen también en la morfología dentaria.

5.2.- SUBFAMILIA HEGETOTHERIINAE Ameghino, 1894a

5.2.1.- Características generales

Tradicionalmente, la subfamilia Hegetotheriinae incluyó a los hegetotéridos que no poseían los caracteres derivados presentes en Pachyrukhinae, como un m3 trilobulado, significativa reducción o ausencia de los I3–C/i3–c y el i1 mucho más grande que el i2 (Cerdeño y Bond, 1998; Croft *et al.*, 2004). Los taxones incluidos en Hegetotheriinae corresponden a los géneros *Prohegetotherium*, *Sallatherium*, *Hegetotherium* y *Hemihegetotherium*. Una característica que comparten los taxones incluidos en este grupo es la fusión distal corta de la tibia y la fibula (Sinclair, 1909; Croft *et al.*, 2004; Reguero y Prevosti, 2010). Sin embargo, desde el estudio filogenético realizado por Croft y Anaya (2006), la monofilia de este grupo fue cuestionada (Reguero y Prevosti, 2010; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017).

La descripción de *Hegetotheriopsis sulcatus* y el estudio filogenético realizado por Kramarz y Paz (2013) reveló que esta especie y *Hegetotherium novum* (incluida por primera vez como una unidad terminal) eran hegetotéridos externos a ambas subfamilias. Además, dicho estudio recuperó un clado que los autores denominaron Hegetotheriinae (Kramarz y Paz, 2013: fig. 4), soportado por dos sinapomorfias: desarrollo vestigial de la *crista meatus* y la fusión distal corta y ancha de la tibia y fibula. Sin embargo, algunos estudios posteriores no tuvieron los mismos resultados (Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017). Por otro lado, los estudios realizados en el marco de esta tesis obtuvieron resultados semejantes al de Kramarz y Paz (2013), recuperando un clado referido a Hegetotheriinae (Seoane *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019). El nuevo análisis filogenético realizado en esta tesis (ver Capítulo VI) concluyó en un resultado muy similar al de Kramarz y Paz (2013) y Seoane y Cerdeño (2019).

Cabe mencionar que, entre las características utilizadas previamente para diagnosticar a los paquiruquinos, algunas resultan no ser exclusivas del grupo, dado que el m3 trilobulado se reconoce en *Hemihegetotherium trilobus* (Croft y Anaya, 2006), *Hm. tantillum* (Vera, 2019), *Hegetotherium mirabile* (ver secciones 5.4.2 y 5.4.3) y en un taxón del Mioceno Tardío de La Pampa (Sostillo *et al.*, en prensa); la reducción de los I3–C/i3–c se observa en *Hegetotherium mirabile* (ver sección 5.4.2) y el tamaño mayor del i1 con respecto al i2 es una sinapomorfía de la familia (ver sección 5.8.1 y Capítulo VI).

5.3.- GÉNERO *HEGETOTHERIUM* Ameghino, 1887b

1887b *Hegetotherium* Ameghino: 10 (descripción original).

1909 *Selatherium* (Ameghino, 1894a); Sinclair: 67.

Especie tipo: *Hegetotherium mirabile* Ameghino, 1894a.

Especies incluidas: La especie tipo, *Hegetotherium novum* Bordas, 1939 y *Hegetotherium cerdasensis* Croft *et al.*, 2016.

5.3.1.- Diagnósis enmendada (modificada de Croft *et al.*, 2016): I3, C/c y P1/p1 alineados y más reducidos que en *Prohegetotherium*, *Sallatherium* y *Hemihegetotherium*. Canino inferior presente o ausente. P2 relativamente más pequeño que en *Sallatherium* (DMD del P2 < 85% del P3, mientras que en *Sallatherium* es > 95%). M1 con un ángulo posterolabial alrededor a 90°. M1–2 con parastilo y surco parastilar bien marcados. Molares superiores con cara lingual ligeramente convexa; M1–2 sin surco lingual, a diferencia de *Hegetotheriopsis*. Los i1 pequeños, similares en longitud a los i2; m1–2 con esquina posterolingual lingualmente proyectada, a diferencia de *Sallatherium* y *Hemihegetotherium*. Molares inferiores sin inflexión lingual en contraste con *Hegetotheriopsis*.

5.3.2.- Consideraciones generales

Ameghino (1887b) definió *Hegetotherium* a partir de restos cráneo-mandibulares, mediante los cuales concluyó que poseía la dentición superior completa, aunque los I2–3–C se encontraban reducidos. Las mandíbulas que poseía no le permitieron asegurar la

conformación de la serie inferior, ya que no estaban bien preservadas en la parte anterior, con lo que no pudo asegurar si tenía tres incisivos y el canino. El p1 sí estaba preservado y destacó su pequeño tamaño y morfología cilíndrica. Posteriormente, Ameghino (1894a) definió el género *Selatherium*, al cual caracterizó y diferenció de *Hegetotherium* por carecer de canino inferior y por presentar el i2 muy grande y el i3 muy pequeño, algo llamativo, ya que hasta ese momento no había descrito la condición de los incisivos y canino inferiores en *Hegetotherium*. En un trabajo posterior, Ameghino (1894b) publicó la configuración final de la dentadura de *Hegetotherium*, la cual es completa, pero con los I2-3-C/i3-c-p1 rudimentarios. Puesto que la descripción de *Selatherium* está basada en características que para ese momento eran desconocidas en *Hegetotherium*, resulta incongruente la comparación entre ellos.

Roth (1899) postuló que las diferencias establecidas por Ameghino para diferenciar *Selatherium* de *Hegetotherium* no eran suficientes. Esta misma opinión la compartió Sinclair (1909) cuando revisó los especímenes de *Hegetotherium* depositados en el YPM, interpretando que la ausencia de un canino no es suficiente para separar dos géneros, por lo que consideró a *Selatherium* sinónimo de *Hegetotherium*.

Dentro de la muestra de *Selatherium*, los especímenes MACN A 3384 y MACN A 11178, ambos etiquetados como *S. pachymorphum*, permitieron corroborar que la ausencia del canino inferior es la única diferencia con *Hegetotherium*. Dicha ausencia podría atribuirse a dimorfismo sexual, como ocurre en diferentes mamíferos vivientes (por ejemplo: *Hydropotes inermis*, *Muntiacus* spp., *Moschus moschiferus*, *Equus caballus*; Nowak, 1991), en los que el canino solo está presente o bien desarrollado en los machos, como ocurre en los rinocerontes fósiles con el colmillo inferior (i2), que está más desarrollado en los machos (Cerdeño y Sánchez, 2000). También es posible que la ausencia del canino se deba a variación intraespecífica, como Cerdeño y Montalvo (2002)

describieron para *Hemihegetotherium achataleptum* en el caso del p1. Si se toma en cuenta la proporción de fósiles con y sin caninos, se aprecia la superioridad de los primeros, lo que no reflejaría el producto de dimorfismo sexual, sino, por el contrario, respondería a variación intraespecífica. En consecuencia, la ausencia del canino no es suficiente para separar *Selatherium* de *Hegetotherium* y, con la información disponible, se reafirma la propuesta de sinonimia de Sinclair (1909).

Como se mencionó en el Capítulo II, Rusconi (1946) definió una especie proveniente de la provincia de San Juan, que incluyó con dudas en *Hegetotherium*: *?H. arctum*. Esta especie está basada en dos fragmentos de fémur (uno proximal, derecho, y otro distal, izquierdo), tres fragmentos de tibia (uno proximal, derecho, y las epífisis proximal y distal izquierdas), cuatro cuerpos vertebrales (uno dorsal, dos lumbares y uno sin definir) y un fragmento mandibular con restos de dos dientes, uno de los cuales tiene la raíz cerrada. Dichos restos fueron depositados en el actual MCNAM, bajo el número 127, pero actualmente se encuentran perdidos (Cerdeño, 2005). No obstante, la información brindada por el autor permite descartar que *?H. arctum* sea un Hegetotheriidae, ya que no posee los dientes con raíces abiertas ni la tibia y la fibula fusionadas, dos características propias de la familia.

5.4.- *HEGETOTHERIUM MIRABILE* Ameghino, 1887b

1887b *Hegetotherium mirabile* Ameghino: 10 (descripción original). Ameghino: 1889, lámina 13, figuras 36–40 y lámina 14, figuras 1–3.

1909 *Hegetotherium strigatum* (Ameghino, 1887b); Sinclair: 82.

1909 *Hegetotherium cuneatum* (Ameghino, 1891c); Sinclair: 82.

1909 *Hegetotherium costatum* (Ameghino, 1891c); Sinclair: 82.

1909 *Selatherium pachymorphum* (Ameghino, 1894a); Sinclair: 82.

1909 *Selatherium remissum* (Ameghino, 1894a); Sinclair: 82.

Hegetotherium convexum (Ameghino, 1891a); INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

Hegetotherium anceps (Ameghino, 1891b); INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

Hegetotherium minum (Ameghino, 1894a); INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

Hegetotherium andinum (Roth, 1899); INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

Getohetherium tournoueri (Ameghino, 1903–1904); INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

Holotipo: MACN A 631–632, especímenes asociados incluyendo un fragmento de cráneo que preserva los I1–M3 derechos (I1–2–3 y P1 están rotos) y los I1–C izquierdos; y un fragmento mandibular izquierdo con p2–m3 (Fig. II.2A–D).

Procedencia geográfica: Los especímenes MACN A 631–632 no tienen datos de localidad, existiendo solo los datos de procedencia mencionados por Ameghino (1889), donde aclaró que provienen de las barrancas del río Santa Cruz.

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz. Mioceno Temprano tardío, EMS Santacrucense.

Especímenes referidos en esta tesis: Una gran parte de los 140 especímenes atribuidos a *H. mirabile* en esta tesis ya se encontraban catalogados como tal, aunque permanecían inéditos en las colecciones de los museos visitados, mientras que otros ejemplares, alojados en el MLP, fueron preparados y estudiados especialmente en esta tesis. Los especímenes publicados de *H. mirabile* son los materiales tipo de ésta y cada especie sinonimizada (Ameghino, 1887c, 1891a, b, c, 1894a), así como el material estudiado por Sinclair (1909) y Cassini *et al.* (2012), que se indica en el siguiente apartado (ver más abajo). Además, Croft *et al.* (2016: App. 2) listaron una serie de ejemplares de *Hegetotherium* de la Formación Santa Cruz, con la referencia taxonómica del catálogo de la colección respectiva (MACN y MLP) y siguiendo la interpretación propuesta por Sinclair (1909), señalando únicamente el DMD de los m2 y m3 a modo comparativo; todos ellos, al igual que los ejemplares tipo, se han revisado y se incluyen en el material aquí referido y que se detalla a continuación: MACN A 88–100: en este lote catalogado como *Pachyrukhos* sp. (ver sección 5.9.2), hay un m3 aislado izquierdo que corresponde a *H. mirabile*. MACN A 536–539: fragmento mandibular izquierdo con p3–m3, fragmento mandibular izquierdo con posibles m1–2, fragmento maxilar izquierdo con P3–M3 (catalogados como sintipos de *H. strigatum*, con un espécimen perdido, ver sección 5.4.4). MACN A 1728: lote con tres dientes aislados y dos fragmentos

mandibulares. Hay un m3 izquierdo, un p3 o p4 izquierdo, un posible M1 derecho, un fragmento mandibular izquierdo con el m3 y un fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de p1–2 y p3. MACN A 1734: fragmento mandibular derecho con m1–3. MACN A 1735: fragmento mandibular izquierdo con p1–m3. MACN A 1741: fragmento maxilar derecho con C–P4. MACN A 1742: fragmento maxilar izquierdo con P4–M3. MACN A 1743: fragmento anterior de cráneo con I1–P3 izquierdos y el I1 derecho. MACN A 1744: fragmento rama mandibular izquierda con i2–p4. MACN A 1745 (holotipo de *H. convexum*): fragmento de paladar con ambos M2–3. MACN A 1746: fragmento de maxilar derecho con M3. MACN A 1747: fragmento de paladar con ambos M2–3 (solo M3 izquierdo completo). MACN A 3322: fragmento de paladar con C–M3 derechos y C–P3, M2–3 izquierdos. MACN A 3323: fragmento mandibular izquierdo con p2–m3. MACN A 3324: fragmento mandibular izquierdo con c–m3. MACN A 3325: fragmento mandibular derecho con i3–m1 (alvéolo de canino). MACN A 3326: fragmento mandibular con i2, p1–m2 derechos e i2 izquierdo. MACN A 3327: fragmento mandibular izquierdo con p2–m3. MACN A 3328: fragmento de sínfisis con ambos i1 y fragmento mandibular derecho con p3–m3. MACN A 3329: fragmento mandibular derecho con m1–3. MACN A 3330: fragmento mandibular izquierdo con m1–3. MACN A 3331: fragmento mandibular derecho con m1–3. MACN A 3332: fragmento mandibular derecho con m1–3. MACN A 3333: fragmento maxilar izquierdo con P1–M3. MACN A 3334: fragmento maxilar derecho con C–P4 y M2–3. MACN A 3335: fragmento maxilar izquierdo con C–M1. MACN A 3336 (holotipo de *H. anceps*): fragmento de cráneo con ambas series I1–M3, excepto I2 izquierdo y ambos I3. MACN A 3337 (holotipo de *H. anceps*): fragmento mandibular izquierdo con i2–m3, excepto canino. MACN A 3338: fragmento mandibular con i1 izquierdo y los i2, p2–3 derechos. MACN A 3339: fragmento mandibular derecho con i1–2 rotos, i3–c–p1 alvéolos y p2–4.

MACN A 3340: fragmento mandibular derecho con p3–m1. MACN A 3341: fragmento maxilar derecho con P4–M3. MACN A 3342: fragmento maxilar izquierdo con P3–M3. MACN A 3343: fragmento mandibular derecho con p2–3. MACN A 3344 (catalogado como holotipo de *H. cuneatum*, ver sección 5.4.8): fragmento de cráneo con M1–3. MACN A 3345 (catalogado como holotipo de *H. cuneatum*, ver sección 5.4.8): fragmento mandibular izquierdo con p3–m3. MACN A 3346: fragmento mandibular derecho, actualmente perdido (catalogado como tipo de *H. cuneatum*, ver sección 5.4.8). MACN A 3347 (holotipo de *H. costatum*): fragmento de maxilar izquierdo con P4–M3. MACN A 3348 (holotipo de *H. costatum*): fragmento mandibular izquierdo con m1–3. MACN A 3349–3369: lote con siete fragmentos mandibulares, seis fragmentos maxilares y 10 dientes aislados, no identificados cada uno de los especímenes con el número correspondiente. MACN A 3370 (holotipo de *H. minum*): fragmento mandibular derecho con i2, p2–m2. MACN A 3371: fragmento mandibular izquierdo con p4–m3. MACN A 3372: fragmento mandibular izquierdo con p2–4. MACN A 3373: fragmento mandibular derecho con p3–m1. MACN A 3374: fragmento mandibular derecho con p3–m1. MACN A 3375: fragmento mandibular izquierdo con posible m1. MACN A 3376: fragmento mandibular derecho con m3. MACN A 3377: fragmento mandibular derecho con posible m1–2. MACN A 3378: fragmento mandibular izquierdo con posible m1. MACN A 3379: fragmento mandibular izquierdo con p2–m1. MACN A 3380: fragmento mandibular izquierdo con p3–m1. MACN A 3381: fragmento mandibular derecho con p4–m2. MACN A 3382: fragmento mandibular derecho con p4–m3. MACN A 3383: fragmento mandibular derecho con p2–m2. MACN A 3397: posible M1 izquierdo. MACN A 3398: posible M1 derecho. MACN A 3399: m3 izquierdo. MACN A 5797: fragmento mandibular derecho con m3. MACN A 5798: posible m1 o m2 izquierdo. MACN A 9894: fragmento mandibular derecho con m1–3 y fragmento mandibular izquierdo con m2–3.

MACN A 9895: fragmento de cráneo con I1–M3 izquierdos y con I1, P1–M1 derechos. MACN A 9909: cráneo y mandíbula articulados (sin preparar) con fragmento proximal de tibia-fibula asociado. MACN A 9910: fragmento de cráneo con C–P1 izquierdos (C–P1 rotos en la base) e I1–M3 derechos (I1–P2 y M1 rotos). MACN A 9911: fragmento maxilar izquierdo con P3–M3. MACN A 9912: fragmento mandibular izquierdo con p4–m2. MACN A 9914: cráneo casi completo con ambos I1, C–M3. MACN A 9928: cráneo inmerso en una roca con la superficie dorsal expuesta. MACN A 9932: fragmento de maxilar izquierdo con P1–M3. MACN A 9933: fragmento mandibular izquierdo con m2–3. MACN A 9934: fragmento de paladar con varios dientes rotos. MACN A 9935: fragmento mandibular izquierdo con posible p3–4. MACN A 9936: fragmento mandibular izquierdo con posible p3. MACN A 9943: fragmento mandibular derecho con p1–m3. MACN A 9947: fragmento de cráneo con alvéolos de ambos I1–3, C–M1 y M3 izquierdos y C–M2 derechos. MACN A 9948: fragmento de maxilar izquierdo con M3. MACN A 9952: fragmento mandibular derecho con i1–m2. MACN A 9953: fragmento mandibular derecho con p3–m2. MACN A 9954: fragmento mandibular derecho con posible m1–2. MACN A 9955: fragmento mandibular derecho con p2–m3. MACN A 11196: fragmento mandibular izquierdo con m1–2 (holotipo de *Getohetherium tournoueri*). MACN A 11198: cráneo casi completo con ambas series I1–M3 (excepto I3 y P2 derechos). MACN A 11206: lote con seis fragmentos mandibulares y un fragmento de cráneo. Hay cuatro fragmentos mandibulares derechos, uno con p4–m3 (m3 roto en el alvéolo), uno con p4–m3 (p4 roto en el alvéolo), uno con m1–3 y otro con posibles p3–4; y dos fragmentos mandibulares izquierdos, uno con m2–3 y otro con p3–m2. El fragmento de cráneo posee ambas series C–M3 (P2–3 izquierdos muy rotos). MACN PV 14534: fragmento mandibular derecho con p3–m2. MACN PV 18509: fragmento mandibular izquierdo con p3–m3. MLP 12-1805: fragmento maxilar izquierdo con C–

M3. MLP 12-1806: fragmento mandibular izquierdo con m1-3 y fragmento mandibular derecho con p4-m3. MLP 12-2019: fragmento maxilar izquierdo con P1-4. MLP 12-2106: fragmento mandibular izquierdo con m1-3. MLP 12-2107: fragmento mandibular derecho con posibles p3-4 rotos. MLP 12-2648: fragmento mandibular izquierdo con m1-3. MLP 12-2649: fragmento maxilar izquierdo P1-M3. MLP 12-2651: fragmento mandibular derecho con m2-3. MLP 12-2654: m3 izquierdo aislado. MLP 12-2655: fragmento maxilar derecho con M1-3. MLP 12-2699: fragmento mandibular derecho con p4-m2. MLP 12-2740: fragmento mandibular derecho con p4, m2-3. MLP 12-2774: fragmento maxilar izquierdo con M2-3. MLP 12-2781: fragmento mandibular derecho con p4-m2. MLP 12-2784: fragmento mandibular con i1-2, p3 izquierdos y con i1, p2-m3 derechos. MLP 12-2802: fragmento maxilar izquierdo con M1-3. MLP 12-2824: fragmento mandibular derecho con m1-3. MLP 12-2842: fragmento maxilar izquierdo con M1-3. MLP 12-2887b: posible p3 o p4 izquierdo. MLP 12-2888a: fragmento de premaxilar derecho con I1-2 y alvéolo de I3, junto con posible M2 derecho y fragmento de molar superior roto. MLP 12-2914a (holotipo de *H. andinum*): paladar con I1-M3 derechos (excepto I3) y P3-M3 izquierdos. MLP 63-XII-20-3: fragmento mandibular derecho con p3-m3. MLP 67-IX-9-1: fragmento mandibular izquierdo con p4-m2. MLP 90-XII-24-35: fragmento mandibular izquierdo con m1-3. MLP 90-XII-24-37a: fragmento mandibular derecho con m2-3. MLP 91-IV-1-69: fragmento mandibular con ambos i1-2, p2-m1 y m3 izquierdos y c-m1 derechos. MLP 92-V-10-119e: fragmento mandibular derecho con i1-p4. MPEF 1330: fragmento craneano con P1 derecho y ambos P2-M3. MPEF 1337: cráneo casi completo con I1-3, P2-M3 izquierdos y los I1, P1-M3 derechos (alvéolos de los restantes dientes). MPEF 1343: fragmento mandibular derecho con p4-m2. MPEF 1616: cráneo mal preservado con ambos I1, P1-M3. MPEF 1644:

fragmento mandibular izquierdo con posible p3–4 y fragmento mandibular derecho con posible p4–m1.

Procedencia geográfica (Fig. II.1): Anfiteatro del Guanaco (Santa Cruz): MPEF 1337, MPEF 1644. **Barrancas del río Santa Cruz (Santa Cruz):** MLP 12-1805 a 12-1806, MLP 12-2019, MLP 12-2106 a 12-2107, MLP 12-2648 a 12-2649, MLP 12-2651, MLP 12-2655, MLP 12-2699, MLP 12-2740, MLP 12-2784, MLP 12-2842, MLP 63-XII-20-3. **Cañadón del Tordillo (Neuquén):** MLP 91-IV-1-69. **Collón Curá (Neuquén):** MLP 12-2887b, MLP 12-2888a, MLP 12-2914a. **Estancia La Costa (Santa Cruz):** MPEF 1330, MPEF 1343, MPEF 1616. **Estancia El Castillo (Río Negro):** MLP 90-XII-24-35 y MLP 90-XII-24-37a. **Estancia El Criado (Río Negro):** MLP 92-V-10-119e. **La Cueva (Santa Cruz):** MACN A 9910 a 9912, MACN A 9914, MACN A 9928, MACN A 9953 a 9954. **Las Vacas (Santa Cruz):** MACN PV 14534. **Monte León (Santa Cruz):** MACN PV 18509, MLP 67-IX-9-1. El catálogo del MLP indica que MLP 67-IX-9-1 proviene, con dudas, de esta localidad. **Monte Observación (Santa Cruz):** MACN A 3329 a 3346, MACN A 3349 a 3369, MACN A 3370 a 3383, MACN A 9934 a 9936. **Puesto Estancia La Costa (Santa Cruz):** MACN A 3328, MACN A 9894 a 9895, MACN A 9932 a 9933, MACN A 9943, MACN A 9955. **Sehuen (Santa Cruz):** MACN A 3327, MACN A 3347 a 3348. **Yegua Quemada (Santa Cruz):** MACN A 9947 a 9948, MACN A 9952. **Sin datos específicos (provincia de Santa Cruz):** MACN A 88–100, MACN A 536–539, MACN A 1728, MACN A 1734 a 1735, MACN A 1741 a 1747, MACN A 3322 a 3326, MACN A 3397 a 3399, MACN A 5797 a 5798, MACN A 11196, MLP 12-2774, MLP 12-2781, MLP 12-2802, MLP 12-2824. **Sin datos:** MACN A 11198 y MACN A 11206.

Especímenes previamente publicados: AMNH 9156, AMNH 9159, YPM-VPPU 15298, YPM-VPPU 15341, YPM-VPPU 15392, YPM-VPPU 15395, YPM-VPPU 15505 (sin datos específicos, provincia de Santa Cruz), AMNH 9223 (Estancia Halliday), MPM-PV 3481, MPM-PV 3526, MPM-PV 4316 (Puesto Estancia La Costa), YPM-VPPU 15093, YPM-VPPU 15176 (Cabo Buen Tiempo), YPM-VPPU 15431, YPM-VPPU 15432, YPM-VPPU 15542 (Killik Aike). Sinclair (1909) realizó las ilustraciones y descripciones basado en los especímenes AMNH 9156, AMNH 9223 y los alojados en YPM; mencionó las localidades de donde provienen, pero no asignó cada espécimen a la localidad. La procedencia geográfica se basa en Cassini *et al.* (2012).

Procedencia estratigráfica: Formaciones Santa Cruz y Collón Curá. Mioceno Temprano–Medio, EMS Santacrucense–Colloncureense.

5.4.1.- Diagnósis enmendada (ampliada de Ameghino, 1887b): Difiere de *Hegetotherium novum* y *Hegetotherium cerdasensis* en presentar la cara lingual del P2 plana a ligeramente convexa, en lugar de cóncava, y el surco labial del talónido del m3 siempre visible, pero más o menos conspicuo. Difiere de *H. novum* en tener el I1 más grande, siendo un 20% (o más) más largo que el M1, el P4 más grande (al menos un 80% de la longitud del M1), M1 con ectolofa y cara distal formando un ángulo recto y el M3 con la muesca distal y el metastilo conspicuo. Se diferencia de *H. cerdasensis* por ser aproximadamente un 15–25% más grande, con P3–4 subrectangulares y el m3 relativamente más largo (proporción m2/m3 alrededor de 1/3).

5.4.2.- Antecedentes y observaciones

El género *Hegetotherium* y la especie tipo *H. mirabile* fueron la base para nombrar y caracterizar la familia Hegetotheriidae (ver Capítulo II, Antecedentes Generales de los Hegetotheriidae). Cuando Ameghino (1887b) definió el género, diferenció dos especies, *H. mirabile* y *H. strigatum*, solo por la morfología del m3. Posteriormente, basado en rasgos dentales, tamaño y un rasgo morfológico del cráneo, Ameghino (1891a, b, c, 1894a) describió varias especies más que incluyó en este género. A continuación, se comentan los antecedentes de estas y otras especies atribuidas por distintos autores a *Hegetotherium* y la interpretación alcanzada en esta tesis.

5.4.2.1.- *Hegetotherium mirabile* Ameghino, 1887b

Ameghino (1887b) describió muy brevemente esta especie, indicando la fórmula dental, aunque con dudas sobre la dentición anterior inferior. El autor describió esta especie basado en los rasgos morfológicos característicos del género: dentición superior en serie continua, con I1 grandes, I2–3–C muy pequeños, atrofiados, y con las muelas superiores e inferiores sobre el mismo tipo que las de *Pachyrukhos*. Sin embargo, la morfología del m3 le sirvió para diferenciar dos especies: *H. mirabile* con m3 bilobulado y *H. strigatum* con m3 trilobulado.

Posteriormente, cuando Ameghino (1889) publicó su tratado sobre las especies halladas en Patagonia, amplió la descripción de *H. mirabile* y la esquematizó (Ameghino, 1889: pl. XIII, figs. 36–40, pl. XIV, figs. 1–3). Los materiales identificados como el holotipo, MACN A 631 y MACN A 632 (Fig. II.2A–D), coinciden con la descripción original y con parte de las ilustraciones (Ameghino, 1887b, 1889: pl. XIV figs. 1 y 3).

Como se expuso ya en el Capítulo II, Lydekker (1894) propuso la sinonimia entre *H. mirabile* y *H. strigatum*, desestimando las diferencias establecidas y le dio prioridad

de nombre a esta última. Ameghino (1894b) se expresó en contra de tal sinonimia y aclaró que, en último caso, *H. mirabile* tendría la prioridad de nombre, ya que es la especie tipo de la familia (postura seguida por Sinclair, 1909).

5.4.2.2.- *Hegetotherium strigatum* Ameghino, 1887b

La descripción original de esta especie es muy breve y Ameghino (1887b) solo caracterizó la mandíbula, diferenciándola de *H. mirabile* por la morfología trilobulada del m3, además de indicar la altura de la rama mandibular debajo del p3. Aludió a la mayor compresión labiolingual de los molares en comparación con *H. mirabile*, pero sin especificar superiores o inferiores. Posteriormente, Ameghino (1889) describió en detalle un fragmento mandibular con p3–m3 y un fragmento de maxilar con dientes, pero sin aclarar cuales, aunque esquematizó un fragmento mandibular con p3–m3 y un fragmento maxilar con P3–M3 (Ameghino, 1889: pl. XIV, figs. 4–5).

El material tipo asignado a *H. strigatum*, identificado como MACN A 536–539, corresponde a tres fragmentos mandibulares (uno está perdido) y un fragmento de maxilar. Los especímenes están agrupados en un lote y, además de no poseer el número identificador de cada uno, el catálogo del museo no posee una descripción de cada uno de ellos para poder identificarlos. Dos de los fragmentos coinciden con el material descrito e ilustrado por Ameghino (1889), mientras que el restante que se conserva es un fragmento mandibular izquierdo, probablemente con los m1–2. A partir de la descripción original (Ameghino, 1887b), no es posible asegurar que el fragmento de maxilar formara parte del material tipo y lo mismo aplica para el fragmento mandibular con los m1–2; por lo tanto, solo se reconoce como tal al fragmento mandibular izquierdo con p3–m3 que constituye, por tanto, el holotipo (Fig. II.2E–F; Seoane y Cerdeño, 2019).

Como se mencionó más arriba, Ameghino (1887b) solo diferenció esta especie de *H. mirabile* por presentar el m3 trilobulado labialmente. Sin embargo, en un trabajo posterior, Ameghino (1898) interpretó que la morfología trilobulada del m3 era característica de la familia Hegetotheriidae y no de la especie *H. mirabile*. La observación del material asignado a *Hegetotherium* permitió corroborar que el surco labial del talónido del m3 varía en cuanto a su profundidad, pero siempre está presente, delimitando un contorno trilobulado del diente. En consecuencia, en esta tesis se sigue el criterio de Lydekker (1894), considerando a *H. strigatum* como sinónimo de *H. mirabile*, con prioridad de nombre para la última, como propuso Sinclair (1909) y confirmado por Seoane y Cerdeño (2019).

5.4.2.3.- *Hegetotherium convexum* Ameghino, 1891a

Ameghino (1891a) describió brevemente esta especie y la ilustró. La diferenció de *H. mirabile* por presentar un tamaño ligeramente menor, el M3 considerablemente más pequeño que el M2, con el metastilo poco pronunciado y la cara lingual fuertemente convexa. Sinclair (1909), en su revisión del género *Hegetotherium*, consideró a esta especie como *incertae sedis*, ya que no pudo reconocer representantes de esta especie en la colección revisada del YPM.

La observación y el estudio del material tipo de *H. convexum*, MACN A 1745 (Fig. II.2J–K), permite reconocer que las estructuras mencionadas por Ameghino (1891a) están enmascaradas por el estado de preservación del material. El espécimen MACN A 1745 posee el M3 con la parte distal rota, motivo por el cual el metastilo no está preservado, así como tampoco la muesca en la cara distal y el surco posterolingual, característicos de *Hegetotherium*. Además, la proporción de medidas entre el M2 y M3 se ve alterada (Tabla II.2), dado que el M3 carece de la parte distal (Fig. II.2J–K).

Otro material catalogado como *H. convexum* (MACN A 1746, MACN A 3333–3335) muestra que el M3 presenta la misma morfología que en *H. mirabile*, ya que posee la muesca distal, el surco posterolingual y un tamaño relativo similar (Tabla II.2; Fig. II.2L). Dado que la diferencia de talla no es significativa (ver sección 5.4.2.12), que las características mencionadas por Ameghino (1891a) no son determinantes por la preservación del holotipo MACN A 1745 y que otro material referido (MACN A 3333) no presenta diferencias con *H. mirabile*, se propone *H. convexum* como sinónimo de *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.4.2.4.- *Hegetotherium anceps* Ameghino, 1891b

Ameghino (1891b) caracterizó esta especie por tener una talla similar a *H. convexum*, pero con el M3 midiendo la mitad del M2 y con la cara lingual deprimida y excavada perpendicularmente (con un surco posterolingual a lo largo de toda la corona). El autor solo dio las medidas de las dos últimas muelas, pero el material que aparece catalogado como tipo, MACN A 3336–3337 (Información Suplementaria II.1), consta de un fragmento de cráneo con los I1–2, C–M3 derechos y los I1, C–M3 izquierdos (I1 y P2 rotos), asociado con una rama mandibular izquierda con i2–3 y p1–m3 (Fig. II.3A–D). Partiendo de la descripción original de Ameghino (1891b), la asignación del fragmento de cráneo (MACN A 3336) como holotipo es imposible de justificar o refutar. Existe otro material referido a *H. anceps*, como MACN A 1747, MACN A 3341 y MACN A 3342, ejemplares que poseen ambos M2–3, los P4–M3 y los P3–M3, respectivamente, que cumplen con las características señaladas por Ameghino (M3 mitad de largo que M2 y con surco posterolingual) y también podrían interpretarse como el material original descripto. Cabe destacar que la proporción entre M2 y M3 indicada por Ameghino para caracterizar la especie no se observó en ningún espécimen catalogado como *H. anceps*

(Tabla II.2), lo que dificulta la correcta determinación del material tipo original. También es llamativo que Ameghino no describiera la dentición inferior si el cráneo fuera el holotipo y estuviera asociado a la mandíbula; sin embargo, ante la ausencia de una evidencia clara para determinar cuál fue el espécimen original descrito y considerando que el cráneo y la mandíbula corresponden al mismo individuo, se mantiene MACN A 3336–3337 como holotipo de *H. anceps* (Seoane y Cerdeño, 2019). Por su parte, Sinclair (1909), al no poder reconocer especímenes de esta especie entre los ejemplares depositados en el YPM, consideró *H. anceps* como *incertae sedis*.

El estudio del material catalogado como tipo de *H. anceps* en el MACN permitió reconocer que el M3 presenta las características morfológicas típicas de *H. mirabile*, como la muesca distal, el surco posterolingual y una talla similar (ver sección 5.4.2.12), por lo que no se puede diferenciar esta especie de *H. mirabile*. Adicionalmente, otras características observadas en MACN 3336–3337, como los I2–P1 reducidos, el M1 mayor que los otros molares, P3–M3 con parastilo y surco posterolingual presente, M1–2 con cara distal cóncava (Fig. II.3A–B), i3–p1 reducidos, p2 bilobulado con surcos labial y lingual, p4–m2 con la proyección posterolingual y m3 con surco labial en el talónido y un surco posterolingual (Fig. II.3C–D), permiten establecer la sinonimia de esta especie con *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.4.2.5.- *Hegetotherium cuneatum* Ameghino, 1891c

Ameghino (1891c) describió esta especie por ser de talla un poco mayor que *H. mirabile* y poseer los frontales con un prolongamiento largo y triangular que se intercala entre los nasales, así como por tener los p2 de mayor tamaño y con cara lingual plana.

El material catalogado como tipo de *H. cuneatum* es el lote MACN A 3344–3346, que incluye: fragmento de cráneo con los M1–3 derechos (MACN A 3344 según el

inventario), en el que se pueden ver los frontales en cuña entre los nasales (Fig. II.3E–F); rama mandibular izquierda con alvéolo de p2 y p3–m3 (MACN A 3345 en el inventario; Fig. II.3G–H); y un fragmento de maxilar izquierdo con C–P1 y restos de P2–4. Sin embargo, el inventario del MACN indica que el espécimen MACN A 3346 corresponde a un fragmento mandibular derecho, del mismo individuo que MACN A 3344 y A 3345; por tanto, el fragmento de maxilar no corresponde al número MACN A 3346 y no se considera parte del material tipo. Por otro lado, Ameghino (1891c) describió la morfología del p2, diente que no está preservado en MACN A 3345, por lo que puede interpretarse que este diente se perdió en el transcurso del tiempo (el fragmento está roto por delante del alvéolo del p2) o que, en realidad, se preservaba en el otro fragmento mandibular que no se encuentra en la colección. Dado que es imposible asegurar cuál es la interpretación correcta, en esta tesis se considera que tanto el fragmento craneal (MACN A 3344) como el fragmento mandibular MACN A 3345 forman parte del material tipo de *H. cuneatum* (Fig. II.3E–H). Adicionalmente, Ameghino (1891c: p. 291) publicó la longitud de la serie P2–M3, la cual no se encuentra preservada en el material tipo, pero tampoco en el fragmento maxilar incluido en el lote. Por lo tanto, basándonos en la descripción original de Ameghino (1891c), solo se puede confirmar que los especímenes MACN A 3344 y MACN A 3345 corresponden al material tipo de *H. cuneatum*. De acuerdo con el catálogo del MACN, ambos corresponden al mismo individuo (a pesar de que presentan distinto color de fosilización) y, junto con el fragmento mandibular derecho (perdido), podrían constituir un holotipo (Seoane y Cerdeño, 2019); sin embargo, si asumimos que la longitud de la serie P2–M3 la obtuvo el autor de otro espécimen no conservado en la colección, entonces todos serían sintipos. El maxilar sin numerar se suma a otros especímenes catalogados como *H. cuneatum* en

la colección del MACN igualmente referibles a *H. mirabile* (Información Suplementaria II.1).

Sinclair (1909: fig. 15) interpretó que la morfología de los frontales era un carácter variable en *Hegetotherium*, ya que identificó estadios transicionales en la morfología de la sutura nasofrontal en especímenes de *H. mirabile*, las cuales consideró como variaciones individuales. Adicionalmente, Sinclair (1909) interpretó que la morfología del p2 varía de acuerdo con la cantidad de desgaste del diente. En individuos que poseen menos desgaste dental, el p2 tiene una morfología triangular con el ápice del triángulo dirigido anteriormente, la cara labial tiene un surco estrecho y la lingual tiene un surco más ancho. Cuando aumenta el desgaste, el surco externo desaparece y la angularidad de la corona disminuye, adquiriendo un contorno acorazonado. Por todo ello, Sinclair (1909) consideró a *H. cuneatum* como sinónimo más moderno de *H. mirabile*.

La observación del material tipo y el catalogado como *H. mirabile* (Información Suplementaria II.1) permitió reconocer la variación en la sutura nasofrontal descrita por Sinclair (1909) en los cráneos MACN A 9914, MACN A 9910 y MACN A 9928. Adicionalmente, la morfología del M3, observada en MACN A 3344 y MACN A 9948, muestra los mismos rasgos característicos de *H. mirabile*, como la muesca en cara distal, el surco posterolingual, parastilo y surco parastilar marcados; de la misma manera, en los dientes inferiores se ve la proyección posterolingual en p4–m2, el surco labial en talónido del m3 ancho y más somero que el ectofléxido, el surco posterolingual del m3, talónidos triangulares, más grandes que los trigónidos (subtriangulares a subcirculares) y una talla similar (Tabla II.2), por lo que en esta tesis se confirma la sinonimia propuesta por Sinclair (1909) entre *H. cuneatum* y *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.4.2.6.- *Hegetotherium costatum* Ameghino, 1891c

Ameghino (1891c) describió esta especie diferenciándola de *H. cuneatum* por la morfología de los molariformes, pero cometió un *lapsus calami*, ya que se refirió dos veces a las “muelas inferiores”, y las descripciones son muy ambiguas como para diferenciar cuándo se refería a las superiores. Sin embargo, Ameghino (1891c) concluyó la descripción explicando que el resto de las muelas inferiores (cuando las menciona por segunda vez; hay que tener en cuenta que como “muelas” incluía premolares y molares) posee la cara lingual fuertemente deprimida, pero un poco convexa en el centro. Dado que esta descripción corresponde a los molariformes inferiores, se interpreta que la primera parte de la descripción se refiere a los superiores.

En resumen, podemos inferir que Ameghino contaba, al menos, con un fragmento mandibular y con un fragmento maxilar al describir *H. costatum*, pero no ilustró ni dio dimensiones de ningún diente en particular. El material tipo de *H. costatum* que figura en el MACN está constituido por los especímenes MACN A 3347 y MACN A 3348. El primero es un fragmento maxilar izquierdo con P4–M3 (Fig. II.3I–J) y el segundo es un fragmento mandibular izquierdo con m1–3 (Fig. II.K–L). El catálogo del MACN indica que ambos fragmentos corresponden al mismo individuo; tanto el tamaño relativo de ambas piezas (Tabla II.2) como el grado de desgaste de los dientes son compatibles. Cabe mencionar que no se halló material asignado a esta especie en las demás colecciones visitadas (MCNAM, MLP, MPEF).

Sinclair (1909) consideró a *H. costatum* como sinónimo de *H. mirabile*, pero no dio ninguna justificación. La observación del material tipo y referido (Información Suplementaria II.1) permitió reconocer los rasgos morfológicos característicos de *H. mirabile*, ya mencionados: P4–M3 con surco posterolingual, surco parastilar y parastilo marcados, M3 con muesca distal, m1–2 con proyección posterolingual, talónidos

triangulares más grandes que los trigónidos subtriangulares a subcirculares, m3 con surco labial en talónido ancho y más somero que el ectofléxido y con surco posterolingual definiendo el tercer lóbulo. Por lo tanto, en esta tesis se confirma la propuesta de Sinclair (1909) y se considera a *H. costatum* como sinónimo de *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.4.2.7.- *Hegetotherium minum* Ameghino, 1894a

Ameghino (1894a) definió esta especie por presentar una talla menor que *H. strigatum* y poseer la rama mandibular muy baja y acortada anteriormente. También proporcionó la longitud de la serie i1–m2. El material asignado como tipo de *H. minum*, MACN A 3370, es una rama mandibular derecha con la sínfisis, que posee los i1–m2, pero los i2–p1 están representados por los alvéolos (Fig. II.3M–N). Este espécimen posee una talla menor al resto de las especies descritas de *Hegetotherium*, aunque el p2 posee una morfología triangular con un surco labial estrecho, pero profundo, y un surco lingual ancho y somero, interpretado por Sinclair (1909) como un patrón de poco desgaste. Esto indicaría que puede tratarse de un individuo joven, lo que correspondería con su menor tamaño (Tabla II.2). Sin embargo, el análisis estadístico realizado (ver sección 5.4.2.12) no reveló diferencias significativas entre *H. minum* y la muestra reconocida como *Hegetotherium*. Sinclair (1909) consideró esta especie como *incertae sedis*, ya que no pudo reconocer ningún espécimen en la colección del YPM con las características mencionadas por Ameghino (1894a).

El estudio del material tipo y referido (Información Suplementaria II.1), que solo incluye fragmentos mandibulares, permitió reconocer los rasgos morfológicos característicos de *H. mirabile*: i3–p1 reducidos, circulares a elípticos; p3–m2 con talónidos triangulares y más grandes que los trigónidos subtriangulares a subcirculares;

p4–m2 con proyección posterolingual; m3 con surco labial en talónido ancho y más somero que el ectofléxido y con surco posterolingual estrecho (Fig. II.3M–N). Esta identidad morfológica y la ausencia de diferencias significativas en cuanto al tamaño lleva a considerar a *H. minum* sinónimo de *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.4.2.8.- *Selatherium pachymorphum* Ameghino, 1894a

Ameghino (1894a) caracterizó esta especie por la ausencia del canino inferior y la morfología del p2, triangular y bilobulado por un surco labial, e indicó la longitud desde el i1 al m3. Como se explicó más arriba (ver sección 5.3.2), tanto Roth (1899) como Sinclair (1909) interpretaron que la ausencia del canino no era un criterio suficiente para diferenciar dos géneros y, a su vez, Sinclair (1909) interpretó que la morfología del p2 variaba de acuerdo con el desgaste del diente, por lo que sinonimizó *Selatherium pachymorphum* con *Hegetotherium mirabile*.

El material asignado como tipo de *S. pachymorphum*, MACN A 3384 (Fig. II.4A), es un fragmento mandibular derecho con i2–p4 (excepto el canino y con el p4 roto), lo que no es concordante con el hecho de que Ameghino (1894a) indicara la longitud de la serie i1–m3. Esta dimensión solo puede tomarse en dos especímenes catalogados como *S. pachymorphum* y *Selatherium* sp., MACN A 11178 y MACN A 11181, respectivamente. Sin embargo, MACN A 11181 es una mandíbula casi completa que posee la serie dental completa, i1–m3, con el canino incluido (Fig. II.4B–C), por lo que no correspondería a *Selatherium*, según la definición de Ameghino. En cambio, MACN A 11178 (Fig. II.4D) posee los p3–m3 izquierdos, p4–m2 derechos y los alvéolos de los restantes dientes, excepto del canino. El p2 derecho está presente, pero se encuentra pegado incorrectamente, ya que la raíz está ubicada como la superficie oclusal (Fig. II.4D). Dado que los dientes anteriores no están preservados en MACN A 3384, es posible

que Ameghino (1894a) utilizara también el ejemplar MACN A 11178 para definir *S. pachymorphum*, por lo que ambos serían sintipos (Seoane y Cerdeño, 2019). Además, existen otros tres especímenes inventariados como tal especie (MACN A 3385–3387) que no se han podido localizar; según el inventario, MACN A 3385 consiste en ambas ramas mandibulares y podría haber formado parte del material tipo. MACN A 3386–3387 serían huesos postcraneos del mismo individuo que MACN A 3385. Existen otros dos especímenes referidos a esta especie, MACN A 3388 y MACN A 9956 (Información Suplementaria II.1). El primero es un fragmento mandibular que no preservó la región anterior y el último es un fragmento de paladar, los cuales podrían haber formado parte del material original utilizado por Ameghino para definir la especie.

El estudio de todo el material con dentición inferior catalogado como *S. pachymorphum* (Tabla II.1; Información Suplementaria II.1) permitió reconocer los rasgos morfológicos característicos de *H. mirabile*: i3 y p1 reducidos, circulares a elípticos, p3–m2 con talónidos triangulares y más grandes que los trigónidos subtriangulares a subcirculares; p4–m2 con proyección posterolingual; m3 con surco labial en talónido ancho y más somero que el ectofléxido, con surco posterolingual. En cuanto al espécimen MACN A 9956, también catalogado como *S. pachymorphum*, es un fragmento anterior de cráneo con alvéolo de C y P1–M2, lo cual sorprende, ya que Ameghino en ningún momento describió la dentición superior de *Selatherium*. De todas maneras, la morfología de los dientes de MACN A 9956, con el canino reducido y circular, el P1 pequeño y subcircular-subcuadrangular, P4–M2 con surco posterolingual y M1–2 con parastilo y surco parastilar marcado, también corresponde a *H. mirabile*. En resumen, se ratifica la propuesta de Sinclair (1909) y se considera *S. pachymorphum* sinónimo de *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.4.2.9.- *Selatherium remissum* Ameghino, 1894a

Ameghino (1894a) definió esta especie a partir de su talla menor que *S. pachymorphum*, el p2 con cara lingual casi plana y labial redondeada, sin surco, compartiendo la ausencia de canino. No hay ningún espécimen catalogado con este nombre en ninguna de las colecciones revisadas (MACN, MCNAM, MLP y MPEF), por lo que no se puede realizar un estudio comparativo para establecer la validez taxonómica de esta especie.

Mones (1986) se refirió al holotipo de esta especie como MACN (–), indicando que el material podría estar en el MACN, pero que él no lo pudo verificar. Sinclair (1909) consideró *Selatherium remissum* sinónimo de *H. mirabile*, aunque no justificó dicho acto nomenclatural. Dado que la especie tipo de *Selatherium*, *S. pachymorphum*, se considera sinónimo de *Hegetotherium mirabile*, que la variación morfológica del p2 está relacionada con el desgaste y que la talla de *S. remissum* entra en el rango de variación de *H. mirabile*, no hay caracteres que permitan considerar a *S. remissum* como una especie válida, con lo cual se sigue el criterio de Sinclair (1909) y se considera a *S. remissum* sinónimo de *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.4.2.10.- *Hegetotherium andinum* Roth, 1899

Roth (1899) definió esta especie a partir de un paladar con los I1–M3 derechos (excepto I3) y los P3–M3 izquierdos, único material referido a este taxón como holotipo MLP 12-2914a (Fig. II.2G–I). Roth la caracterizó aludiendo a una extensión mayor del premaxilar, a la implantación del canino en la sutura premaxilar-maxilar, a la ausencia del I3 y a los molares más largos y estrechos que en *H. mirabile*. Al mismo tiempo, Roth (1899) publicó la longitud de la serie P2–M3 (44 mm) y la comparó con la medida

publicada por Ameghino (1891c) para *H. cuneatum* (37 mm), indicando el mayor tamaño general de *H. andinum*.

El estudio de este ejemplar permitió comprobar que el canino se encuentra implantado completamente en el maxilar, que el premaxilar no tiene una extensión mayor respecto a *H. mirabile* y que el I3 efectivamente está ausente (Fig. II.2G–I). Sin embargo, no es posible determinar si la ausencia de este diente se debe a una condición particular de esta especie o si se perdió durante la fosilización y/o preparación del material, ya que el fósil está pegado en la posición que correspondería al I3. Adicionalmente, las medidas de los premolares y molares revelaron un tamaño similar a *H. mirabile* (Tabla II.2). La medida tomada en el holotipo de *H. andinum* no corresponde con la publicada por Roth (1899), ya que fue de 37,8 mm, coincidiendo con la publicada por Ameghino (1891c) y con la de *H. cuneatum* (Roth, 1899). Sin embargo, el valor de *H. cuneatum* no pudo corroborarse, ya que no se halló ningún espécimen referido a esta especie con dicha serie dental preservada. Por otro lado, la misma dimensión en otros especímenes de *H. mirabile* (por ejemplo: MACN A 632, 35,4 mm; MACN A 3334, 37,3 mm; MACN A 3336, 35,5 mm; MLP 12-1805, 36,5 mm; MLP 12-2649, 36,3 mm) concuerda con el valor de *H. andinum*, por lo que se descarta una diferencia de talla. Adicionalmente, el análisis estadístico descartó diferencias significativas en cuanto a las dimensiones individuales de los molares (ver sección 5.4.2.12), rechazando la interpretación de Roth (1899), que postuló que *H. andinum* presenta los molares más largos y angostos que *H. mirabile*.

Por lo tanto, la revisión de *H. andinum* permite rechazar tres de las cuatro diferencias establecidas por Roth (1899), dado que no presenta un premaxilar extendido, el C está implantado en el maxilar, los premolares y molares no presentan diferencias de talla significativas con *H. mirabile* y la longitud de la serie P2–M3 cae dentro del rango de *H. mirabile*. Solo se corroboró la ausencia del I3, pero con dudas sobre su posible

pérdida por la ruptura del espécimen en el área de inserción. Por lo mencionado anteriormente, se considera *H. andinum* como sinónimo de *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019). Por otro lado, cabe mencionar que Roth (1899) indicó que el I1 presentaba el esmalte rodeando toda la corona del diente. Dicha característica se observó en el espécimen, aunque la capa en la cara labial es más gruesa que en las restantes (Fig. II.2I).

5.4.2.11.- *Getohetherium tournoueri* Ameghino, 1903–1904

Ameghino (1903–1904) describió un fragmento mandibular izquierdo con los m1–2 que consideró distinto a todo lo conocido en Hegetotheriidae, por lo que creó el taxón *Getohetherium tournoueri*. Sin embargo, el autor reconoció su parecido con *Hegetotherium*, indicando que los molariformes tienen el mismo patrón general, pero son más comprimidas y con la cara lingual muy plana. Al mismo tiempo, indicó que *Getohetherium tournoueri* se distingue de todas las demás especies incluidas en Typotheria por la presencia de un surco profundo en el ángulo posterolingual de las muelas, el cual se achica gradualmente y desaparece mucho antes de llegar a la base del diente. Ameghino, indicando que el espécimen pertenecía a un individuo muy viejo, notó que la corona, al desgastarse, no queda plana, sino que forma una superficie en declive muy pronunciado hacia el lado externo. También diferenció el nuevo taxón por la fuerte convexidad lateral y medial de la rama horizontal de la mandíbula, siendo convexa de forma general, pero deprimida en el sector más ventral en *Hegetotherium* y *Pachyrhokos*.

El espécimen MACN A 11196 es el único catalogado como *Getohetherium tournoueri* y coincide con la descripción general de Ameghino (1903–1904), por lo que se lo reconoce como el holotipo (Fig. II.4E–G). El estudio de este espécimen permitió observar que, además del surco posterolingual, los m1–2 poseen los trigónidos

subcirculares a subtriangulares y de menor tamaño que los talónidos triangulares, la cara lingual del m1 es ligeramente convexa, mientras que en el m2 es plana, y la rama horizontal es lateralmente convexa y medialmente plana. Todas estas características, así como la talla de los dientes (Tabla II.2), son compartidas con *Hegetotherium mirabile*. En la superficie oclusal de los trigónidos, se observa una línea de esmalte (más visible en el m2) que parece delimitar una estructura poco gastada sobre la cara lingual (Fig. II.4E–F). Este rasgo es semejante al que presenta el p3 del espécimen MACN A 9943 catalogado como *Hegetotherium convexum* (Fig. II.4H), una rama mandibular de un individuo juvenil (p2 en erupción); en dicho p3, hay un surco lingual en el trigónido (sal) y otro posterolingual en el talónido muy anchos, que se van estrechando hasta desaparecer en su extremo basal (Fig. II.4I–J). La condición es similar a la de *Getohetherium*, aunque éste representaría un estadio ontogenético más avanzado, mostrando solo la base del surco del trigónido. En cualquier caso, MACN A 11196 correspondería a un individuo aún joven, en contra de lo señalado por Ameghino (1903–1904).

De acuerdo con los rasgos morfológicos observados en *Getohetherium tournoueri*, se considera que *Getohetherium tournoueri* representa un estadio juvenil de *Hegetotherium mirabile*, por lo que se propone la sinonimia entre ambos taxones. Esta sinonimia es coherente con el registro estratigráfico, ya que *G. tournoueri* proviene de los mismos sedimentos que *H. mirabile*.

5.4.2.12.- Análisis estadístico

Con el propósito de analizar si existen diferencias significativas en el tamaño de las distintas especies de *Hegetotherium*, en particular entre aquéllas sinonimizadas con *H. mirabile*, se realizó un estudio estadístico mediante el software PAST3 (Hammer *et al.*, 2001). Siguiendo la metodología empleada por Croft *et al.* (2016), se analizó el DMD

de cada diente, excepto el del m3, ya que es el diente que posee mayor variabilidad intraespecífica (Janis, 1990; Scott, 1990). En el caso de *H. cerdasensis*, se tomaron los datos de la bibliografía, ya que no pudo visitarse la colección de Bolivia. En cuanto al resto de las especies de *Hegetotherium*, las medidas se tomaron directamente en los especímenes incluidos en la Tabla II.2, teniendo en cuenta también las medidas publicadas por Sinclair (1909). En los casos donde solo hay un diente representado, se duplicó el valor para generar varianza y poder realizar el análisis (ver Información Suplementaria II.2).

Cada uno de los ANOVA realizados para cada uno de los dientes inferiores (p3 a m2) solo reconoció diferencias significativas entre *H. cerdasensis* y el resto de las especies de *Hegetotherium* (ver Información Suplementaria II.2). Se encontraron diferencias significativas entre las distintas especies de *Hegetotherium* definidas por Ameghino, pero solo en casos particulares. El análisis del p3 reconoció diferencias significativas entre *H. convexum* y *H. strigatum*, y también con *H. mirabile*, como así también entre *H. mirabile* y *H. minum*. El análisis del p4 solo encontró diferencias significativas entre *H. mirabile* y las especies *H. convexum* y *H. minum*. Por otro lado, el análisis del m1 encontró diferencias significativas entre *H. minum* y tres especies: *H. costatum*, *H. mirabile* y *H. strigatum*. Finalmente, el análisis del m2 halló diferencias significativas entre *H. minum* y tres especies: *H. mirabile*, *H. strigatum* y *S. pachymorphum*. Los análisis indican que *H. minum* posee diferencias significativas con *H. mirabile*, pero el hecho de que no existan diferencias significativas entre *H. mirabile* y otras especies, como *H. anceps*, que tampoco tienen diferencias significativas con *H. minum*, le quita soporte a la idea de que *H. minum* pueda representar una especie diferente de *H. mirabile*, reforzando así las propuestas taxonómicas presentadas en las secciones previas.

Dado que en *H. andinum* y *H. novum* se desconoce la dentición inferior, también se realizó un ANOVA para cada uno de los dientes superiores (P3 a M3; Tabla II.2). En el caso de *H. andinum*, donde solo hay un diente representado, se duplicó el valor con el fin de generar una varianza y poder llevar a cabo el análisis. Los resultados de los análisis de los P3 y P4 solo reconocieron diferencias significativas entre *H. cerdasensis* y las restantes especies de *Hegetotherium* (excepto con *H. costatum* en el último caso). En cambio, los resultados de los análisis de los M1 y M2 solo reconocieron diferencias significativas entre *H. novum* y las restantes especies de *Hegetotherium* (excepto con *H. andinum* en el primer caso) y, contrario a lo establecido por Roth (1899), no se hallaron diferencias significativas entre los molares superiores de *H. andinum* y *H. mirabile* (ver Información Suplementaria II.2), avalando la sinonimia propuesta en esta tesis.

5.4.3.- Descripción

Sinclair (1909) realizó una descripción bastante detallada del cráneo de *H. mirabile*, dado que en el AMNH y en el YPM hay especímenes con cráneos completos. A pesar de que no se pudieron visitar dichas colecciones, en las nacionales visitadas también hay especímenes que poseen el cráneo bastante bien preservado (MACN A 632, MACN A 3336, MACN A 9910, MACN A 9914, MACN A 9947, MACN A 11198) y, en conjunto, permitieron describir la morfología craneana y contrastarla con los datos ya publicados de *H. mirabile* (Sinclair, 1909; McCoy y Norris, 2012).

Cráneo. En vista dorsal, la forma general del cráneo se observa de la siguiente manera: el extremo anterior (región rostral) se agudiza ligeramente, desde el margen anterior de las órbitas hasta la narina de posición terminal, siendo sus bordes casi rectos. Desde el margen anterior de las órbitas, el cráneo se expande notablemente por el desarrollo de los arcos cigomáticos y mantiene su amplitud relativamente constante hasta

el borde posterior de la fenestra temporal, donde el cráneo vuelve a estrecharse, pero superando el nivel posterior de la región rostral (Fig. II.5A, C, E). En vista lateral, el rostro es alto y corto en comparación con la región postorbital del cráneo y las órbitas están abiertas posteriormente, en conexión con la fenestra temporal (Fig. II.5A–B). El perfil dorsal del cráneo es ligeramente convexo, con su punto más alto en el techo craneano (Fig. II.5B).

Los premaxilares están bien desarrollados y, en vista lateral, tienen forma rectangular, por la proyección del proceso nasal que contacta con el nasal a la misma altura que la sutura maxilonasal. La sutura entre el premaxilar y el maxilar es interdigitada y suele estar inclinada, ya que la región ventral alcanza el límite entre el I3–C, mientras que el extremo dorsal suele llegar al límite P2–3 (Fig. II.5B). En vista anterior, los premaxilares se contactan solo ventralmente, debido al espacio generado por la narina. Ventralmente, forman la parte anterior del paladar y rodean totalmente los forámenes incisivos, excepto en su borde más caudal, el cual está formado por el maxilar. Se contactan entre sí mediante una sutura recta y con los maxilares a través de una sutura interdigitada, formando una pequeña cuña posteromedial (Fig. II.5D).

Lateralmente, los maxilares son cóncavos y ascienden posterodorsalmente, contactando al nasal desde el P2 hasta la mitad del M1. En la zona media del maxilar, anterior al arco cigomático, se encuentra el foramen infraorbital, de contorno elíptico, y sin ninguna estructura que lo delimite (Fig. II.5B). En vista dorsal, el proceso frontal del maxilar se proyecta posteriormente hasta el nivel de la sutura nasofrontal, contactando con el frontal, y se expande en su porción más posterior, impidiendo el contacto entre el nasal y el lacrimal (Fig. II.5C). Sin embargo, el lacrimal y el yugal no permiten que el maxilar forme parte del margen anterior de la órbita. Ventralmente, el maxilar tiene la mayor participación en la formación del paladar secundario, soportando la serie C–M3.

Los maxilares son ligeramente cóncavos y se conectan en la línea media mediante una sutura más o menos serrada a interdigitada. Articulan con los palatinos mediante una sutura interdigitada formando un semicírculo, siendo su extremo más anterior de posición medial y su proceso palatino se agudiza y proyecta posterolateralmente (Fig. II.5D, F). El proceso cigomático del maxilar se extiende por la superficie ventral del arco, agudizándose y finalizando a una distancia muy corta de la cavidad glenoidea.

El yugal forma el borde anteroventral de la órbita y la región lateral del arco cigomático. Se proyecta lateralmente sobre el proceso cigomático del maxilar, donde articula con el escamoso. Ventralmente, el proceso escamoso del yugal es estrecho y finaliza en el mismo nivel que el maxilar, muy cerca de la cavidad glenoidea (Fig. II.5A–B).

Los arcos cigomáticos están expandidos anteriormente en posición horizontal, verticalizándose en la región media, lateral a las órbitas, siendo bajos y comprimidos lateromedialmente. En vista dorsal, se expanden lateralmente, dando el ancho máximo del cráneo, y el borde posterodorsal de cada arco continua en la cresta lambdoidea. La raíz anterior del arco cigomático está conformada por el maxilar y el yugal, y la raíz posterior la conforma solamente el escamoso (Fig. II.5A–B).

El lacrimal es un hueso pequeño, de contorno circular, que conforma el borde anterior de la órbita. Articula con el maxilar anterior y medialmente, con el yugal por su extremo más lateral y con el frontal en su parte posteromedial (Fig. II.5A, C, E). A pesar de que parte del hueso se ubica en la parte interna de la órbita, tiene un buen desarrollo externo.

Los nasales son aproximadamente rectangulares, estrechos y largos. El borde lateral, que conforma la sutura premaxilonasal y maxilonasal, está orientado de anteromedial a posterolateral, haciendo que el extremo posterior sea más ancho que el

anterior. La sutura nasofrontal es interdigitada, supera el borde anterior del arco cigomático y forma una suerte de “V”, ya que los frontales producen una cuña anteromedial que puede variar en su longitud. Cuando Ameghino (1891c) describió *H. cuneatum*, lo caracterizó por la cuña que los frontales presentan sobre los nasales, pero Sinclair (1909) demostró que este carácter varía intraespecíficamente, entre distintos especímenes estudiados y se comprueba ahora en MACN A 9928, MACN A 9910 y MACN A 9914 (Fig. II.5G–I, respectivamente). Por su parte, en MACN A 11198, además de la cuña medial de los frontales sobre los nasales (como en *H. cuneatum*), estos últimos producen una pequeña cuña posterior en su extremo más medial, lo que genera una sutura nasofrontal semejante a una “W” (Fig. II.5J).

Los frontales son cortos, anchos y relativamente planos, formando el borde dorsal de las órbitas. Solo el espécimen MPEF 1337 (Fig. II.5A) posee parte del proceso postorbital izquierdo, pero no es suficiente para notar la morfología bilobulada descrita por Sinclair (1909). Sin embargo, se observa que dicho proceso delimita la órbita hasta casi cerrarla completamente, aunque esto no ocurre debido a la ausencia del proceso frontal del escamoso, tal como notaron Sinclair (1909) y McCoy y Norris (2012). La sutura entre los frontales es recta en su mitad anterior y se torna interdigitada en la mitad posterior (Fig. II.5A, C, E). Los bordes posteriores de los frontales confluyen con las incipientes crestas temporales, las cuales convergen posteriormente con la sutura interparietal y formando una baja cresta sagital. Los frontales pueden presentar forámenes, como esquematizó Sinclair (1909, lámina 1, fig. 2; Figs. II.3E–F; II.5C, E), aunque pueden carecer de ellos (Fig. II.5A).

Los parietales son convexos y se fusionan medialmente conformando una cresta sagital baja. Posteriormente, el parietal se fusiona con el occipital y la sutura es anterior

a la cresta lambdoidea, lo que indica que el occipital tiene una ligera proyección dorsal (Fig. II.5A). En general, los parietales suelen presentar múltiples forámenes dorsales.

No hay especímenes, entre el material revisado, con la región occipital preservada en su totalidad, siendo el más completo MPEF 1337, con la mitad dorsal. Los elementos occipitales se encuentran fusionados, por lo que no es posible diferenciar entre supra y exoccipital. En vista occipital, las crestas lambdoideas son curvas, con sus extremos laterales dirigidos ventralmente. La región media, por encima del *foramen magnum*, presenta una cresta supraoccipital baja que se une a las crestas lambdoideas y a la cresta sagital en el extremo posterodorsal (Fig. II.6A).

En vista ventral, el paladar tiene su máxima amplitud entre los M3 y disminuye paulatinamente hasta el nivel de los C-P1, y es cóncavo en sentido transversal. Los palatinos forman la región posterior del paladar y se extienden desde el límite M1-2. Poseen una morfología semicircular, ya que la sutura interdigitada maxilopalatina surge desde la sutura intermaxilar al nivel del M2 y llega al margen posterior en forma de arco, muy cerca del extremo posterolingual del M3, atravesando los forámenes palatinos mayores, ubicados a la altura de la mitad de los M2 (Figs. II.2A-B; II.5F). Los palatinos terminan posteriormente al nivel de los M3 y se extienden en un par de procesos de morfología triangular orientados posteriormente, las plataformas postpalatinas, en los que Sinclair (1909) señaló la participación de los aliesfenoides (Figs. II.2A-B; II.3A-B; II.5F).

Las bullas timpánicas son grandes, globosas, con forma de corazón y orientadas en un ángulo de 45° con respecto al eje sagital. En relación con el tamaño del cráneo, presentan un desarrollo importante, ya que ocupan gran parte del basicráneo (Fig. II.6B). El meato auditivo externo es largo y tubular, con el orificio abierto posterodorsalmente (Fig. II.5A).

La fosa articular o glenoidea no se encuentra preservada en ninguno de los materiales revisados. McCoy y Norris (2012) describieron la fosa glenoidea de *H. mirabile* como profunda y cóncava, encerrando al cóndilo mandibular anterior, medial y posteriormente, pero permitiendo el movimiento vertical de la mandíbula.

Mandíbula. La sínfisis es procumbente, estrecha y su borde posterior llega, en general, al nivel de la mitad del p3, aunque varía desde el límite p2–p3 al límite p3–p4. En vista lateral, la altura de la rama mandibular disminuye desde el p2 hacia delante, donde se vuelve procumbente y aumenta gradualmente hacia atrás (Fig. II.4C). Posee dos forámenes mentonianos y aunque la posición puede variar levemente, en general hay uno debajo del p1 y otro bajo la parte media del p4, y este último puede estar muy reducido.

La cara medial de la rama mandibular es plana, mientras que la lateral es ligeramente convexa. Lateralmente y en posición ventral, al nivel de la cara distal del m3, comienza la cresta masetérica o mandibular que se extiende por el proceso angular hasta la altura de la hilera dentaria (Figs. II.4C; II.6C). En vista ventral, el borde inferior es redondeado con una expansión labial en la parte media.

El proceso angular se proyecta posteriormente más allá del cóndilo y posee el margen posterior marcadamente convexo. El cóndilo es ovoide, convexo y expandido transversalmente (Fig. II.6C). En la muestra estudiada, no se encontró ninguna mandíbula que preserve el proceso coronoides, pero Sinclair (1909) señaló que es delgado y está bien proyectado por encima del cóndilo, del cual se separa por una muesca sigmoidea estrecha; en cambio, McCoy y Norris (2012) indicaron que el proceso coronoides estaría ligeramente proyectado por encima del cóndilo. En ambos trabajos, los autores aclaran que ningún espécimen conserva el proceso coronoides completo.

Dentición superior. La dentición de esta especie se considera euhipsodonta, en el sentido de Mones (1982) y Koenigswald (2011), ya que son dientes (los que no están

reducidos) de coronas altas y con crecimiento continuo. Los P2–M3 se encuentran imbricados, ya que el extremo anterolabial de un diente solapa labialmente el extremo posterolabial del diente precedente (Figs. II.2A–B, G–H, L; II.3A–B, I–J; II.5D, F; II.6B). No presentan cíngulos ni fosetas, ya que sufren un rápido desgaste que elimina cualquier rasgo morfológico en la superficie oclusal (Cifelli, 1993; Croft *et al.*, 2004; Kramarz y Paz, 2013). Los premolares y molares se caracterizan por presentar el esmalte interrumpido en sus extremos mesial y distal.

El primer par de incisivos está hipertrofiado y curvado lateral y labiolingualmente. Sinclair (1909) y McCoy y Norris (2012) sugirieron que la capa de esmalte se restringe a la cara labial y se observa en varios especímenes, aunque en MACN A 1743 se puede ver que el esmalte está presente en todas las caras, aunque es más grueso en la labial (Fig. II.6D), lo que es muy similar a lo descrito por Roth (1899) en cuanto al I1 de *H. andinum*. Se encuentran implantados oblicuamente en el premaxilar y, en vista anterior, ambos I1 convergen en un punto medio. Como describieron McCoy y Norris (2012), estos dientes son prognatos, ya que se proyectan por fuera del límite anterior del cráneo en un ángulo de 45°. Los I2–3 son dientes pequeños, cilíndricos, con una raíz y separados entre ellos y con el I1 y el C por pequeños diastemas que pueden variar en su longitud. McCoy y Norris (2012) describieron al I3 como implantado en la sutura premaxilar-maxilar, pero en MACN A 632, MACN A 3336, MACN A 9947 y MACN A 9910 se puede ver que la sutura pasa por el pequeño diastema entre el I3 y el C, por lo que está totalmente implantado en el premaxilar (Figs. II.2A–B; II.3A–B; II.5D, F, respectivamente). El I3 puede estar ausente, como se observa en el holotipo de *H. andinum* (ver interpretación en sección 5.4.2.3; Fig. II.2G–I). El canino tiene una morfología similar a los incisivos laterales, siendo cilíndrico y pequeño, aunque ligeramente mayor a los I2–3. Como indicaron Sinclair (1909) y Croft *et al.* (2016), el C puede estar en contacto con el P1 o

separado de éste por un pequeño diastema que no supera el 50% de la longitud del P1 (Fig. II.5D, F).

El primer premolar es bastante más grande que el canino, pero más pequeño que el P2 (Tabla II.2). La corona está curvada sobre el P2, con la cara mesial convexa y tiene un contorno cilíndrico a ovalado, dependiendo del grado de desgaste que presente (Figs. II.2A–B, G–I, L; II.3A–B; II.5B, D, F).

El P2 se diferencia del P1 por su contorno triangular, expandiéndose distalmente y con el ápice en la cara mesial. La cara distal es plana y el ectolofio convexo (Figs. II.2A–B, G–H, L; II.3A–B; II.5B, D, F). La cara lingual es marcadamente convexa y en algunos especímenes puede presentar una ligera concavidad en su extremo mesial (Fig. II.2A–B).

Los P2–M3 se caracterizan por presentar una implantación ligeramente oblicua en el maxilar, en sentido anterolabial-posterolingual, siendo más notorio en los P4–M2 (Figs. II.2A–B, G–H, L; II.3A–B; II.5B, D, F). Esta implantación oblicua está acompañada de una imbricación, ya que el extremo mesiolabial solapa labialmente, aproximadamente, un cuarto del diente precedente. Hay un progresivo aumento de tamaño desde el P2 al M3, siendo el M1 el diente de mayor tamaño (Tabla II.2). Presentan un ectolofio ondulado con un surco parastilar que, como observó Sinclair (1909), puede variar en profundidad y amplitud de acuerdo con la edad del individuo y el grado de desgaste sufrido. El surco parastilar delimita el parastilo, que constituye el extremo mesiolabial de cada diente, estando más desarrollado en los M1–2. Cuando el desgaste es moderado, la superficie oclusal presenta una banda central de esmalte, considerada por Cerdeño y Reguero (2015), Seoane y Cerdeño (2019) y Seoane *et al.* (2019) como un remanente de la foseta central existente entre las cúspides dentales que están diferenciadas en el diente en germen o apenas gastado (bce. en Figs. II.2–3; II.5).

Los P3–4 son molariformes y tienen una morfología subrectangular, dada por una cara mesial más diferenciada que en el P2, por la mayor angulación mesiolingual (Figs. II.2A–B, G–H, L; II.3A–B; II.5B, D, F). La cara lingual es convexa y, en especímenes que no tienen demasiado desgaste, se puede observar un pequeño surco posterolingual que produce una proyección lingual del extremo posterior (Fig. II.5F). La cara distal es plana. Los M1–2 no presentan diferencias con los P3–4, más allá del tamaño mayor y de la presencia de una leve concavidad en la cara distal que se asemeja a la muesca distal presente en el M3 (Figs. II.2A–B; II.3A–B; II.5F).

El M3 es un diente muy característico de esta especie, empezando por ser más estrecho que los anteriores (Tabla II.2), pero con su mitad anterior más ancha que la posterior. Presenta un surco en la cara lingual, posterior a la región media del diente, lo que divide dicha cara en dos fuertes convexidades, siendo la anterior mayor. Además, la cara distal tiene aspecto de “V”, debido a un surco longitudinal que recorre la corona en la parte central de dicha cara. El extremo posterolabial se encuentra proyectado por el desarrollo del metastilo, delimitado por el surco medio de la cara distal y por la concavidad posterior del ectolofa (Figs. II.2A–B, G–H, L; II.3A–B; II.5D, F).

Dentición inferior. La dentición inferior también es euhipsodonta. Posee la serie completa, aunque los $i3-c-p1$ están reducidos. Los $p3-m3$ se encuentran imbricados, ya que el extremo mesiolingual de un diente solapa el extremo posterolabial del diente precedente (Figs. II.2C–F; II.3C–D, G–H, K–N; II.4B, D). En general, no presentan fosétidas, ya que con poco desgaste se elimina cualquier rasgo morfológico en la superficie oclusal (Cifelli, 1993; Croft *et al.*, 2004; Kramarz y Paz, 2013). Los premolares y molares se caracterizan por presentar el esmalte interrumpido en sus extremos mesial y distal.

Los primeros dos pares de incisivos, los $i1-2$, son fuertemente procumbentes. Como es típico para los hegetotéridos, los $i1$ están expandidos mesiodistalmente y son estrechos labiolingualmente (Fig. II.4B–C). En vista oclusal, tienen un contorno rectangular y están implantados muy cerca de la horizontal, de forma tal que los extremos mesiales contactan entre sí, pero dichas caras se separan hacia la raíz del diente. Su cara lingual presenta un surco longitudinal somero y ancho. Ambos $i1$ forman un ángulo lingual de aproximadamente 120° , como el descrito por Croft y Anaya (2006) para *Hemihegetotherium trilobus*.

Los $i2$ son más pequeños que los $i1$, pero poseen una morfología similar, aunque tienden a expandirse labiolingualmente en su mitad distal. En vista lateral, se puede ver que el $i2$ está implantado casi horizontalmente, casi perpendicular al resto de los dientes, y que está curvado, con su cara distal levemente convexa y la mesial levemente cóncava (Fig. II.4C). La superficie oclusal de los $i1-2$ ocluye en conjunto con los $I1$ formando una zona de corte. Sinclair (1909) describió que la capa de esmalte de los $i1-2$ de *Hegetotherium* estaba restringida a la cara labial, mientras que Croft *et al.* (2016) notaron que, en *Hegetotherium cerdasensis*, el esmalte se extiende por la parte más labial de las caras mesial y distal. Los especímenes MACN A 3337, MACN A 9952 (Fig. II.6E), MACN A 1744 (Fig. II.6F), MACN A 11181 (Fig. II.4B), MLP 91-IV-1-69 y MLP 92-V-10-119 parecen presentar una delgada capa de esmalte en la cara lingual de los $i1-2$.

El $i3$ es un diente muy reducido, de contorno elíptico (Figs. II.3C–D; II.4A–C). En vista lateral se puede ver que es un diente procumbente, ya que está inclinado hacia la sínfisis, pero con un grado menor que los $i1-2$ (Fig. II.4C). Se encuentra separado del $i2$ y del canino por pequeños diastemas.

Como se indicó en la sección 5.3.2, el canino puede estar ausente, lo que podría deberse a dimorfismo sexual; cuando está presente, es un diente cilíndrico o elíptico de

pequeño tamaño (Figs. II.4B–C; II.6F). En vista lateral, se observa que está dirigido anteriormente, aunque la inclinación es incluso menor que la del i3 (Fig. II.4C). Se encuentra separado del p1 por un pequeño diastema.

El p1 es un diente reducido en comparación con los demás premolares (Tabla II.2). No presenta surcos ni pliegues y posee un contorno elíptico a subtriangular (Figs. II.3C–D; II.4B–C, H; II.6F). En vista lateral, se observa que está implantado verticalmente (Fig. II.4C).

El p2 es triangular y puede presentar tanto un surco labial como uno lingual. Ameghino (1894a) se basó en la diferencia morfológica de este diente para separar especies, pero Sinclair (1909) ya indicó que este diente varía con el desgaste. En condiciones de poco desgaste, la cara labial presenta un surco que le confiere una morfología bilobulada (Figs. II.3M–N; II.4A–C); cuando aumenta el desgaste, este surco se pierde y solo queda el surco lingual, de forma que el p2 resulta triangular, con una concavidad lingual, pero no bilobulado (Figs. II.2C–D; II.3C–D; II.6F).

Los p3–m3 presentan un ectoflécido profundo que separa el diente en dos lóbulos, un trigónido anterior y un talónido posterior; aumentan progresivamente de tamaño, siendo el m3 el diente más grande (Tabla II.2).

Los p3–m2 son muy similares entre sí. Poseen la cara lingual plana a ligeramente convexa; el surco labial (ectoflécido) es más somero en el p3, más profundo en el p4 y alcanza su mayor profundidad en los m1–2, llegando muy cerca de la cara lingual. Los trigónidos son más cortos y angostos que los talónidos; el talónido es siempre de contorno triangular, mientras que el trigónido puede ser subcircular a subtriangular, excepto en el p3, en el que generalmente es circular (Figs. II.2C–F; II.3C–D, G–H, K–N; II.4B–D). Los m1–2 se caracterizan por presentar una proyección posterolingual que, en algunos

especímenes, también se ve en el p4, pero nunca en el p3 (Figs. II.2C–F; II.3C–D, G–H, K–L; II.4B–D).

El m3 se caracteriza por su morfología trilobulada, ya que además de poseer el ectofléxido entre el trigónido y el talónido, hay otro surco labial en el talónido, más somero y ancho, que coincide con un surco en la cara lingual y delimitan un tercer lóbulo. Sin embargo, el desarrollo del surco labial del talónido puede variar, lo que llevó a Ameghino (1887c) a considerar que el m3 de *H. mirabile* era bilobulado y el de *H. strigatum*, trilobulado, aunque más tarde Ameghino (1894b) reconoció que el m3 trilobulado era característico de la familia Hegetotheriidae. En *H. mirabile*, siempre está presente la morfología trilobulada (Fig. II.2C–F). El surco de la cara lingual puede ser somero y ancho, dando el aspecto de una suave concavidad (Figs. II.2E–F; II.3K–L) o puede ser un surco estrecho, somero y precedido por un pliegue de esmalte (Figs. II.2C–D; II.3C–D, G–H; II.4B).

5.4.4.- Conclusiones sobre *Hegetotherium mirabile*

A partir del estudio de los materiales asignados a las especies mencionadas anteriormente, se reafirman las sinonimias propuestas por Sinclair (1909) y se establecen cuatro nuevas, por lo que las especies *H. anceps*, *H. andinum*, *H. convexum*, *H. costatum*, *H. cuneatum*, *H. minum*, *S. pachymorphum* y *S. remissum* se consideran sinónimos más modernos de *H. mirabile*. Adicionalmente, se reasignaron los materiales tipo de *H. cuneatum*, *H. strigatum* y *S. pachymorphum*.

Los análisis estadísticos apoyan las interpretaciones taxonómicas aquí propuestas, considerando a *H. mirabile* como la única especie válida de las descritas por Ameghino (1887b, 1891a, b, c, 1894a) y Roth (1899).

De acuerdo con las sinonimias propuestas y los materiales referidos en este estudio a *H. mirabile*, esta especie se reconoce en las formaciones Collón Curá y Santa Cruz, en las provincias de Neuquén, Río Negro y Santa Cruz.

5.5.- HEGETOTHERIUM NOVUM Bordas, 1939

1939 *Hegetotherium novum* Bordas: 424 (descripción original), fig. 6.

2017 *Prohegetotherium novum* (Bordas, 1939); Kramarz y Bond.

Holotipo: MACN PV 11749, cráneo con I1 derecho fragmentado, I3–M3 derechos y con I2, C–M3 izquierdos (Fig. II.7A–D).

Procedencia geográfica (Fig. II.1): Localidad de Gaiman, barranca sur del valle del río Chubut, provincia de Chubut.

Procedencia estratigráfica: Miembro Trelew de la Formación Sarmiento. Mioceno Temprano, EMS Colhuehuapense.

Especímenes referidos analizados en esta tesis: MACN PV 11750: fragmento de paladar con I1, alvéolos de C–P1 y con P2–4 izquierdos (I2–3 no preservados) y alvéolo de I1, I2–P1 rotos y P2–4 derechos. MACN PV 11751 (con dudas, ver sección 5.5.3): fragmento de maxilar izquierdo con M1–3.

Procedencia geográfica (Fig. II.1): Gaiman, barranca sur del valle del río Chubut (Chubut): MACN PV 11750, MACN PV 11751.

Procedencia estratigráfica: Miembro Trelew de la Formación Sarmiento. Mioceno Temprano, EMS Colhuehuapense.

5.5.1.- Diagnósis enmendada (ampliada a partir de Bordas, 1939): Se diferencia de *H. mirabile* por presentar el cráneo relativamente más corto, I1 más pequeño (< 20% más largo que el M1), P4 más pequeño (< 80% que la longitud del M1) y por tener el canino superior más desarrollado. P1 rectangular a diferencia de *H. cerdasensis*; P2 con cara lingual cóncava en contraste con *H. mirabile* y similar a *H. cerdasensis*, pero con el extremo mesial curvado lingualmente; P2 relativamente más pequeño (< 80% que la longitud del P3) que en *H. cerdasensis*; M3 sin muesca distal a diferencia de *H. mirabile* (M3 desconocido actualmente en *H. cerdasensis*). Tamaño dental similar a *H. mirabile* y entre 15–25% más grande que *H. cerdasensis*.

5.5.2.- Antecedentes y observaciones

Bordas (1939) describió *Hegetotherium novum* basado en un cráneo (holotipo MACN PV 11749, Fig. II.7A–D) y otros dos fragmentos craneanos (MACN PV 11750, Fig. II.7G–H; MACN PV 11751, Fig. II.7E–F), los cuales representan todo el material referido a esta especie. El holotipo comparte con *H. mirabile* la dentición completa, con I2–3–C reducidos, con pequeños diastemas entre ellos, el P3 triangular y el M3 con metastilo. Sin embargo, difiere de *H. mirabile* por tener el I1 relativamente más corto (longitud = 6.1 mm en *H. novum* y 11.1 mm en *H. mirabile* [MACN A 632]), canino relativamente más largo (Tabla II.2), P2 con cara lingual cóncava y M3 sin la muesca distal.

Bordas (1939) postuló que el cráneo de *H. novum* es más corto y ancho que el de *H. mirabile*. Sin embargo, cuando se comparan las medidas publicadas por Bordas (1939: p. 425) con las provistas para *H. mirabile* por Sinclair (1909: p. 83), se comprueba que *H. novum* sí tiene el cráneo más corto, pero más estrecho. Hay que aclarar que el cráneo de *H. novum* está deformado dorsalmente, con lo que las dimensiones pueden estar

alteradas, mientras que *H. mirabile* presenta cierta variación interespecífica en tamaño. Las medidas obtenidas del holotipo de *H. novum* (longitud máxima, 110,4 mm; ancho interorbital, 29,2 mm) son muy similares a las publicadas por Bordas (1939: p. 425), pero son menores que las obtenidas por Sinclair (1909) para *H. mirabile*, si bien el espécimen MACN A 11198, referido aquí a dicha especie, las tiene similares (longitud máxima, 109,4 mm; ancho interorbital, 27,1 mm). Sería necesario revisar los ejemplares estudiados por Sinclair (1909) y disponer de más cráneos de *Hegetotherium mirabile* para comprobar la variación proporcional en esta especie. Por el momento, se mantiene la diferencia craneal de *H. novum* como un carácter diagnóstico junto a las diferencias dentarias que presenta.

El primer estudio filogenético que contempló a *H. novum* como una unidad terminal fue el de Kramarz y Paz (2013), en el cual resultó separado de *H. mirabile* y los autores lo consideraron basal a Hegetotheriinae y Pachyrukhinae. Por este motivo, interpretaron que *H. novum* debería transferirse a otro género, aunque no propusieron a cuál. Posteriormente, se publicaron dos trabajos casi en simultáneo (Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2017), en los que se realizaron estudios filogenéticos de la familia Hegetotheriidae, considerando nuevamente a *H. novum* como una unidad terminal. Seoane *et al.* (2017) obtuvieron a *H. novum* dentro de la subfamilia Hegetotheriinae, en una posición separada de *H. mirabile*, proponiendo la condición polifilética de *Hegetotherium*. Por su parte, Kramarz y Bond (2017) obtuvieron a *H. novum* como grupo hermano de *Prohegetotherium sculptum*, motivo por el cual propusieron transferir *H. novum* al género *Prohegetotherium*, quedando la combinación *Prohegetotherium novum*. Este último resultado filogenético se apoya en la interpretación de los autores de que *H. novum* y *Ph. sculptum* comparten la misma condición del canino (labial al P1 y solapándolo en parte) y del ectolofa del M1, formando un ángulo mayor a 90° con la cara

distal. En el marco de esta tesis y publicado por Seoane y Cerdeño (2019), se revisó el material tipo y referido de *H. novum*, observando que el canino no tiene ni la misma posición ni morfología que el canino de *Prohegetotherium sculptum*. En *H. novum*, el diámetro más largo del canino está orientado mesiodistalmente, con el extremo más labial al mismo nivel que la cara labial del P1 y con un pequeño diastema entre ellos (Fig. II.7B, D), característico de *Hegetotherium* (Croft *et al.*, 2016). En cambio, el canino del lectotipo de *Prohegetotherium sculptum* (MACN A 52-443) tiene su diámetro más largo orientado labiolingualmente y solapa casi un 50% de la longitud total del P1, sin diastema entre ellos (Kramarz y Bond, 2017: fig. 2A; Fig. II.7I–J). Por tanto, *Ph. sculptum* y *H. novum* no comparten la misma condición del canino, siendo que *H. novum* se asemeja más a *H. mirabile* (Seoane y Cerdeño, 2019). Además, en el análisis filogenético, *H. novum* apareció en una politomía con *Hegetotheriopsis sulcatus* y el clado Pachyrukhinae, mientras que *Hegetotherium* resultó polifilético (Seoane y Cerdeño, 2019: fig. 13A). Con dicho resultado, se mantuvo *H. novum* como una especie válida incluida en el género *Hegetotherium* (ver también Capítulo VI, Análisis Filogenético).

5.5.3.- Descripción

Cráneo. El cráneo MACN PV 11749, holotipo de la especie, está incompleto y muy mal preservado. No obstante, se aprecia que posee una morfología similar al cráneo de *H. mirabile*. En vista dorsal, el extremo anterior se estrecha desde el margen anterior de las órbitas hasta el extremo de las narinas, que son de posición terminal y con los márgenes casi rectos (Fig. II.7A). En vista lateral, el rostro es alto y corto en comparación con la región postorbital del cráneo. La superficie dorsal es ligeramente convexa, con el punto más alto, aparentemente, en el techo craneano (Fig. II.7C).

En vista palatal, se observa el foramen incisivo izquierdo, el cual está completamente incluido en el premaxilar, ya que su extensión posterior alcanza el nivel de la cara mesial del I3, como en *H. mirabile*. El paladar presenta su máxima anchura entre los M3, disminuyendo hasta en el nivel entre P1–P2 (Fig. II.7B, D). Es ligeramente cóncavo en sentido transversal.

Dentición superior. *H. novum* presenta la dentición completa, aunque los I2–3–C están reducidos; no obstante, están más desarrollados que en *H. mirabile* (Tabla II.2). Los P2–M3 se encuentran imbricados, ya que el extremo anterolabial de un diente solapa labialmente el extremo posterolabial del diente precedente (Fig. II.7B, D, G– H). No presentan cíngulos ni fosetas, ya que tienen un desgaste avanzado. Los premolares y molares tienen el esmalte interrumpido en sus extremos mesial y distal.

El primer par de incisivos está hipertrofiado y curvado lateralmente. Se preservan mejor en el holotipo (MACN PV 11749) que en MACN PV 11750, aunque el I1 derecho está roto y del izquierdo solo se preservó el alvéolo. Sin embargo, se observa que la implantación de estos dientes es igual a la de *H. mirabile*, siendo oblicua y contactando sus caras mesiales en un punto medio (Fig. II.7B, D). La talla es menor que en *H. mirabile*, presentando una hipertrofia menor (ver sección 5.5.2).

Se conoce solo un I2 (incompleto) y un I3, ambos preservados en el holotipo. Ambos incisivos son dientes pequeños, subcilíndricos y están separados entre ellos y con el I1 y C por pequeños diastemas de distinta longitud, mayor entre I1 e I2 (Fig. II.7B, D).

El canino es similar a los incisivos laterales, siendo ligeramente mayor que los I2–3, y subelíptico. Se encuentra separado del P1 por un diastema menor al 50% de la longitud del P1 (Fig. II.7B, D), similar a *H. mirabile* y menor que en *H. cerdasensis* (Croft *et al.*, 2016). Como se mencionó más arriba, el C se encuentra implantado en la misma línea que el P1, sin solapamiento entre ellos (Fig. II.7B, D).

El P1 es más grande que el canino, pero más pequeño que el P2 (Tabla II.2). Los P1 tienen un contorno subcircular. Como en *H. mirabile*, este diente se encuentra desplazado lingualmente con respecto a la serie P2–M3 y la cara labial es fuertemente convexa (Fig. II.7B, D), al igual que en los ejemplares de *H. mirabile*, en los que los P1 están rotos al nivel del maxilar (MACN A 9947 o MACN A 9910; Figs. II.5D, F).

El P2 presenta un contorno rectangular, siendo que su anchura mesial es ligeramente menor que la distal. La cara lingual es marcadamente cóncava y el parastilo apunta mesiolingualmente (Fig. II.7B, D) en lugar de mesialmente como en *H. mirabile*. La implantación del P2 no es oblicua al resto de la serie dental, a diferencia de lo que ocurre en *H. mirabile*.

Los P3–M3 se caracterizan por presentar una implantación ligeramente oblicua en el maxilar, en sentido mesiolabial-distolingual, siendo más notorio en los P4–M3 (Fig. II.7B, D). Esta implantación oblicua está acompañada de una imbricación, ya que el extremo mesiolabial solapa al diente precedente, aproximadamente un cuarto de la región posterior. Hay un aumento progresivo de tamaño desde el P2 al M3, siendo el M1 el diente más grande (Tabla II.2). Presentan un ectolofa ondulado con un parastilo y un surco parastilar poco marcado. A diferencia de lo que ocurre en *H. mirabile*, los P3–M3 de *H. novum* no poseen el pequeño surco lingual que delimita la proyección distolingual (Fig. II.7B, D). Sin embargo, el M1 izquierdo del holotipo (MACN PV 11749) parece presentar dicha proyección, pero es difícil asegurarlo por la mala preservación del material (Fig. II.7B, D).

Los P3–4 son molariformes y subtriangulares. La cara lingual es levemente convexa y la distal es ligeramente convexa en el P3 y plana en el P4 (Fig. II.7B, D).

Los M1–2 del holotipo y de MACN PV 11751 no presentan diferencias con los P3–4, más allá del tamaño mayor y de una mayor convexidad de la cara lingual. La cara

distal de estos molares es plana y el ectolofio forma un ángulo mayor a 90° con la cara distal (Fig. II.7B, D), tal como notaron Kramarz y Bond (2017).

El M3 en MACN PV 11749 es el que presenta las mayores diferencias con respecto a *H. mirabile*. Es mucho más pequeño que los demás molares (Tabla II.2) y presenta la cara lingual fuertemente convexa, generando un contorno semicircular (Fig. II.7B, D). No presenta la proyección posterolingual ni la muesca distal, características de *H. mirabile*. El parastilo y el metastilo están bien desarrollados (Fig. II.7B, D). La morfología del M3 se asemeja más a la presente en los paquiruquinos que a la de *Hegetotherium* (Croft y Anaya, 2006). Por el contrario, el M3 preservado en MACN PV 11751 es más similar a *H. mirabile* (Fig. II.7E, F), siendo de contorno rectangular, con la cara lingual levemente convexa y la distal (incompleta) parece aplanada. Dado que no se puede reconocer la presencia o ausencia de la muesca distal y que los molares están rotos en MACN PV 11751, la designación de este espécimen como *H. novum* es tentativa y se basa fundamentalmente en el hecho de haberse hallado en el mismo lugar que el holotipo.

5.5.4.- Conclusiones sobre *Hegetotherium novum*

Se concluye que la especie *H. novum* pertenece al género *Hegetotherium* porque comparte con *H. mirabile* los siguientes caracteres: serie dental completa, con I2–3–C reducidos; tamaño similar; M3 con metastilo desarrollado; y una morfología general similar de los dientes. Si bien esta conclusión taxonómica no está respaldada por el resultado del análisis filogenético (ver Capítulo VI), éste sí permite descartar que *H. novum* pertenece al género *Prohegetotherium*, ya que no aparece como grupo hermano de *Prohegetotherium sculptum* (ver más arriba la distinta interpretación de algunos caracteres de *H. novum* respecto a la de Kramarz y Bond, 2017).

5.6.- *HEGETOTHERIUM* SP.

Especímenes referidos analizados en esta tesis: MLP 79-XII-17-2, m3 izquierdo aislado.

Procedencia geográfica (Fig. II.1): Cerro Mesa de Trapalcó, provincia de Río Negro.

Procedencia estratigráfica: Formación Collón Curá. Mioceno Medio temprano, EMS Colloncureense.

5.6.1.- Descripción y observaciones

En un lote inédito de la colección del MLP, se halló un m3 izquierdo aislado, catalogado como MLP 79-XII-17-2. Este diente se caracteriza por presentar un trigónido circular (con su extremo mesial roto), separado del talónido por un ectoflécido profundo y amplio (Fig. II.8A–F). El talónido es aproximadamente dos veces más largo que el trigónido y posee un surco labial ancho, pero mucho más somero que el ectoflécido. La cara lingual es casi plana y posee dos leves surcos que recorren toda la altura de la corona (Fig. II.8A–B, E–F).

Esta morfología es comparable a la presente en *Hegetotherium mirabile*, pero el tamaño de este diente es un 25% más grande que los m3 analizados de *H. mirabile*, excepto MACN A 3323, respecto al cual MLP 79-XII-17-2 es solo un 15% más grande (Tabla II.2). Estas diferencias son importantes si tenemos en cuenta, por ejemplo, que Croft *et al.* (2016) señalan que *H. cerdasensis* es un 15% menor que *H. mirabile*. El espécimen MLP 79-XII-17-2 proviene del mismo lugar que *Hegetotherium andinum* (Roth, 1899), la Formación Collón Curá. Aunque no se conocen dientes inferiores de este

último taxón para poder comparar, *H. andinum* no posee diferencias morfométricas significativas con *H. mirabile* (ver sección 5.4.2.12), por lo que se puede asumir que sus dientes inferiores también tendrían un tamaño similar y, por tanto, claramente menor que el m3 MLP 79-XII-17-2.

Por otro lado, cabe mencionar que Leanza y Hugo (2001) postularon que en Cerro Mesa de Trapalcó aflora la Formación Chichinales, con lo que este espécimen podría provenir del Mioceno temprano (EMS Colhuehuapense). Si este fuese el caso, MLP 79-XII-17-2 habría coexistido con *Hegetotheriopsis sulcatus* (Kramarz y Paz, 2013; Kramarz y Bond, 2017). Sin embargo, MLP 79-XII-17-2 presenta también diferencias con dicho taxón en la ondulación de la cara lingual y el mayor tamaño (30% más grande), ya que, según Kramarz y Paz (2013: fig. 3, tabla 1), el m3 de *Hegetotheriopsis sulcatus* tiene la pared lingual plana y el DMD de 8,9 mm.

Por otro lado, Cerdeño y Reguero (2015: fig. 3F) asignaron un m3 derecho aislado (MCNAM-PV 4620), proveniente de Formación Agua de la Piedra (EMS Deseadense), a *Prohegetotherium* sp. Este fue reasignado, tentativamente, como *Hegetotheriopsis sulcatus* por Kramarz y Bond (2017). Este diente es muy similar al m3 descrito por Kramarz y Paz (2013), aunque su tamaño es mayor, siendo su DMD de 10,7 mm, prácticamente de la misma talla que MLP 79-XII-17-2. Sin embargo, MLP 79-XII-17-2 se diferencia por la cara lingual ondulada, el trigónido más redondeado y grande y por el surco labial del talónido que es más ancho (Fig. II.8A–F).

Considerando que la morfología de MLP 79-XII-17-2 es similar a la descrita anteriormente en *Hegetotherium* y que el rango de diferencia en tamaño (15–25%) con *H. mirabile* coincide con el existente entre esta especie y *H. cerdasensis*, es factible pensar que este m3 pudiera representar una especie de *Hegetotherium* diferente, significativamente más grande, pero es necesario contar con más especímenes para

realizar una definición formal, por lo que MLP 79-XII-17-2 se mantiene como *Hegetotherium* sp. (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.7.- CONCLUSIONES GENERALES SOBRE EL GÉNERO *HEGETOTHERIUM*

La revisión de los materiales tipo de todas las especies de *Hegetotherium* definidas para el Cenozoico argentino, junto con una gran cantidad de material referido e inédito, permitió:

1. Reasignar el material tipo de las especies *H. cuneatum*, *H. strigatum* y *Selatherium pachymorphum*. En *H. cuneatum*, el material tipo está conformado por MACN A 3344, un fragmento de cráneo con los M1–3 derechos, y MACN A 3345, un fragmento mandibular izquierdo con p3–m3 (p2 no preservado, quizá perdido luego de la descripción original), del mismo individuo. De acuerdo con el inventario del MACN, el espécimen MACN A 3346 sería un fragmento mandibular derecho, también asociado, pero actualmente se encuentra perdido. Se descarta como material tipo un fragmento maxilar sin número que se encontró junto a MACN A 3344–3345. De los cuatro especímenes asignados como tipo de *H. strigatum* en el MACN, solo se reconoce como holotipo el fragmento mandibular izquierdo MACN A 536–539, con p3–m3. Por último, el fragmento mandibular MACN A 3384, con i2–p3 (excepto canino), está catalogado como tipo de *S. pachymorphum*, pero el fragmento MACN A 11178, con p3–m3 izquierdos, p4–m2 derechos y alvéolos de los demás dientes, también se reconoce aquí como material tipo, por lo que ambos ejemplares constituyen los sintipos de *S. pachymorphum*. No se halló ningún espécimen que pudiera ser asignado a *Selatherium remissum* en las colecciones visitadas.

2. Confirmar las sinonimias propuestas por Sinclair (1909): *H. costatum*, *H. cuneatum*, *H. strigatum*, *S. pachymorphum* y *S. remissum*, como sinónimos de *H. mirabile*.

3. Proponer la sinonimia con *H. mirabile* de las especies reconocidas por Sinclair (1909) como *incertae sedis*: *H. convexum*, *H. anceps* y *H. minum*.
4. Proponer la sinonimia de *Getotherium tournoueri* con *Hegetotherium mirabile*.
5. Reconocer a *Hegetotherium mirabile* como la única especie de *Hegetotherium* presente en el Mioceno Temprano–Medio (EMS Santacrucense y Colloncureense) de las provincias de Santa Cruz, Río Negro y Neuquén. Se amplía la diagnosis, la distribución y el biocrón de la especie, y se dan a conocer ejemplares inéditos.
6. Reconocer a *Hegetotherium novum* como una especie válida y la más antigua del género, hallándose en sedimentos del Mioceno Temprano (EMS Colhuehuapense) de la provincia de Chubut.
7. Reconocer al espécimen MLP 79-XII-17-2, identificado como *Hegetotherium* sp., como representante de una posible especie diferente de *Hegetotherium*, morfológicamente afín a *H. mirabile*, pero con un tamaño notablemente mayor
8. Descartar la pertenencia a la familia Hegetotheriidae del material descrito como *Hegetotherium arctum*.

5.8.- SUBFAMILIA PACHYRUKHINAE Kraglievich, 1934

5.8.1.- Características generales

Como se mencionó previamente, esta subfamilia fue creada por Kraglievich (1934) con el propósito de agrupar a los taxones de hegetotéridos con características más derivadas, como la reducción significativa o ausencia de los I3–C/i3–c, i1 más desarrollado que el i2, el m3 trilobulado y la fusión distal larga y estrecha de la tibia y la fibula (Cerdeño y Bond, 1998; Croft *et al.*, 2004). Los taxones incluidos son *Medistylus*, *Propachyrucos*, *Prosotherium*, *Pachyrukhos*, *Paedotherium* y *Tremacyllus*. A pesar de que muchos de los estudios filogenéticos recuperaron la monofilia de esta subfamilia soportada por una gran cantidad de sinapomorfias (Reguero y Prevosti, 2010; Kramarz y Paz, 2013; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2017; Vera, 2019), es importante mencionar que los taxones oligocenos del clado, *Prosotherium* y *Propachyrucos*, presentaban prácticamente la misma codificación.

Por otro lado, el estudio de *Prosotherium* y *Propachyrucos* desarrollado en esta tesis (ver secciones 5.16 y 5.17, respectivamente; Seoane *et al.*, 2019) permitió recodificar estos taxones, lo que produjo cambios en las relaciones de Pachyrukhinae, principalmente entre los terminales oligocenos (ver Capítulo VI). Asimismo, algunas características utilizadas para diagnosticar a los paquiruquinos ya no son únicas de este grupo (ver sección 5.2.1), excepto por la fusión distal larga y estrecha de la tibia y fibula, un carácter prácticamente desconocido en la mayoría de los hegetotéridos.

5.9.- GÉNERO *PACHYRUKHOS* Ameghino, 1885

1885 *Pachyrukhos* Ameghino: 111 (descripción original).

1887a *Pachyrucos* (Ameghino, 1885); Ameghino: 14.

1894 *Pachyrucus* (Ameghino, 1885); Lydekker: 4.

Especie tipo: *Pachyrukhos moyani* Ameghino, 1885.

Especies incluidas: La especie tipo y *Pachyrukhos politus* (Ameghino, 1902).

5.9.1.- Diagnósis enmendada (ampliada de Ameghino 1885, 1889): I2–3–C–P1 y los i3–c–p1 ausentes, con un gran diastema entre los I1 y P2 y entre los i2 y p2. Se distingue de *Paedotherium* y *Tremacyllus* por carecer de cemento en los dientes o presentar una delgada capa y por poseer la quilla distal de los metápodos incompleta. Presenta el proceso maxilar anteorbital menos desarrollado y proyectado que en *Paedotherium*, pero similar a *Tremacyllus*. Cresta sagital ausente como en *Paedotherium*. M3 más pequeño que M2 como en *Tremacyllus*, pero diferente a *Paedotherium*. Forámenes incisivos más extendidos posteriormente que en *Paedotherium*, pero menos que en *Tremacyllus*, no excediendo el nivel del P2.

5.9.2.- Consideraciones generales

Ameghino (1885) describió, en una nota a pie de página, al género *Pachyrukhos* con la especie *Pachyrukhos moyani*, a partir de unos restos provenientes de la provincia de Santa Cruz. No obstante, en todas las publicaciones posteriores, Ameghino se refirió

a este género como *Pachyrucos*, pero Sinclair (1909) estableció la validez de la tipografía original (*Pachyrukhos*), concordante con las normas del CINZ (1999: art. 23).

Burmeister (1888) describió, muy someramente, unos restos craneanos provenientes de la provincia de Buenos Aires (Monte Hermoso), los cuales designó como *Paedotherium insigne*. Sin embargo, en una aclaración a pie de página, Burmeister (1888: p. 179) reconoció la similitud de la nueva especie con la descrita por Ameghino (1885) como *Pachyrukhos moyani*. Esto mismo reconoció Ameghino, por lo que nunca tuvo en cuenta al género *Paedotherium* y continuó describiendo nuevas especies, tanto miocenas como pliocenas, en el género *Pachyrukhos*. Cuando Sinclair (1909) realizó su revisión del género *Pachyrukhos*, no tuvo en cuenta el trabajo de Burmeister (1888) ni el trabajo de Ameghino de 1908, donde describe una gran cantidad de especies pliocenas de *Pachyrukhos*, con lo que la revisión, además de ser muy incompleta no distingue las especies de cada género. Fue Kraglievich (1934) quien reconoció las diferencias morfológicas existentes entre las especies de *Pachyrukhos* miocenas y pliocenas, por lo que reutilizó el nombre de *Paedotherium* para incluir a todas las especies pliocenas. Dentro de este género, incluyó la especie que él describió: *Paedotherium imperforatum*, posteriormente sinonimizada con *Paedotherium bonaerense* por Cerdeño y Bond (1998). Estos autores revisaron las especies del Mioceno tardío–Plioceno incluidas en el género *Pachyrukhos* (Ameghino, 1887a, 1887b, 1889, 1908; Burmeister, 1888; Kraglievich, 1926; Cabrera, 1937; Castellanos, 1958), generando múltiples sinonimias y ubicando a todas las especies en el género *Paedotherium*. *Pachyrukhos* quedó restringido a las especies del Mioceno temprano de Patagonia. A continuación, se analizan tanto las sinonimias como las especies interpretadas como *incertae sedis* por Sinclair (1909).

5.10.- *PACHYRUKHOS MOYANI* Ameghino, 1885

1885 *Pachyrukhos moyani* Ameghino: 111 (descripción original).

1887a *Pachyrukos moyani* (Ameghino, 1885); Ameghino: 14.

1909 *Pachyrukhos moyani* (Ameghino, 1885); Sinclair: 95.

1909 *Pachyrukhos absis* (Ameghino, 1889); Sinclair: 95.

1909 *Pachyrukhos naevius* (Ameghino, 1889); Sinclair: 95.

Pachyrukhos teres (Ameghino, 1889); INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

Pachyrukhos trivius (Ameghino, 1889); INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

Sintipos. Los especímenes descritos originalmente por Ameghino (1885) se consideran perdidos y el material catalogado como tipo en el MACN se descarta como tal (ver sección 5.10.2).

Especímenes referidos en esta tesis: Se refirieron 79 especímenes a esta especie. Gran parte de ellos ya se encontraban catalogados como tal en las colecciones de los museos visitados, mientras que otros ejemplares, alojados en el MLP, fueron preparados y estudiados en esta tesis. Los únicos especímenes publicados (Ameghino, 1885, 1889) son los que corresponden al material tipo de especies que aquí se sinonimizan con *P. moyani*, así como el material estudiado por Sinclair (1909) y Cassini *et al.* (2012). Estos últimos se detallan en un apartado a continuación (ver más abajo). Tanto los especímenes sin preparar como los ya catalogados son inéditos y se detallan a continuación: MACN A 261: fragmento mandibular izquierdo con p2–m1. MACN A 262: fragmento mandibular izquierdo con p2–m2 (catalogado como sintipo de *P. teres* en el MACN, ver sección 5.10.2.4). MACN A 272–276: un fragmento mandibular izquierdo con p2–m3 se asigna

a esta especie, mientras que los restantes especímenes del lote fueron referidos a *Pachyrukhos* sp. (ver sección 5.12). MACN A 277: sínfisis con ambos i1 rotos y p2–3 izquierdos (reassignado como sintipo de *P. teres*, ver sección 5.10.2.4). MACN A 278: fragmento mandibular izquierdo con p2–m3 (holotipo de *P. naevius*, ver sección 5.10.2.3). MACN A 279–296 (descartado como material tipo, ver sección 5.10.2): un fragmento mandibular con p2–3 derechos y p2 izquierdo se asigna a esta especie, mientras que los restantes especímenes del lote se consideran *Pachyrukhos* sp. (ver sección 5.9.2). MACN A 298–318: se asigna a esta especie un fragmento mandibular derecho con p2–m3, mientras que el resto del lote se identifica como *Pachyrukhos* sp. (ver sección 5.12). MACN A 322: parte de sínfisis con alvéolos de i1–2 y fragmento mandibular izquierdo con p2–m1. MACN A 323: fragmento mandibular izquierdo con p2–m1. MACN A 324: fragmento mandibular derecho con p2–m2 (reconocido como sintipo de *P. trivius*, ver sección 5.10.2.5). MACN A 325: fragmento mandibular izquierdo con p2–m3. MACN A 326: fragmento mandibular derecho con p2–m1 (reconocido como sintipo de *P. absis*, ver sección 5.10.2.2). MACN A 327: sínfisis con i1–p3 derechos y con i1–p2 izquierdos (reconocido como sintipo de *P. absis*, ver sección 5.10.2.2). MACN A 328: fragmento mandibular izquierdo con alvéolo de p2 y p3–m3. MACN A 329: fragmento mandibular derecho con p2–m2. MACN A 330–335: un fragmento mandibular izquierdo con p2–m3 y otro derecho con alvéolo de p2 y p3–m1 se asignan a *P. moyani* y el resto del lote a *Pachyrukhos* sp. (ver sección 5.12). MACN A 3305: fragmento mandibular derecho con p2–m3. MACN A 3306: fragmento mandibular derecho con p2–m2. MACN A 3308: fragmento mandibular izquierdo con p3–m3 (reassignado como sintipo de *P. teres*, ver sección 5.10.2.4). MACN A 3310: fragmento mandibular derecho con alvéolo de p2 y p3–m3. MACN A 3311: fragmento mandibular derecho con p2–3 y mitad labial de alvéolos de p4–m2. MACN A 3312: fragmento mandibular izquierdo con p2–3. MACN

A 3313: fragmento mandibular derecho con p2–m2 (considerado holotipo de *P. absis* en el catálogo del MACN, ver sección 5.10.2.2). MACN A 3314–3317: cinco ramas mandibulares en lugar de cuatro (de acuerdo con los números del lote); una derecha con p2–m3, tres izquierdas con p2–m1, una izquierda con p2–m2. MACN A 3318–3320: dos fragmentos mandibulares con p2–m2, uno derecho y otro izquierdo, se asignan a esta especie, mientras que el espécimen restante del lote es referido a *Pachyrukhos* sp. (ver sección 5.12). MACN A 9957–9958: parte anterior de cráneo con ambos I1–P4, asociado con un fragmento mandibular con i1–m3 izquierdo y con i1–m2 derecho, respectivamente. MACN A 9959: fragmento mandibular derecho con p2–m3. MACN A 9960: fragmento mandibular izquierdo con p2–m3, este último incompleto. MACN A 9962: sínfisis con ambos i1 y rama mandibular izquierda con p2–m2. MACN A 11199: rama mandibular derecha con p2–m3. MLP 12-2002: fragmento mandibular derecho con p2–3. MLP 12-2036: fragmento mandibular derecho con alvéolo de p2 y p3–m1. MLP 12-2113: fragmento mandibular derecho con p2–4. MLP 12-2120: fragmento mandibular derecho con p2–m2. MLP 12-2123: fragmento mandibular derecho con p2–4. MLP 12-2141: fragmento mandibular izquierdo con p2–4. MLP 12-2162: fragmento mandibular izquierdo con p2–3. MLP 12-2163: fragmento mandibular izquierdo con p2–3. MLP 12-2166: fragmento mandibular izquierdo con alvéolo de p2 y p3–m3. MLP 12-2830: fragmento mandibular derecho con p2–m3. MLP 12-2852: rama mandibular derecha con p2–m2. MLP 12-2889a: lote con tres fragmentos mandibulares y dos dientes aislados; un fragmento mandibular izquierdo con p2–3 se asigna a *P. moyani*, mientras que los restantes especímenes se asignan a *Pachyrukhos* sp. (ver sección 5.12). MLP 52-IX-30-87: fragmento mandibular izquierdo con alvéolo de p2 y con p3–m2. MLP 74-II-1-5: fragmento mandibular izquierdo con p2–4. MLP 74-II-1-6: rama mandibular derecha con p2–m3. MLP 77-V-4-3: rama mandibular izquierda con p2–m3. MLP 91-IX-2-180a, c:

mandíbula inferior incompleta con ambas series p2–m2 (la derecha muy mal preservada) (a) y fragmento mandibular derecho con p2–m1 (c). MLP 91-IX-2-181: rama mandibular izquierda con p2–m2 y parte de m3. MLP 91-IX-4-27i, k: fragmento de ambas ramas mandibulares con ambos p2–4 (i) y fragmento mandibular derecho con p2–p4 (k). MLP 92-V-10-103: rama mandibular izquierda con p2–m3 (todos rotos al nivel del hueso). MLP 92-V-10-115a: fragmento mandibular con i1–m3 derechos y m1–m3 izquierdos, asociados con los P2–4 izquierdos y los M1–3 derechos. MLP 92-V-10-117a, m, q, u, aa, ab, ac: fragmento mandibular con i1–m3 derechos y los i1–2, p4–m3 izquierdos (a), fragmento mandibular derecho con p2–4 y fragmento mesial del m1 (m), fragmento mandibular izquierdo con p2–4 (q), fragmento mandibular derecho con p2–4 (u), fragmento mandibular izquierdo con i1 roto y alvéolos de i2–p2 (aa), fragmento mandibular derecho con p2–3 (ab) y fragmento mandibular izquierdo con p2 (ac). MLP 92-V-10-119c, s, z, ag, aj, an, av: fragmento mandibular izquierdo con p2–m2 y alvéolo de i2 (c), fragmento mandibular izquierdo con p2–m1 (s), fragmento mandibular derecho con p2–p4 y parte de sínfisis (z), fragmento mandibular izquierdo con p2–p4 (ag), fragmento mandibular derecho con p2–p4 (aj), fragmento mandibular izquierdo con p2–p3 (an) y fragmento mandibular derecho con i1–p3 (av). MLP 92-XI-18-28: fragmento mandibular izquierdo con alvéolo de p2, p3 roto y porción lingual de p4. MLP 92-XI-18-30a: rama mandibular izquierda con alvéolo de p2 y con p3–m3.

Procedencia geográfica (Fig. II.1): Barranca sur río Santa Cruz (Santa Cruz):

MACN A 272–276, MACN A 277 a 278, MACN A 324, MACN A 326 a 327, MACN A 330–335, MLP 12-2002, MLP 12-2036, MLP 12-2113, MLP 12-2120, MLP 12-2123, MLP 12-2141, MLP 12-2162 a 12-2163, MLP 12-2166, MLP 12-2830. **Comallo (Río Negro):** MLP 77-V-4-3, MLP 92-XI-18-28, MLP 92-XI-18-30a. **Estancia Collón Curá**

(Neuquén): MLP 12-2889a, MLP 91-IX-2-180a, c, MLP 91-IX-2-181. **Estancia El Criado (Río Negro):** MLP 74-II-1-5 a 74-II-1-6, MLP 92-V-10-103. MLP 92-V-10-115a, MLP 92-V-10-117a, m, q, u, aa–ac, MLP 92-V-10-119c, s, z, ag, aj, an, av. **Monte Observación (Santa Cruz):** MACN A 9957 a 9960, MACN A 9962. **Río Chico (Río Negro):** MLP 91-IX-4-27i, k. **Río Santa Cruz (Santa Cruz):** MLP 52-IX-30-87. **Sin datos específicos (provincia de Santa Cruz):** MACN A 261 a 262, MACN A 298–318, MACN A 322 a 323, MACN A 325, MACN A 328 a 329, MACN A 3305 a 3306, MACN A 3308 a 3317, MACN A 3318–3320, MLP 12-2852. **Sin datos:** MACN A 11199.

Especímenes previamente publicados: AMNH 9219 (Estancia Halliday), AMNH 9242 (Estancia Felton), AMNH 9283 (Estancia Felton), AMNH 9285 (Estancia Felton), AMNH 9481 (Estancia Felton), MPM-PV 3481 (Puesto Estancia La Costa), MPM-PV 3526 (Puesto Estancia La Costa), MPM-PV 4316 (Puesto Estancia La Costa), YPM-VPPU 15743 (Killik Aike), YPM-VPPU 15744 (Killik Aike). Sinclair (1909) realizó las ilustraciones y descripciones basado en los especímenes alojados en el AMNH y en YPM; mencionó las localidades de donde provienen, pero no asignó el espécimen a la localidad. La procedencia geográfica se basa en Cassini *et al.* (2012).

Procedencia estratigráfica: Formaciones Santa Cruz y Collón Curá, Mioceno Temprano–Medio. EMS Santacrucense–Colloncureense.

5.10.1.- Diagnósis enmendada (a partir de Ameghino, 1885, 1889): Difiere de *Pachyrukhos politus* en tener el p2 más pequeño que el p3 y con el trigónido más pequeño que el talónido.

5.10.2.- Antecedentes y observaciones

La especie *Pachyrukhos moyani* fue la primera especie descrita para el género (Ameghino, 1885) y, posteriormente, para la familia Hegetotheriidae (Ameghino, 1894a). Ameghino describió un fragmento de sínfisis con alvéolos para tres incisivos derechos, un fragmento mandibular derecho con un molar y una porción de otro, un pequeño fragmento de maxilar con un molar roto, un fragmento de maxilar izquierdo con un molar roto y un molar superior aislado. Los especímenes MACN A 279–296, catalogados como tipo de *P. moyani* en el MACN, constituyen un lote que incluye un paladar con las dos series P2–M3 (excepto P3 izquierdo), un fragmento mandibular con p2–3 derechos y p2 izquierdo, cuatro dientes aislados (posibles i1 derecho, P2 izquierdo, P4 izquierdo y M1 derecho), junto con 12 huesos postcraneales (fragmentos de húmero, radio, ulna, fémur, tibia, metápodos y tres fragmentos no identificables). Es evidente que ninguno de estos especímenes coincide con la descripción original provista por Ameghino (1885). En cambio, algunos de ellos, como el paladar y el fragmento distal de húmero, concuerdan con la ilustración provista posteriormente por Ameghino (1889, lámina XIII, figs. 34 y 35). Según Fernicola (2011), los especímenes publicados por Ameghino (1885) deberían estar en la colección del MLP, pero al mudarse al MACN en ese año, se llevó gran parte del material que su hermano Carlos había colectado en Patagonia durante 1887. Las visitas realizadas a la colección del MLP resultaron infructuosas, ya que no pudo hallarse ningún ejemplar que coincida con las características originales publicadas por Ameghino (1885) para *P. moyani*, por lo que se considera que los ejemplares tipo están perdidos. La consideración de los especímenes MACN A 279–296 como tipos de esta especie pudo estar motivada por el hecho de que la publicación de 1889 incluyó la ilustración de varios ejemplares de *P. moyani* junto a la descripción de otras especies de *Pachyrukhos*. No obstante, de acuerdo con el CINZ (1999: art. 72.4.7), esta asignación no tiene valor

nomenclatural, con lo que MACN A 279–296 solo deben considerarse como especímenes utilizados para redescubrir la especie.

Un hecho que llama la atención es que, en la descripción original de *P. moyani*, Ameghino (1885) describió la sínfisis con tres incisivos mediante la preservación de los alvéolos, implicando que existía un i3. Pero en publicaciones posteriores, Ameghino (1887a, c, 1889) reconoció que *P. moyani* solo poseía dos incisivos inferiores, una característica que no puede corroborarse debido a que el material tipo está perdido, pero no hay especímenes referidos a *Pachyrukhos* que presenten un tercer incisivo inferior.

Como se mencionó previamente, Ameghino (1887a, c, 1889, 1908) definió distintas especies que incluyó en *Pachyrukhos*. Como no diferenció los restos miocenos de Patagonia de los pliocenos de Buenos Aires, se generó una mezcla de especies y caracteres que comenzó a aclararse cuando Kraglievich (1934) reconoció la diferencia morfológica existente entre ambos grupos y reutilizó el nombre de *Paedotherium* para los restos pliocenos. Mucho después, Cerdeño y Bond (1998) centraron su revisión en las especies de *Paedotherium*, mientras que *Pachyrukhos* permaneció hasta ahora sin revisar (ver Capítulo II). Ameghino (1889: p. 427) se basó principalmente en la cantidad y posición de los forámenes mentonianos para diferenciar las especies de *Pachyrukhos*, pero también en la morfología del p2 y el tamaño general. Posteriormente, el propio Ameghino (1894b) quitó importancia al número y disposición de los agujeros nutricios de la mandíbula, porque había notado su variabilidad. La variabilidad de los forámenes mentonianos se ha observado en otros ungulados nativos, como *Protypotherium*, *Interatherium* y *Hegetotherium* (Sinclair, 1909), *Hemihegetotherium trilobus* (Croft y Anaya, 2006) y *Pyrotherium* (Billet, 2010; Cerdeño y Vera, 2017). En el caso de *Pachyrukhos*, Ameghino (1889) describió *Pachyrukhos absis* con tres forámenes mentonianos, el primero debajo de la barra del diastema, el segundo debajo de la parte

posterior del p2 y el tercero debajo del espacio entre p3 y p4; *Pachyrukhos moyani* con tres forámenes mentonianos, uno debajo del p2, el segundo debajo del p4 y el tercero debajo del m3; *Pachyrukhos naevius* con tres forámenes mentonianos, uno debajo de la parte anterior del p2, el segundo debajo de la parte posterior del p3 y el tercero debajo de la parte media del p4; *Pachyrukhos teres* con dos forámenes mentonianos, uno debajo de la barra del diastema y el segundo debajo del espacio que separa el p2 del p3; y *Pachyrukhos trivius* con dos forámenes mentonianos, uno anterior al p2 (el ejemplar está roto justo en ese punto) y el segundo debajo de la parte anterior del p4. Más allá de que la variabilidad en el tamaño, posición y cantidad de los forámenes está bien documentada en otros taxones, la revisión del material referido a *Pachyrukhos* permitió reconocer especímenes con una posición distinta a las descritas por Ameghino. Por ejemplo, MACN A 322 (catalogado como *P. trivius*) y MACN A 9958 (catalogado como *P. moyani*) poseen tres forámenes, uno debajo del diastema, el segundo debajo de la parte central del p3 y el tercero debajo de la parte central del p4 (Fig. II.9A–B, respectivamente). En MLP 12-2036, se observa una disposición similar a la anterior, pero el tercer foramen se encuentra debajo de la parte anterior del p4 (Fig. II.9C). En MLP 12-2123, también hay tres forámenes preservados, el primero debajo del diastema, el segundo debajo del p2 y el tercero debajo de la parte central del p4 (Fig. II.9D). Todo ello refleja que los forámenes mentonianos están sujetos a una amplia variación intraespecífica.

A continuación, se comentan los antecedentes de las especies atribuidas a *Pachyrukhos* por Ameghino (1885, 1889), provenientes de Santa Cruz, y la interpretación realizada en esta tesis.

5.10.2.1- *Pachyrukhos moyani* Ameghino, 1885

Como se mencionó previamente, Ameghino (1885) describió esta especie a partir de cuatro restos aislados provenientes de Santa Cruz que actualmente están perdidos y los materiales designados como tipo en el MACN se descartan como tales (ver sección 5.10.2). En 1889, Ameghino amplió la descripción de esta especie, caracterizándola por presentar tres forámenes mentonianos (debajo del p2, del p4 y del m3). Sin embargo, no se ha observado ningún ejemplar de *Pachyrukhos* que tenga un foramen debajo del m3. Adicionalmente, señaló que el p2 de *P. moyani* es triangular, con el trigónido más estrecho que el talónido y con un pequeño surco tanto en la cara labial como en la lingual (Fig. II.10A–D); el P2 un poco más pequeño que el P3, más estrecho mesialmente, convexo labialmente, con un pequeño surco parastilar, y la cara lingual deprimida con un surco, visible en P2–4 y el M3 más pequeño que el M2 (Fig. II.10E–F).

5.10.2.2.- *Pachyrukhos absis* Ameghino, 1889

Ameghino (1889) caracterizó a esta especie por tener una talla similar a *P. teres* y *P. trivius*, pero menor a *P. naevius* y *P. moyani* (Tabla II.3). La diferenció por presentar tres forámenes mentonianos (ver más arriba) y reconoció que el p2 es triangular, con el trigónido estrecho y el talónido ancho, con una pequeña depresión mesiolingual.

El material tipo asignado a *P. absis*, MACN A 3313 (Fig. II.10G–H), es un fragmento mandibular derecho con p2–m2 y tres forámenes mentonianos. Sin embargo, los forámenes no coinciden con los descritos por Ameghino (1889) y el ejemplar tampoco coincide con las ilustraciones del autor, que muestran un fragmento mandibular derecho con p2–m1 y un fragmento mandibular con los i1–p2 izquierdos y los i1–p3 derechos (Ameghino, 1889: lámina XXIII, figs. 32–33). Por lo tanto, se rechaza MACN A 3313 como el material tipo de *P. absis*. Por otro lado, los especímenes MACN A 326–

327 (Fig. II.10I–J, K–L, respectivamente) sí coinciden con la descripción y la ilustración original (Ameghino, 1889), por lo que se reconocen aquí como los sintipos de *P. absis* (Seoane y Cerdeño, 2019).

Como se explicó anteriormente (ver sección 5.10.2), los forámenes mentonianos presentan una gran variabilidad, con lo que no pueden considerarse un carácter diagnóstico a nivel específico. Por otro lado, la morfología del p2, descrita por Ameghino (1889) y observada en MACN A 326–327 (Fig. II.10I–J) y MACN A 3313 (Fig. II.10G–H), es igual a la presente en los diferentes especímenes referidos a *P. moyani*. El p2 muestra pequeñas variaciones morfológicas equiparables a las observadas en *Hegetotherium* (Sinclair, 1909; ver sección 5.4) y pueden interpretarse como variación intraespecífica.

Sinclair (1909) consideró *P. absis* sinónimo de *P. moyani*, pero en ningún momento aclaró en que basó su interpretación. Dado que no se encontró ningún carácter que justifique la diferencia taxonómica entre ambas especies, en esta tesis se comparte el criterio de Sinclair (1909) y se considera a *P. absis* sinónimo de *P. moyani* (Seoane y Cerdeño, 2019). Adicionalmente, el estudio estadístico realizado (ver sección 5.10.2.6) no encontró diferencias significativas entre estas especies con respecto al tamaño, reforzando la similitud taxonómica.

5.10.2.3.- *Pachyrukhos naevius* Ameghino, 1889

Ameghino (1889) diferenció esta especie por ser algo mayor que *P. absis*, *P. teres* y *P. trivius*, pero similar a *P. moyani* (Tabla II.3); por presentar tres forámenes mentonianos, como *P. absis*, pero en otra posición (ver sección 5.10.2); y por el p2 con el trigónido estrecho y con una ligera concavidad mesiolabial y la cara lingual ligeramente

cóncava en su parte central. Sinclair (1909) también interpretó *P. naevius* como sinónimo de *P. moyani*, sin justificar dicha interpretación.

Como en el caso de *P. absis* (ver sección 5.10.2.2), las diferencias morfológicas encontradas en el p2 del holotipo de *P. naevius* (MACN A 278, Fig. II.10M–N) y en los especímenes referidos son comparables a las presentes en *P. moyani* (Fig. II.10A–D). El análisis estadístico (ver sección 5.10.2.6) tampoco encontró diferencias significativas entre ambas especies. Por tanto, se confirma la interpretación de Sinclair (1909) y se considera *P. naevius* como sinónimo de *P. moyani* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.10.2.4.- *Pachyrukhos teres* Ameghino, 1889

Ameghino (1889) caracterizó esta especie por tener una talla similar a *P. absis*, algo mayor que *P. trivius* y menor que *P. naevius* y *P. moyani* (Tabla II.3), y con dos agujeros mentonianos. La comparó exclusivamente con *Paedotherium typicum* y la diferenció por presentar el P2 apenas más pequeño que el P3 y elíptico, el M3 un poco más pequeño que el M2 y el p2 bastante más pequeño que el p3, con un surco labial que lo divide en dos lóbulos (el anterior más estrecho que el posterior) y la cara lingual ligeramente cóncava. Ameghino (1889: lámina XIII, figs. 25–27) acompañó la descripción con tres ilustraciones: un paladar con las series P2–M3, un fragmento mandibular con el i1 derecho y los i1–p3 izquierdos, y una rama mandibular izquierda con p3–m3, aunque proporcionó la longitud ocupada por las seis muelas (Ameghino, 1889: p. 429). Probablemente, Ameghino combinó ambos fragmentos mandibulares para medir la serie p2–m3 o hubo un error de redacción y la medida corresponde a la serie p3–m3 del espécimen ilustrado (ver más abajo).

En el MACN, hay dos especímenes catalogados como tipos de *P. teres*: MACN A 297, un paladar con las dos series P2–M3 (Fig. II.10O–P), y MACN A 262, un

fragmento mandibular izquierdo con p2–m2 (Fig. II.10Q–R). El paladar MACN A 297 coincide con la descripción y la ilustración original, con lo cual no hay duda de que corresponde al material tipo. En el caso del fragmento mandibular, MACN A 262 posee el p2 y carece del m3, no concordando con la ilustración mencionada. Sin embargo, hay otros dos ejemplares catalogados como *P. teres*, MACN A 277 y MACN A 3308, que sí coinciden con las ilustraciones originales. El espécimen MACN A 277 posee el i1 derecho y los i1–p3 izquierdos (Fig. II.10S) y MACN A 3308 presenta la serie p3–m3 izquierda (Fig. II.10T–U). En consecuencia, MACN A 277, MACN A 297 y MACN A 3308 se reconocen como los sintipos de *P. teres*, mientras que se descarta MACN A 262 como material tipo (Seoane y Cerdeño, 2019). Adicionalmente, la longitud de la serie p3–m3 de MACN A 3308 es de 20,8 mm, similar a los 19 mm publicados por Ameghino (1889: p. 429), permitiendo la interpretación de que quizá el autor no contaba con ningún fragmento con la serie p2–m3 (por lo que realizó una ilustración de un fragmento con p3–m3) ni consideró ambos fragmentos ilustrados para medir dicha serie, sino que hubo un error de redacción al indicar que se trataba de la serie completa.

Como en los casos anteriores (ver secciones 5.10.2.2 y 5.10.2.3), los forámenes mentonianos y la morfología del p2 no representan caracteres suficientes para validar la especie *P. teres*. A su vez, las características del P2 y del M3 mencionadas en la descripción original también se observan en el material referido a *P. moyani*. Sinclair (1909) situó esta especie como *incertae sedis*, pero dado que no hay características que permitan justificar su diferenciación, se considera a *P. teres* como sinónimo de *P. moyani* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.10.2.5.- *Pachyrukhos trivius* Ameghino, 1889

En este caso, Ameghino (1889) diferenció *P. trivius* por ser más grácil que *P. teres*, aunque con la misma talla (misma longitud de la serie p2–m3; Tabla II.3); p2 triangular, bilobulado por un pequeño surco labial, con el lóbulo anterior como una extensión del diente, y con la cara lingual plana; y rama mandibular con un foramen mentoniano debajo de p4. El autor señaló que esta especie poseía solo dos forámenes mentonianos (1889: p. 427), pero que el ejemplar más completo no incluía el primer foramen por estar roto a ese nivel, tal como se aprecia en la única ilustración publicada por Ameghino (1889: lámina XIII, fig. 31). En la leyenda de dicha figura, el autor aclara, erróneamente, que es un fragmento mandibular derecho con las últimas cinco muelas (p3–m3) cuando en realidad se trata de los primeros cinco molariformes (p2–m2).

Mones (1986) señaló la ausencia de material catalogado como tipo de esta especie, lo cual se comprobó tanto en la colección del MACN como en la del MLP. En el MACN, sin embargo, existe un lote con tres especímenes referidos a *P. trivius*, MACN A 322–324, de los cuales MACN A 324 es un fragmento mandibular derecho con p2–m2 (Fig. II.10V–Y) que corresponde a la descripción y la ilustración originales de Ameghino (1889). Por tanto, se reconoce a MACN A 324 como sintipo de *P. trivius* (Seoane y Cerdeño, 2019). Curiosamente, Ameghino (1889: p. 429) publicó la medida de la serie p2–m3 (18 mm), pero en las colecciones no se halló ningún ejemplar referido a esta especie que preserve dicha serie, como tampoco un m3 aislado. La dimensión de la serie p2–m2 en MACN A 324 es de 15,3 mm y la diferencia con los 18 mm publicados podría corresponder al DMD del m3, quizá estimado por Ameghino. Por su parte, MACN A 322 (sínfisis con alvéolos de i1–2 y p2–m1 izquierdos) posee tres forámenes mentonianos y MACN A 323 (p2–m1 izquierdos), dos forámenes mentonianos posteriores al p2, por lo que ninguno de estos especímenes puede referirse a *P. trivius*.

Sinclair (1909) catalogó *P. trivius* como *incertae sedis* sin mayor justificación. Una vez más, se descartan los forámenes mentonianos y la morfología del p2 como caracteres diagnósticos (ver arriba). El p2 es similar a lo visto en los distintos especímenes de *Pachyrukhos*, como en MACN A 278, MACN A 279–296, MACN A 326 y MLP 12-2830 (Fig. II.10M–N, A–B, I–J, C–D, respectivamente). Por este motivo, se considera a *P. trivius* como sinónimo de *P. moyani* (Seoane y Cerdeño, 2019).

5.10.2.6.- Análisis estadístico

De igual manera que con *Hegetotherium*, se realizó un estudio estadístico mediante el software PAST3, a fin de analizar si existen diferencias significativas en el tamaño de las distintas especies que fueron sinonimizadas con *P. moyani*. Siguiendo la misma metodología (Croft *et al.*, 2016), se analizó el DMD de cada diente, excepto el del m3. Se tuvieron en cuenta todas las medidas obtenidas directamente (Tabla II.3), así como las de Sinclair (1909: p. 96).

Cada ANOVA realizado para cada uno de los dientes inferiores (p2 a m2) no encontró diferencias significativas entre las especies de *Pachyrukhos* de Santa Cruz (Información Suplementaria II.3). Sin embargo, el ANOVA realizado para el p2 resultó en diferencias significativas entre *Pachyrukhos politus*, un grupo de especímenes considerado *Pachyrukhos* sp. 1 (ver sección 5.12) y la muestra de *Pachyrukhos* de Santa Cruz. Los análisis de los p3, p4 y m1 reconocieron diferencias significativas entre el grupo de especímenes considerado *Pachyrukhos* sp. 1 y las especies de *Pachyrukhos*, (excepto *P. politus* en los tres casos y *P. naevius* en el último) y el grupo de especímenes considerado *Pachyrukhos* sp. Estos resultados refuerzan la interpretación taxonómica aquí realizada de las distintas especies de *Pachyrukhos*.

5.10.3.- Descripción

La descripción de Sinclair (1909) del cráneo de *P. moyani* se basó en especímenes conservados en el AMNH y el YPM. En las colecciones nacionales visitadas (MACN, MCNAM, MLP, MPEF), solo existen restos muy fragmentarios de cráneos, como los especímenes MACN A 297 (sintipo de *P. teres*), MLP 12-2086 y MLP 91-V-1-110 (estos últimos referidos como *Pachyrukhos* sp.), que permiten describir algunos sectores y comparar con lo establecido por Sinclair (1909).

Cráneo. Como describió Sinclair (1909), los maxilares poseen una concavidad en su región central y múltiples pequeños forámenes anteriores al foramen infraorbital (Fig. II.11A). El foramen infraorbital, elíptico, está limitado por el proceso descendente del maxilar que, aunque esté roto en los especímenes observados, se puede inferir que su desarrollo es similar al de *Paedotherium* (Fig. II.11A–B). El proceso frontal del maxilar es estrecho, pasando entre el lacrimal y el nasal, contactando con el frontal muy cerca del borde dorsal de la órbita (Fig. II.11C). Los nasales se vuelven más anchos en sentido posterior, con su máxima amplitud en la sutura nasofrontal (Sinclair, 1909: lámina X, fig. 2; Fig. II.11C). La condición del lacrimal es similar a la de *Hegetotherium*, es un hueso grande, con una amplia superficie dorsal (Fig. II.11C).

En vista ventral, Sinclair (1909: lámina X, fig. 3) expresó que el paladar es muy similar a *Hegetotherium*, ya que es cóncavo en sentido lateromedial y anteroposterior, pero se vuelve plano en la región más anterior (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D). Los forámenes incisivos se proyectan en los maxilares y carecen de depresiones post-incisivas (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D). Los fragmentos craneales observados no preservaron los forámenes palatinos, pero Sinclair (1909), los describe anteriores a la sutura maxilopalatina, a la altura de la parte anterior del M1.

Mandíbula. La sínfisis es procumbente, estrecha y su borde posterior llega, en general, al nivel de la mitad del p2, pudiendo variar posteriormente alcanzando el límite entre el p2–3. En vista lateral, la altura de la rama mandibular disminuye por delante del p2, donde se vuelve procumbente, y aumenta gradualmente posteriormente (Fig. II.9B). Posee dos o tres forámenes mentonianos cuyo tamaño y posición pueden variar (ver sección 5.10.2; Fig. II.9).

La cara medial de la rama mandibular es plana, mientras que la lateral es ligeramente convexa. Lateralmente y en posición ventral, al nivel de la cara distal del m3, comienza la cresta masetérica que se extiende por el proceso angular hasta la altura de la hilera dentaria (Figs. II9–10; Sinclair 1909: lámina X, fig. 1). En vista ventral, el borde inferior es convexo con una leve expansión lateral en la parte media.

No hay especímenes que preserven el proceso coronoides y el cóndilo en las colecciones visitadas. Sinclair (1909) describió el proceso coronoides como pequeño, puntiagudo y delicado, y al cóndilo, aproximadamente circular y casi plano.

Dentición superior. La dentición de *P. moyani* es euhipsodonta, con dientes de crecimiento continuo. Los I2–3–C–P1 están ausentes, lo que genera un gran diastema entre el I1 y P2. Los P3–M3 se encuentran imbricados (Fig. II.10E–F, O–P; Fig. II.11D) y no presentan cíngulos ni fosetas, aunque es necesario aclarar que no se halló ningún espécimen que claramente sea un juvenil con poco desgaste. Al igual que en *Hegetotherium mirabile*, los premolares y molares se caracterizan por presentar el esmalte interrumpido mesial y distalmente.

Los I1 están hipertrofiados y curvados lateralmente, con la capa de esmalte restringida a la cara labial (Fig. II.11E; Sinclair, 1909). Se encuentran implantados oblicuamente en el premaxilar y convergen anteriormente en un punto medio.

El P2 posee un contorno triangular, ancho distalmente y apuntado mesialmente. La cara distal es plana y el ectolofa convexo (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D–E). La cara mesiolingual es plana a ligeramente convexa y, en algunos especímenes, se observa un pequeño surco en su parte más distal, el cual parece desaparecer conforme aumenta el desgaste (Figs. II.10E–F; II.11D–E).

Los P3–M3 presentan una implantación ligeramente oblicua en el maxilar, en sentido anterolabial-posterolingual, siendo más notorio en los P4–M1 (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D), acompañada de una pequeña imbricación, aproximadamente, un cuarto del diente precedente. Hay un aumento de tamaño progresivo desde el P2 al M3, siendo el M1 el diente más grande (Tabla II.3). Con poco desgaste, la superficie oclusal presenta una banda central de esmalte (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D), como se observó en *Hegetotherium* y fue señalada en otros taxones (Cerdeño y Reguero, 2015; Cerdeño *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019; Seoane *et al.*, 2019).

Los P3–4 son molariformes, de contorno subrectangular, con la cara mesial más definida que en el P2 (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D–E). La cara lingual es convexa y en especímenes que tienen poco desgaste, se observa un pequeño surco posterolingual que produce una pequeña proyección del extremo posterolingual (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D). La cara distal es plana, formando un ángulo recto o ligeramente mayor con la cara labial. Los M1–2 son similares a los P3–4, con tamaño mayor y más subrectangulares (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D).

El M3 es más pequeño que el M2 (Tabla II.3); tiene la cara lingual marcadamente convexa y posee su máxima anchura cerca del extremo mesial. A diferencia de lo que ocurre en los M1–2, la cara distal forma un ángulo agudo con el ectolofa, por lo que el metastilo destaca más posterolabialmente (Figs. II.10E–F, O–P; II.11D).

Dentición inferior. Concordante con la dentición superior, los i3–c–p1 están ausentes, lo que genera un gran diastema entre los i2 y los p2. Los p3–m3 están imbricados (Figs. II.10C–D, G–H, M–N, Q–R, T–U; II.11F), pero en un grado mucho menor que el de *Hegetotherium*. Los premolares y molares carecen de esmalte en sus extremos mesial y distal.

Los i1–2 son fuertemente procumbentes. Como es típico en los hegetotéridos, los i1 están expandidos mesiodistalmente y son estrechos labiolingualmente (Figs. II.10K–L, S; II.11F). El contorno oclusal es rectangular y están implantados de forma tal que los extremos mesiales contactan entre sí, pero dichas caras se separan hacia la base del diente (Fig. II.10K–L). Ambos i1 forman un ángulo lingual de aproximadamente 120°, de forma similar a lo que se observa en *Hegetotherium mirabile* (ver sección 5.4.3) y en *Hemihegetotherium trilobus* (Croft y Anaya, 2006).

Los i2 son más pequeños que los i1, pero similares, más anchos en su mitad distal, con el esmalte restringido a la cara labial. En vista lateral y dorsal a la sínfisis, se puede ver que el i2 está implantado con el eje corona-raíz casi horizontal, perpendicularmente al resto de los dientes (Figs. II.9B; II.10K–L, S).

El p2 es triangular, agudizado mesialmente. La cara labial posee un pequeño surco que separa la corona en dos lóbulos, siendo el anterior más pequeño. El extremo anterolabial del trigónido suele presentar un surco suave que delimita una proyección mesial del diente. La cara lingual presenta una concavidad media suave, pero se vuelve convexa hacia su extremo posterior. La cara distal es levemente cóncava (Figs. II.10A–D, G–N, Q–Y; II.11F).

Los p3–m3 presentan un ectofléxido profundo; aumentan progresivamente de tamaño de p3 a m3 (Tabla II.3).

Los p3–m2 poseen la cara lingual plana o ligeramente convexa; el ectoflécido es más somero en el p3 y alcanza su mayor profundidad en los m1–2, llegando muy cerca de la cara lingual. El p3 tiene el trigónido subcircular y el talónido triangular, de igual tamaño o éste último ligeramente menor (Fig. II.11G); en el p4, el talónido es levemente mayor; en los m1–2, el trigónido es notoriamente más corto y angosto que el talónido. Los m1–2 tienen una proyección posterolingual, que puede estar presente en el p4 y raramente en el p3 (Figs. II.10C–D, G–J, M–N, Q–R, T–Y; II.11F–G).

El m3 es trilobulado, por un surco labial, somero y una concavidad lingual que delimitan un tercer lóbulo, redondeado y dirigido distalmente (Figs. II.10C–D, M–N, T–U; II.11F).

5.10.4.- Conclusiones sobre *Pachyrukhos moyani*

A partir de la revisión realizada, se confirman las sinonimias propuestas por Sinclair (1909) y se establecen cuatro nuevas, por lo que las especies *P. absis*, *P. naevius*, *P. teres* y *P. trivius* se consideran sinónimos de *P. moyani*. Adicionalmente, se reasignaron los materiales tipo de las especies *P. absis*, *P. teres* y *P. trivius*. Los análisis estadísticos apoyan las interpretaciones taxonómicas a partir de la morfología dentaria. Por tanto, de las especies descritas por Ameghino (1885, 1889) dentro del género *Pachyrukhos*, solo se considera válida *P. moyani*. De acuerdo con las sinonimias propuestas y los materiales referidos en este estudio, *P. moyani* se reconoce en las formaciones Collón Curá y Santa Cruz, en las provincias de Neuquén, Río Negro y Santa Cruz.

5.11.- PACHYRUKHOS POLITUS (Ameghino, 1902)

1902 *Pachyrukhos politus* Ameghino: 78 (descripción original).

Lectotipo: MACN A 52-438, fragmento mandibular derecho con p2–m3 (Fig. II.12A–B). Este espécimen fue designado informalmente como lectotipo por Patterson (1952) en su catálogo inédito guardado en el MACN.

Paralectotipo: MACN A 52-439, fragmento mandibular izquierdo con p2–m2 (Fig. II.12C–D). Este espécimen también fue designado informalmente por Patterson (1952). Junto a él, incluyó un I1 izquierdo (MACN A 52-440; Fig. II.12E–F) que, sin embargo, no puede considerarse parte de la serie tipo (ver sección 5.11.2).

Procedencia geográfica: Barranca sur del lago Colhué Huapí, provincia de Chubut.

Procedencia estratigráfica: Presumiblemente, provienen del Miembro Colhué Huapí, de la Formación Sarmiento (ver Kramarz y Paz, 2013). Mioceno Temprano, EMS Colhuehuapense.

Especímenes referidos en esta tesis: MLP 82-V-2-107: fragmento mandibular derecho con p2–m3 (Fig. II.12G–H). MLP 85-VII-3-28: fragmento mandibular derecho con p2–p3 (Fig. II.12I–J).

Procedencia geográfica (Fig. II.1): Barranca sur del lago Colhué Huapí (Chubut): MLP 82-V-2-107. MLP 85-VII-3-28.

Procedencia estratigráfica: Formación Sarmiento. Mioceno Temprano, EMS Colhuehuapense.

Especímenes referidos con dudas en esta tesis: Se refieren 13 especímenes. MACN A 52-440: I1 izquierdo aislado. MACN A 52-441: lote conteniendo seis especímenes: un fragmento mandibular izquierdo con posible p4–m1, un m3 izquierdo, un P2 o P3 izquierdo, un P2 o P3 derecho, un posible P4 derecho y un M1 o M2 derecho. MLP 59-II-25-12: fragmento de maxilar izquierdo con P4–M3. MLP 61-IV-16-20: fragmento mandibular izquierdo con p3–4 y parte de m1. MLP 61-IV-16-21: fragmento mandibular izquierdo con posible p4–m2. MLP 61-IV-16-22: I1 derecho roto. MLP 61-IV-16-23: fragmento de maxilar izquierdo con P3–4 y base de P2. MLP 66-V-8-17: fragmento mandibular derecho con parte p3 y p4–m2.

Procedencia geográfica (Fig. II.1): Barranca sur del lago Colhué Huapí (Chubut): MACN A 52-440, MACN A 52-441. **El Pajarito (Chubut):** MLP 66-V-8-17. **Estancia Paso de Indios (Chubut):** MLP 59-II-25-12. **Río Chubut (frente a Gaiman, Chubut):** MLP 61-IV-16-20 a 61-IV-16-23.

Procedencia estratigráfica: Presumiblemente, provienen del Miembro Colhué Huapí, de la Formación Sarmiento. Mioceno Temprano, EMS Colhuehuapense.

5.11.1.- Diagnósis enmendada (a partir de Ameghino, 1902): Difiere de *Pachyrukhos moyani* por tener el p2 más grande que el p3 o p4, de tamaño similar al m1 o m2, y con el trigónido más largo que el talónido.

5.11.2.- Antecedentes y observaciones

Ameghino (1902) diferenció a esta especie de las anteriores por presentar el p2 tan grande como el p3 y con la misma morfología, lo que implica que el trigónido no está reducido como en *P. moyani*. Adicionalmente, indicó que los incisivos medios presentan una hipertrofia menos desarrollada que en *P. moyani*, pero no aclaró si se refería a los incisivos superiores o a los inferiores.

En las colecciones revisadas, solo se encontraron cuatro especímenes referidos a esta especie, tres de ellos (MACN A 52-438–52-440) catalogados como sintipos. Patterson (1952) realizó un catálogo que permanece inédito en el MACN, en el que designó a MACN A 52-438 y MACN A 52-439–52-440 como lectotipo y paralectotipos, respectivamente, de *P. politus*. El estudio de los especímenes MACN A 52-438–52-439 permitió reconocer que, efectivamente, coinciden con la descripción, la edad y la procedencia señaladas por Ameghino (1902). Por otro lado, MACN A 52-440 corresponde a un I1 izquierdo aislado que posee un surco en su cara lingual, relativamente ancho y somero, bien marcado y que recorre toda la corona (Fig. II.12E–F). Este surco no se observa en *P. moyani* ni en ningún otro Hegetotheriidae y, teniendo en cuenta que Ameghino (1902) no aludió a ningún surco en los incisivos y que la mención a dichos dientes es confusa, se lo excluye de la serie tipo de esta especie, manteniéndose con dudas como material referido.

El cuarto espécimen, MACN A 52-441, está compuesto por seis elementos diferentes que no presentan ningún rasgo morfológico que permita su identificación específica. Posiblemente, su asignación a *P. politus* se debió exclusivamente a que provienen de la misma localidad que el lectotipo y el paralectotipo. Ante la ausencia de rasgos específicos, pero entendiendo que los registros más antiguos de *P. moyani* son de

la EMS Santacrucense y que *P. politus* solo se registra en la EMS Colhuehuapense, MACN A 52-440 y MACN A 52-441 se mantienen con dudas como *P. politus*.

Este mismo razonamiento puede aplicarse a los especímenes alojados en el MLP: MLP 59-II-25-12, MLP 61-IV-16-20, MLP 61-IV-16-21, MLP 61-IV-16-22, MLP 61-IV-16-23 y MLP 66-V-8-17. Estos especímenes carecen de caracteres diagnósticos específicos y provienen de distintas localidades (El Pajarito, Paso de Indios y Gaiman), pero en ellas afloran los mismos sedimentos del Miembro Colhué Huapí (Formación Sarmiento) que en la localidad tipo (sur del lago Colhué Huapí). Por ello, estos ejemplares se refieren con dudas a *P. politus*, a la espera de que materiales más completos permitan ampliar la diagnosis e interpretar taxonómicamente estos restos con mayor precisión.

Adicionalmente, el análisis estadístico llevado a cabo para analizar si existen diferencias significativas en el tamaño de la muestra de *Pachyrukhos* de Santa Cruz, Río Negro y Neuquén (ver sección 5.10.2.6) también incluyó a *P. politus*. Los diferentes ANOVAs realizados para cada diente inferior (excepto m3) solo encontraron diferencias significativas en el p2, siendo que en *P. politus*, este diente es significativamente mayor que en *P. moyani* (ver Información Suplementaria II.3). Este resultado apoya la distinción entre estas especies a partir de la diferencia morfológica del p2.

5.11.3.- Descripción

Los cuatro especímenes referidos con certeza a *P. politus* son fragmentos mandibulares, con lo que el cráneo, la dentición superior, los incisivos inferiores y la rama ascendente de la mandíbula no se conocen. Solo se puede describir la morfología de la rama mandibular y la serie p2–m3.

Mandíbula. La rama mandibular se vuelve más alta hacia posterior. En vista lateral, se observan dos forámenes mentonianos, el más grande debajo de la parte central

del p2 y el segundo debajo del p4, también en su parte central (Fig. II.12K). En MACN A 52-439, hay un tercer foramen debajo de la parte posterior del p3, lo que refleja la variabilidad intraespecífica de este rasgo también en *P. politus* (Fig. II.12L). La cara medial es plana y se puede apreciar que el borde posterior de la sínfisis alcanza el nivel del intervalo p2–p3, apenas más posterior que en *P. moyani* (Fig. II.12A–D). La cara lateral es ligeramente convexa y presenta la cresta masetérica comparable a la de *P. moyani* (Fig. II.12A–D, K–L).

Dentición inferior. Los especímenes tipo (MACN A 52-438 y MACN A 52-439) preservan parte de la sínfisis y el diastema, por lo que se comprueba que los i3–c–p1 están ausentes (Fig. II.12A–D). Los p3–m3 están imbricados, pero en un grado mucho menor que el de *Hegetotherium* y similar a *P. moyani* (Fig. II.12A–D, G–H). No presentan fosétidas ni pliegues y el esmalte está interrumpido en sus caras mesial y distal.

El p2 es de sección subrectangular, bilobulado por la presencia de un surco labial. A diferencia de lo que ocurre en *P. moyani*, el lóbulo anterior, de contorno cuadrangular, es más largo que el posterior, triangular (Fig. II.12A–D, G–L). La cara lingual presenta una suave concavidad en el sector medio y la cara distal es levemente cóncava (Fig. II.12A–D, G–H). En MLP 85-VII-3-28, el p2 presenta un surco en la cara lingual del trigónido que recorre toda la corona, aunque se hace más somero hacia la base (Fig. II.12I–J).

Los p3–m3 presentan un ectofléxido profundo, el tamaño aumenta progresivamente, siendo el m3 el diente más grande (Tabla II.3).

Los p3–m2 presentan la cara lingual plana a ligeramente convexa; el ectofléxido es más somero en el p3 y alcanza su mayor profundidad en los m1–2. El p3 posee un trigónido subcircular y el talónido triangular, de igual tamaño o ligeramente menor, siendo el talónido levemente mayor en el p4; en los m1–2, los trigónidos son notoriamente

más cortos y angostos que los talónidos (Fig. II.12A–D, G–H). Los m1–2 presentan una proyección posterolingual que también se observa en los p3–4 del espécimen tipo, aunque menos desarrollada (Fig. II.12A–B).

El m3 es trilobulado; el tercer lóbulo tiene un contorno redondeado a elíptico y dirigido distalmente (Fig. II.12A–B, G–H). El segundo lóbulo es el más grande y se proyecta labialmente.

5.11.4.- Conclusiones sobre *Pachyrukhos politus*

El estudio de las muestras catalogadas como *P. politus* permitió reconocer a MACN A 52-438 y MACN A 52-439 como los ejemplares tipo de la especie. Siguiendo el catálogo inédito de Patterson (1952), se formaliza la propuesta de considerarlos lectotipo y paralectotipo, respectivamente (Seoane y Cerdeño, 2019). También se pudieron reconocer dos especímenes alojados en el MLP como *P. politus*: MLP 82-V-2-107 y MLP 85-VII-3-28.

Respecto a los otros especímenes catalogados como *P. politus*, el I1 MACN A 52-440 se excluye de la serie tipo, pero se mantiene, con dudas, como material referido. El lote 52-441 y los especímenes MLP 59-II-25-12, MLP 61-IV-16-20 a MLP 61-IV-16-23 y MLP 66-V-8-17 no presentan ningún rasgo diagnóstico específico, pero su edad y procedencia llevan a considerarlos, con dudas, como material referido.

Los análisis estadísticos apoyan las interpretaciones aquí propuestas, considerando a *Pachyrukhos politus* como una especie válida, presente en la Formación Sarmiento, en la provincia de Chubut.

5.12.- *PACHYRUKHOS* SP.

Especímenes referidos en esta tesis: Se refieren 254 especímenes como *Pachyrukhos* sp. Una gran parte ya se encontraban catalogados como tal en las colecciones de los museos visitados, otros como *Propachyrucos*, mientras que otros ejemplares, alojados en el MLP, fueron preparados y estudiados en esta tesis. Todos ellos permanecían inéditos. El material tipo de *Propachyrucos depressus* (Roth, 1899) se interpreta también como *Pachyrukhos* sp. Dada la falta de preservación de rasgos claves para determinar su asignación específica, todo este material solo se puede determinar a nivel genérico. Los especímenes referidos son: MACN A 88–100: lote que incluye 16 dientes aislados, tres más de los indicados por el número del lote: dos posibles P3 izquierdos, un posible P4 izquierdo, un posible M1 derecho y otro izquierdo, un M3 derecho y otro izquierdo, un i2 derecho, dos posibles p3 derechos, un posible p4 derecho y otro izquierdo, un m1 o m2 derecho y otro izquierdo, y un m3 izquierdo (un m3 del lote MACN A 88–100 se refirió a *H. mirabile*; ver sección 5.4). MACN A 259: fragmento mandibular izquierdo con p3–m3. MACN A 260: fragmento mandibular izquierdo con m2–3. MACN A 272–276: lote con cinco especímenes, de los que solo tres se asignan a *Pachyrukhos*: un fragmento de maxilar derecho con P2–M3, un fragmento de premaxilar izquierdo con I1 y un fragmento mandibular derecho con p3–m3 (un fragmento mandibular con p2–m3 que se reconoce como *P. moyani*, ver sección 5.10, y un fragmento mandibular derecho con un diente no pertenece a *Pachyrukhos*). MACN A 279–296 (descartado como material tipo de *P. moyani*, ver sección 5.10.2): lote con 18 especímenes (un fragmento mandibular con p2–3 derechos y p2 izquierdo se refirió a *P. moyani*, ver sección 5.10): un paladar con ambas series P2–M3 (excepto P3 izquierdo), un posible P2 izquierdo, un posible P4 izquierdo, un M1 o M2 derecho y un i1 derecho; el resto de los especímenes son elementos

postcraneanos (un fragmento distal de húmero, un radio, una ulna, un fragmento distal de fémur, dos fragmentos proximales y uno distal de tibia, dos metápodos y tres fragmentos no reconocibles). MACN A 297: paladar con ambas series P2–M3 (catalogado y refrendado aquí como sintipo de *P. teres*, ver sección 5.10.2.4). MACN A 298–318: lote con siete fragmentos mandibulares y 18 dientes aislados, con lo que la cantidad de especímenes supera la cantidad de números asignados: un fragmento mandibular izquierdo con p3–m2, un fragmento mandibular derecho con m2–3, un fragmento mandibular derecho con m3, un fragmento mandibular derecho con un posible m1 o m2, dos fragmentos mandibulares, uno izquierdo y otro derecho, con i1, dos I1 izquierdos, un P2 o P3 izquierdo, tres M1 o M2 izquierdos y dos derechos, tres p3 izquierdos y uno derecho, tres m1 o m2 izquierdos y dos derechos, y un m3 izquierdo; el fragmento mandibular faltante se refirió a la especie *P. moyani* (ver sección 5.10). MACN A 319–321: tres fragmentos de maxilar, uno derecho con P2–M2, uno izquierdo con P2–M1 y uno derecho con I1–P4. MACN A 330–335: lote con solo cuatro especímenes, de los cuales dos se refirieron a *P. moyani* (ver sección 5.10); los otros dos son: un fragmento mandibular derecho con p3–m2 y uno izquierdo con p4–m3. MACN A 1257–1260: lote con cuatro dientes aislados: un P2 o P3 derecho, un posible M1 derecho, un posible p3 derecho y un fragmento de diente superior. MACN A 3304: fragmento mandibular derecho con p4–m3. MACN A 3307: fragmento mandibular derecho con p3–m3. MACN A 3318–3320: fragmento mandibular izquierdo con p3–m2 (los otros dos especímenes, dos fragmentos mandibulares derecho e izquierdo con p2–m2, se refirieron a *P. moyani*, ver sección 5.10). MACN A 9966–9976: lote con solo 11 ejemplares, seis fragmentos mandibulares y tres dientes aislados: un fragmento mandibular izquierdo con p3–m2, un fragmento mandibular derecho con m1–2, un fragmento mandibular derecho con m1 o m2, un fragmento mandibular izquierdo con m2, un fragmento mandibular izquierdo con

p2, un fragmento de maxilar izquierdo con M3, un posible p3 izquierdo y dos m1 o m2 izquierdos. MACN A 11183: ambas ramas mandibulares y la sínfisis rotas, con los alvéolos derechos de i1–m3 y los alvéolos izquierdos de i1–p4. MLP 12-1417: lote con ocho dientes aislados: un posible p4, dos posibles m1, dos m3 derechos y tres fragmentos. MLP 12-1421: m1 o m2 izquierdo. MLP 12-1422: fragmento mandibular muy deteriorado y M1 o M2 derecho. MLP 12-1922: fragmento mandibular izquierdo con p4–m3. MLP 12-1923: fragmento mandibular izquierdo con p4–m2. MLP 12-1926: fragmento mandibular izquierdo con p3–4. MLP 12-1930: fragmento mandibular izquierdo con m1–2. MLP 12-1932: fragmento mandibular derecho con p2–4. MLP 12-1933: fragmento de maxilar izquierdo con posible P3. MLP 12-1934: fragmento mandibular derecho con m1–3. MLP 12-1959: fragmento mandibular izquierdo con p4–m3. MLP 12-1962: fragmento mandibular derecho con m2–3. MLP 12-1966: fragmento de maxilar derecho con P2–4. MLP 12-1967: fragmento mandibular izquierdo con m2–3. MLP 12-1971: fragmento mandibular derecho con posible m1. MLP 12-1985: fragmento mandibular izquierdo con p3–m3. MLP 12-1987: posibles P2–3 izquierdos aislados. MLP 12-1989: fragmento de maxilar izquierdo P3–M1 y parte de M2. MLP 12-1991: fragmento de cráneo con ambas series P2–M3. MLP 12-1996: fragmento mandibular izquierdo con p3–m1. MLP 12-2000: fragmento mandibular izquierdo con p3–m2. MLP 12-2007: fragmento mandibular izquierdo con posible p4–m1. MLP 12-2013: fragmento de maxilar derecho con posible P4. MLP 12-2015: fragmento mandibular derecho con m1–2. MLP 12-2016: posible M1 derecho. MLP 12-2020: fragmento de maxilar derecho con P2–M1. MLP 12-2021: fragmento de maxilar izquierdo con posible P3–4. MLP 12-2018: fragmento de maxilar derecho con P2–4. MLP 12-2042: fragmento mandibular derecho con p4–m2. MLP 12-2044: fragmento mandibular izquierdo con posible p4–m1. MLP 12-2075: fragmento de maxilar izquierdo

con P2–M3. MLP 12-2077: fragmento de maxilar derecho con M1–3. MLP 12-2078: fragmento de maxilar derecho con P3–M1. MLP 12-2086: fragmento anterior de cráneo con P2–M3 izquierdos y P2–M1 derechos. MLP 12-2087: paladar con P2–M2 izquierdos y P2 derecho. MLP 12-2103: fragmento de maxilar derecho con M1–3. MLP 12-2108: fragmento mandibular izquierdo con p3 y parte de p4. MLP 12-2110: fragmento mandibular izquierdo con p3–m1. MLP 12-2111: fragmento mandibular derecho con p4–m2. MLP 12-2112: fragmento de maxilar derecho con P3–M3. MLP 12-2114: fragmento mandibular derecho con posible m1. MLP 12-2117: fragmento mandibular derecho con posible p3–m1. MLP 12-2118: fragmento mandibular izquierdo con m2–3. MLP 12-2121: fragmento mandibular derecho con m1–3. MLP 12-2125: fragmento mandibular derecho con p3–m1. MLP 12-2137: fragmento mandibular izquierdo con p3–4. MLP 12-2146: fragmento mandibular derecho con m1–2. MLP 12-2149: fragmento mandibular izquierdo con posible p4–m2. MLP 12-2152: fragmento mandibular derecho con posible p4–m1. MLP 12-2156: fragmento mandibular izquierdo con posible p3–4. MLP 12-2164: fragmento mandibular izquierdo con m1–2. MLP 12-2166: fragmento mandibular izquierdo con posible p4–m1. MLP 12-2674: fragmento mandibular izquierdo con p3–m2. MLP 12-2735: fragmento mandibular izquierdo con p3–m3. MLP 12-2738: fragmento mandibular izquierdo con m2–3. MLP 12-2749: fragmento mandibular izquierdo con m1–3. MLP 12-2783: fragmento de cráneo con ambas series P2–M3 rotas. MLP 12-2861: fragmento mandibular derecho con p4–m3. MLP 12-2889a: lote con tres fragmentos mandibulares y dos dientes aislados: un fragmento de sínfisis con el i1 derecho y los alvéolos de i1 izquierdo e i2 derecho, un fragmento mandibular derecho con m1–3, un P3 o P4 izquierdo y un m1 o m2 izquierdo (un fragmento mandibular izquierdo con p2–3 se asignó a *Pachyrukhos moyani*). MLP 12-2915a: lote con cinco especímenes (sintipos de *Propachyrukos depressus*): una sínfisis con ambos i1–2 y

alvéolos de ambos p2, una sínfisis con ambos i1, un fragmento mandibular izquierdo con p4–m3, un fragmento mandibular izquierdo con probable p3–4 y un m3 derecho aislado. MLP 59-II-26-91: lote con tres dientes aislados: un p4 derecho, un m3 derecho y un premolar inferior incompleto y con muy poco desgaste. MLP 61-IV-11-139: fragmento de sínfisis con p2 izquierdo y alvéolos de i1–2 izquierdos e i1 derecho. MLP 61-IV-11-140: m1 o m2 izquierdo. MLP 61-IV-11-141: m1 o m2 derecho. MLP 61-IV-11-142: m1 o m2 izquierdo. MLP 61-IV-11-143: M1 o M2 izquierdo. MLP 61-IV-11-145: p3 o p4 derecho. MLP 61-IV-11-147: m3 izquierdo. MLP 61-IV-11-148: posible P4 izquierdo. MLP 61-IV-11-149: posible p2 derecho. MLP 61-IV-11-151: posible p4 derecho. MLP 61-IV-11-152: posible m1 o m2 derecho. MLP 61-IV-11-163: fragmento mandibular izquierdo con m1 o m2. MLP 61-IV-11-164: fragmento mandibular con m2–3 izquierdos y m1–2 derechos. MLP 61-IV-11-165: fragmento mandibular izquierdo con posibles p3–m1 rotos. MLP 61-IV-11-166: fragmento mandibular derecho con posibles p3–m1 rotos. MLP 61-IV-11-186: fragmento mandibular derecho con p4–m2. MLP 61-IV-11-187: fragmento mandibular izquierdo con p4–m3. MLP 61-IV-11-188: fragmento mandibular izquierdo con m2–3. MLP 61-IV-11-189: fragmento mandibular derecho con p3–m1. MLP 61-IV-11-190: fragmento mandibular derecho con p2–m1. MLP 61-IV-11-191: fragmento mandibular izquierdo con p4–m2. MLP 61-IV-11-192: fragmento mandibular izquierdo con p3–m2. MLP 61-IV-11-207: fragmento mandibular derecho con p3–4. MLP 61-IV-11-316: fragmento de maxilar derecho con P2–M1. MLP 61-IV-11-317: fragmento de maxilar izquierdo con P2–M1. MLP 63-XII-20-17: fragmento de maxilar derecho con P2–M3. MLP 63-XII-20-37: fragmento mandibular derecho con p3–m3. MLP 68-I-16-2: fragmento mandibular derecho con p4–m3. MLP 73-VII-6-4: paladar con P2–3 izquierdos y P2–M2 derechos, los últimos dos muy rotos. MLP 73-VII-6-4e: fragmento mandibular derecho con m1–2. MLP 74-II-1-3: fragmento mandibular

izquierdo con posible p4–m1. MLP 74-II-1-12: fragmento mandibular derecho con p4–m3. MLP 74-II-1-13: fragmento mandibular izquierdo con p4–m2 y parte de m3. MLP 82-V-2-23a, c, d: fragmento de rama mandibular derecha con p4–m3 (a), m3 izquierdo aislado (c) y posible P3 derecho (d). MLP 83-III-2-3: fragmento rama mandibular izquierda con p3–m3. MLP 90-XII-24-33: P4–M3 izquierdos, asociados pero aislados. MLP 91-V-1-110: porción de cráneo con fragmento de I1, alvéolo de P2, P3 y M1–3 derechos y P4–M3 izquierdos. MLP 91-IX-4-27g, h, l, m: porción de sínfisis con ambos i1 (g), fragmento mandibular derecho con m2–3 (h), fragmento mandibular izquierdo con p4–m2 (l) y fragmento mandibular derecho con m2–3 (m). MLP 91-IX-2-180b, d, e, f, h, i: fragmento mandibular derecho con p3–m2 (b), fragmento mandibular izquierdo con m1–2 (d), fragmento mandibular izquierdo con m1–2 (e), fragmento mandibular derecho con m2–3 (f), fragmento mandibular derecho con p3–4 (h) y fragmento mandibular derecho con m1–2 (i). MLP 92-V-10-115b: paladar con ambos P2–M3. MLP 92-V-10-117b, c, d, e, f, g, j, k, l, n, p, r, s, t, w, y, z, ae, af, ag, ah, ai, aj: fragmento izquierdo de cráneo con P2–M2 (b), fragmento derecho de cráneo con P3–M1 (c), fragmento mandibular derecho con m1–2 (d), fragmento mandibular izquierdo con m1–3 (e), fragmento de maxilar izquierdo con M2–3 (f), fragmento mandibular izquierdo con p3–m2 (g), fragmento mandibular derecho con p4–m1 (j), fragmento de maxilar izquierdo con P2–M1 (k), fragmento mandibular derecho con m1–2 (l), fragmento mandibular izquierdo con p4–m2 (n), fragmento mandibular izquierdo con m1–2 (p), fragmento mandibular derecho con p3–4 (r), fragmento mandibular izquierdo con m1–3 (s), fragmento mandibular derecho con p4–m1 (t), fragmento mandibular izquierdo con m1–2 (w), fragmento mandibular izquierdo con m2–3 (y), fragmento de maxilar izquierdo con P3–4 (z), fragmento de maxilar izquierdo con P3 (ae), fragmento de maxilar derecho con P4 (af), fragmento mandibular izquierdo con p3 (ag), fragmento mandibular

izquierdo con p4 (ah), fragmento mandibular derecho con posible m1 o m2 (ai) y fragmento mandibular derecho con m3 (aj). MLP 92-V-10-119b, d, f-k, m-o, q-r, t, w, ab, ad, ap, as, au: fragmento mandibular izquierdo con p3-m3 (b), fragmento maxilar derecho con P3-M1 (d y ap), fragmento mandibular izquierdo con p3-m3 (f), fragmento mandibular derecho con p4-m3 (g), fragmento mandibular derecho con p4-m1 (h y ab), fragmento de maxilar izquierdo con P2-4 (i), fragmento mandibular con p3-m1 izquierdos y p3-4 derechos (j), fragmento mandibular derecho con p4-m3 (k y n), fragmento mandibular derecho con p4-m2 (m), fragmento mandibular derecho con m1-3 (o), fragmento mandibular izquierdo con p3-m2 (q), fragmento mandibular izquierdo con m1-3 (r), fragmento mandibular derecho con p3-m1 (t y ad), fragmento mandibular derecho con p3-4 (w), fragmento mandibular izquierdo con p4-m1 (as) y fragmento mandibular derecho con posible m1 (au). MLP 92-XI-18-29: fragmento mandibular derecho con p4-m1 y fragmento de m2. MPEF 1642: fragmento anterior de cráneo con ambos P4-M1 y fragmento mandibular izquierdo con p3-m3. MPEF 1643: fragmento mandibular derecho con p3-m1 y fragmento mandibular izquierdo con p3-m3.

Procedencia geográfica (Fig. II.1): Anfiteatro del Guanaco (Santa Cruz): MPEF 1642 a 1643. **Barranca río Santa Cruz (Santa Cruz):** MACN A 272-276, MACN A 297, MLP 12-1922 a 12-1923, MLP 12-1926, MLP 12-1930, MLP 12-1932 a 12-1934, MLP 12-1959, MLP 12-1962, MLP 12-1966 a 12-1967, MLP 12-1971, MLP 12-1985, MLP 12-1987, MLP 12-1989, MLP 12-1991, MLP 12-1996, MLP 12-2000, MLP 12-2007, MLP 12-2013, MLP 12-2015 a 12-2016, MLP 20-2018, MLP 12-2020 a 12-2021, MLP 12-2042, MLP 12-2044, MLP 12-2075, MLP 12-2077 a 12-2078, MLP 12-2086 a 12-2087, MLP 12-2103, MLP 12-2108, MLP 12-2110 a 12-2112, MLP 12-2114, MLP 12-2117 a 12-2118, MLP 12-2121, MLP 12-2125, MLP 12-2137, MLP 12-2146, MLP

12-2149, MLP 12-2152, MLP 12-2156, MLP 12-2164, MLP 12-2783, MLP 63-XII-20-17, MLP 63-XII-20-37. **Barranca sur lago Colhué Huapí (Chubut):** MLP 82-V-2-23a, c-d, MLP 83-III-2-3. **Comallo (Río Negro):** MLP 92-XI-18-29. **El Pajarito (Chubut):** MLP 61-IV-11-139 a 152, MLP 61-IV-11-163 a 166, MLP 61-IV-11-186 a 192, MLP 61-IV-11-207, MLP 61-IV-11-316 a 317. **Estancia Collón Curá (Neuquén):** MLP 12-2889a, MLP 12-2915a, MLP 91-IX-2-180b, d-f, h-i. **Estancia El Castillo (Río Negro):** MLP 90-XII-24-33. **Estancia El Criado (Río Negro):** MLP 73-VII-6-4, MLP 73-VII-6-4e, MLP 74-II-1-3, MLP 74-II-1-12, MLP 74-II-1-13, MLP 91-V-1-110, MLP 92-V-10-115b, MLP 92-V-10-117b-g, j-l, n, p, r-t, w, y-z, ae-aj, MLP 92-V-10-119b, d, f-k, m-o, q-r, t, w, ab, ad, ap, as, au. **Laguna de La Bombilla (Chubut):** MLP 59-II-26-91. **Río Chico (Río Negro):** MLP 91-IX-4-27g-h, l-m. **Río Senguer (Chubut):** MLP 12-1417, MLP 12-1421 a 12-1422. **Sin datos específicos (provincia de Santa Cruz):** MACN A 88-100, MACN A 259, MACN A 260, MACN A 298-321, MACN A 330-335, MACN A 1257-1260, MACN A 3304, MACN A 3307, MLP 12-2166, MLP 12-2674, MLP 12-2735, MLP 12-2738, MLP 12-2749, MLP 12-2861, MLP 68-I-16-2. **Sin datos:** MACN A 9966-9976, MACN A 11183.

Procedencia estratigráfica: Formaciones Sarmiento (Miembro Colhué Huapí), Santa Cruz y Collón Curá. Mioceno Temprano-Medio. EMS Colhuehuapense, Santacrucense y Colloncureense.

5.12.1.- Descripción y observaciones

Los especímenes aquí referidos tienen una morfología general igual a la observada en *P. moyani* o *P. politus*, ya que presentan el M3 menor al M2, dientes inferiores con trigónido y talónido separados por un ectofléxido profundo, m3 trilobulado y más grande

que los otros dientes y tanto los dientes superiores como los inferiores están imbricados (Fig. II.13A–E). Todos estos especímenes carecen de p2 y como la dentición superior es desconocida en *P. politus*, no se pueden asignar precisamente a alguna de estas especies. Se podría llevar a cabo una asignación taxonómica basada en la diferencia estratigráfica de los especímenes, dado que *P. politus* se conoce en sedimentos de EMS Colhuehuapense, mientras que *P. moyani* se registra en sedimentos de EMS Santacrucense y Colloncureense. Sin embargo, se mantiene una postura más conservadora, con nomenclatura abierta, dada la ausencia de caracteres diagnósticos específicos, y referir todos estos especímenes a *Pachyrukhos* sp., a la espera de materiales más completos de *P. politus* que permitan una comparación más precisa (Seoane y Cerdeño, 2019).

Entre los especímenes mencionados, algunos estaban catalogados como *Propachyrucos* sp. Es el caso de los procedentes de El Pajarito y Laguna de La Bombilla, provincia de Chubut (Seoane *et al.*, 2019). Uno de ellos es MLP 59-II-26-91 de la localidad Laguna de La Bombilla, que está constituido por tres dientes aislados: un p4 derecho, un m3 derecho y un premolar inferior incompleto y con muy poco desgaste (Fig. II.13F–G, H–I, J–K, respectivamente). El m3 es trilobulado, con el primer lóbulo triangular y una pequeña proyección mesial y el tercer lóbulo es redondeado, la cara lingual convexa, pero con una ligera concavidad opuesta al surco labial del talónido, lo que permite reconocerlo como *Propachyrucos* o *Pachyrukhos*. El p4 posee ambos lóbulos triangulares con el talónido de mayor tamaño. Este último posee las características y el tamaño (ver más arriba) que permite reconocerlo como *Pachyrukhos*. En un principio, Laguna de La Bombilla fue interpretada como de edad Oligoceno temprano–medio por Marshall *et al.* (1983), pero Miquel y Bellosi (2010) postularon que la Formación Sarmiento aflora en esta localidad, formación que, de acuerdo con Ré *et al.* (2010),

registra desde el Eoceno Medio al Mioceno Temprano (41,6 a 18,7 Ma; ver sección 3.2). La presencia de *Pachyrukhos* en esta localidad permite inferir que el Miembro Colhué Huapí de la Formación Sarmiento aflora en Laguna de La Bombilla, indicando una edad Mioceno Temprano (EMS Colhuehuapense) para los niveles portadores.

Por otro lado, la especie *Propachyrukos depressus*, descrita por Roth (1899) en el Colloncurensis de la provincia de Neuquén, merece una mención particular. El autor basó su asignación en un fragmento de sínfisis, donde reconoció la presencia de los tres incisivos (aunque se refirió, erróneamente, al primero como I1) y en un fragmento mandibular que preservaba el alvéolo del p1. Considerando la presencia del i3 y el p1, Roth (1899) incluyó esta especie en el género *Propachyrukos*. En el MLP, se halló un único lote referido a *Pr. depressus* (MLP 12-2915a), conformado por cinco ejemplares: un fragmento de sínfisis con ambos i1 (Fig. II.13L), un fragmento de sínfisis con ambos i1-2 y alvéolos de ambos p2 (i2 izquierdo roto en el alvéolo) (Fig. II.13M-N), un fragmento mandibular izquierdo con posibles p3-4 (Fig. II.13O), un fragmento mandibular derecho con p4-m3 (Fig. II.13P-Q) y un m3 derecho aislado (Fig. II.13R-S). Dada la presencia de dos m3 derechos en el lote, al menos hay dos individuos presentes y por ello los ejemplares constituyen los sintipos de esta especie y no el holotipo como mencionó Vera (2019: fig. 4I). *Pr. depressus* fue transferida al género *Pachyrukhos* por Pascual *et al.* (1978) sin ninguna discusión taxonómica y esta interpretación fue seguida por otros autores (por ejemplo: Kramarz *et al.*, 2011; López *et al.*, 2018), probablemente basados en la procedencia estratigráfica de la especie, que coincide con la de *Pachyrukhos* (Seoane y Cerdeño, 2019; Vera, 2019).

En el fragmento de sínfisis más completo, se observa la presencia de ambos i1-2 y un par de alvéolos subtriangulares correspondientes a los p2, separados de los incisivos por un pequeño diastema (Fig. II.13M-N). La ausencia de los i3-c-p1 y el alto grado de

procumbencia de los i1–2 descartan su asignación a *Propachyrucos* (ver secciones 5.17 y 5.18), así como a *Prosotherium* que, además, se distingue por su pequeño tamaño (Tabla II.3). El m3 aislado posee el tercer lóbulo redondeado (Fig. II.13R–S), una característica de *Pachyrukhos* y diferente a la condición triangular de *Paedotherium* (Cerdeño y Bond, 1998; Ercoli *et al.*, 2018). Además, los m1–2 preservados (Fig. II.13P–Q) presentan la proyección posterolingual observada en *Pachyrukhos* (ver sección 5.10.3; Seoane y Cerdeño, 2019), la cual no está presente en *Paedotherium* ni *Tremacyllus* (Cerdeño y Bond, 1998; Ercoli *et al.*, 2018). Por lo expuesto previamente, los sintipos de *Propachyrucos depressus*, MLP 12-2915a, se reconocen en esta tesis como pertenecientes a *Pachyrukhos* y, debido a la ausencia del p2 en los sintipos, no se puede asegurar a cuál de las dos especies de *Pachyrukhos* reconocidas pertenece, por lo que *Propachyrucos depressus* se considera *nomen dubium*.

5.13.- *PACHYRUKHOS* SP. 1

Especímenes referidos: Se refieren 10 especímenes. MLP 12-3160: p3 y p4 derechos aislados (sintipos de *Propachyrucos medianus* Roth, 1899). MLP 74-II-1-12: fragmento mandibular derecho con p4–m3. MLP 91-IX-4-27a, b, c, d: fragmento mandibular con p2–m2 izquierdos y p2–m3 derechos (a); paladar con P2–M3 izquierdos y con cara lingual de P3–M2 derechos (b); mitad posterior de paladar con ambos P4–M3 rotos al nivel del hueso (c); fragmento mandibular derecho con m1–m3 (d). MLP 92-V-10-117x: fragmento mandibular derecho con i1–2 (rotos) y p2. MLP 92-V-10-119p, ar: fragmento mandibular derecho con i1–p3 (p) y fragmento mandibular derecho con p2 (ar). MLP 92-XI-18-30b: fragmento mandibular izquierdo con p2–m2.

Procedencia geográfica: Comallo (Río Negro): MLP 92-XI-18-30b. **Estancia Collón Curá (Neuquén):** MLP 12-3160. **Estancia El Criado (Río Negro):** MLP 74-II-1-12, MLP 92-V-10-117x, MLP 92-V-10-119p, ar. **Río Chico (Río Negro):** MLP 91-IX-4-27a–d.

Procedencia estratigráfica: Formación Collón Curá. Mioceno Medio, EMS Colloncureense.

5.13.1.- Descripción y observaciones

Cuando se preparó y estudió la gran cantidad de fósiles inéditos alojados en el MLP, muchos se reconocieron como *P. moyani* y algunos como *P. politus* (ver secciones 5.10 y 5.11, respectivamente), pero la gran mayoría sólo se pudieron determinar como *Pachyrukhos* sp. (ver sección 5.12). Por otro lado, se halló un grupo de especímenes que

comparte ciertos caracteres morfológicos con *P. moyani* y *P. politus*: M3 más corto que M2, diastema entre i2 y p2 (ausencia de i3–c–p1), molares inferiores con cara lingual plana a levemente convexa y m3 trilobulado con último lóbulo subcircular (Fig. II.14A–F), pero que presentan otros rasgos que los diferencian de ambas especies.

Por un lado, los p2 preservados en MLP 91-IX-4-27a y MLP 92-V-10-119p poseen el trigónido más pequeño que el talónido, comprimido labiolingualmente y proyectado mesialmente, con su tamaño general más pequeño que el p3 (Fig. II.14C–D), lo que descarta su asignación a *P. politus*, siendo similares a los de *P. moyani*, pero con una talla claramente mayor. El análisis estadístico realizado para evaluar si existían diferencias significativas de tamaño entre las especies de *Pachyrukhos* (ver secciones 5.10.2.6 y 5.11.2) se llevó a cabo contemplando a este grupo de especímenes como una entrada independiente de la variable factor (ver Información Suplementaria II.3). El ANOVA para evaluar el DMD del p2 encontró diferencias significativas entre *Pachyrukhos* sp. 1 y las especies *P. moyani* y *P. politus*, aunque el mismo análisis centrado en el DMD del m2 no encontró diferencias significativas con *P. moyani* (ver sección 5.10.2.6). Cuando se comparan las medidas de los m3, resulta que los de *Pachyrukhos* sp. 1 son 2–8% más grandes que los de *P. moyani* (Tabla II.3), mientras que la diferencia es mayor al comparar la serie p2–m2, debido a que difieren principalmente en el tamaño de los premolares. Por ejemplo, en MLP 91-IX-4-27a, la serie p2–m2 ocupa 21,8 mm, mientras que en *P. moyani* resulta un 17–30% más pequeña (MACN A 262, 16,3 mm; MACN A 324, 15,3 mm; MACN A 329, 18,1 mm; MACN A 3306, 16,7 mm; MACN A 3313, 17,4 mm). Consecuentemente, se interpreta que estos especímenes, con los premolares proporcionalmente más largos, podrían representar una especie diferente de *Pachyrukhos*, pero es necesario contar con restos más completos para poder

caracterizar un nuevo taxón, por lo que se mantienen como *Pachyrukhos* sp. 1 (Seoane y Cerdeño, 2019).

Las diferencias señaladas en los ejemplares anteriores también se observan en los sintipos de *Propachyrucos medianus*, otra especie descrita por Roth (1899) en el Colloncurensis de la provincia de Neuquén. El autor definió esta especie a partir de tres dientes aislados, un p3, un p4 y un m3, y la diferenció de *Propachyrucos depressus* por su tamaño mayor (Tabla II.3). El único material asignado a esta especie es MLP 12-3160, el cual incluye los dos premolares (Fig. II.14G–J), pero falta el m3. Uno de los premolares lo ilustró Vera (2019) como posible m1 o m2 y señalándolo como holotipo, lo cual no se comparte en esta tesis, ya que al haber dos dientes (y un tercero perdido) cuya pertenencia al mismo individuo no se puede asegurar, se consideran ambos como sintipos de la especie.

Como en el caso de *Propachyrucos depressus*, *Pr. medianus* fue transferida al género *Pachyrukhos* por Pascual *et al.* (1978), interpretación aceptada por otros autores (Kramarz *et al.*, 2011; López *et al.*, 2018), aunque Mones (1986) la había listado como perteneciente a *Propachyrucos*. Los premolares MLP 12-3160 tienen una talla similar a *Pachyrukhos* (Tabla II.3) y *Paedotherium* (Ercoli *et al.*, 2018) y son ligeramente más grandes que el holotipo de *Propachyrucos smithwoodwardi* (ver sección 5.18; Tabla II.4), pero más pequeños que *Prosotherium* (ver sección 5.16; Tabla II.5). Los trigónidos son subtriangulares y más pequeños que los talónidos, también triangulares (Tabla II.6), la cara distal recta y uno de ellos posee la proyección posterolingual, por lo que la morfología general se asemeja más a la de *Pachyrukhos* que a la de *Propachyrucos* (ver sección 5.18) o *Paedotherium* y *Tremacyllus*, donde los talónidos son más pequeños que los trigónidos (Ercoli *et al.*, 2018). De acuerdo con lo expuesto, en esta tesis se considera el material MLP 12-3160 como perteneciente al género *Pachyrukhos* (Seoane *et al.*,

2019). La ausencia del p2 impide realizar una asignación específica, por lo que *Propachyrucos medianus* se considera *nomen dubium*. Los premolares MLP 12-3160 son más grandes que los de *Pachyrukhos moyani* y coinciden con el material de la Formación Collón Curá que, en esta tesis se agrupa como *Pachyrukhos* sp. 1 (Seoane y Cerdeño, 2019), si bien la característica de tener una serie premolar relativamente más larga respecto a los molares que *P. moyani* no se puede comprobar en MLP 12-3160.

5.14.- CONCLUSIONES GENERALES SOBRE EL GÉNERO *PACHYRUKHOS*

La revisión de los materiales tipos de todas las especies de *Pachyrukhos* definidas para el Cenozoico argentino y de una gran cantidad de material inédito permitió:

1. Reasignar el material tipo de las especies *P. absis*, *P. moyani*, *P. teres* y *P. trivius*. *P. absis* incluye los sintipos MACN A 326, un fragmento mandibular izquierdo con p2–m1, y MACN A 327, un fragmento mandibular con i1–p2 izquierdos e i1–p3 derechos. Los sintipos de *P. moyani* están perdidos y el material catalogado como tipo (MACN A 276–298) se descarta como tal, ya que no responde a la descripción original. De los dos especímenes catalogados como sintipos de *P. teres*, MACN A 297, un paladar con las dos series P2–M3, se confirma como tal, mientras que MACN A 262 se descarta como sintipo de esta especie. En cambio, sí se consideran como sintipos de *P. teres* los ejemplares MACN A 277, un fragmento mandibular con ambos i1 y con i2–p3 derechos, y MACN A 3308, un fragmento mandibular izquierdo con p3–m3. Por último, no había material catalogado como tipo de *P. trivius*, pero se pudo reconocer como un sintipo el espécimen MACN A 324, un fragmento mandibular derecho con p2–m2.
2. Confirmar las sinonimias propuestas por Sinclair (1909) de *P. absis* y *P. teres* como sinónimos de *P. moyani*.
3. Sinonimizar las especies *P. naevius* y *P. trivius* con *P. moyani*.
4. Reconocer el lote MLP 12-2915a como sintipos de *Propachyruchos depressus* y, a su vez, reconocerlos como *Pachyrukhos*; sin embargo, al no poder asignarlos a una de las dos especies reconocidas, se considera *Pr. depressus* como *nomen dubium*.
5. Reconocer el lote MLP 12-3160 como sintipos de *Propachyruchos medianus* y reconocerlos como *Pachyrukhos* sp. 1. Sin embargo, por lo escaso del material y la

ausencia de una definición formal de la posible nueva especie de *Pachyrukhos*, se considera *P. medianus* como *nomen dubium*.

6. Reconocer a *Pachyrukhos moyani* como la única especie de *Pachyrukhos* presente en las EMS Santacrucense y Colloncurense (Mioceno Temprano–Medio) de las provincias de Santa Cruz, Río Negro y Neuquén. Se amplía la diagnosis, la distribución geográfica y el biocrón de la especie, y se dan a conocer ejemplares inéditos.

7. Reconocer a *Pachyrukhos politus* como una especie válida y la más antigua del género, hallándose en sedimentos de la EMS Colhuehuapense (Mioceno Temprano) de la provincia de Chubut.

8. Proponer la posible existencia de una tercera especie de *Pachyrukhos*, *Pachyrukhos* sp. 1, a partir de nueve ejemplares (MLP 74-II-1-12, MLP 91-IX-4-27a–d, MLP 92-V-10-117x, MLP 92-V-10-119p, ar y MLP 92-XI-18-30b) de la Formación Collón Curá, de tres localidades de Neuquén y Río Negro. La morfología de los dientes es similar a la de *P. moyani*, pero la serie premolar inferior es significativamente más larga.

9. Dar a conocer una gran cantidad de especímenes inéditos de *Pachyrukhos*, provenientes de sedimentos del Mioceno Temprano–Medio (EMS Colhuehuapense, Santacrucense, Colloncurense), que no pueden determinarse a nivel específico por no contar con el p2, diente en el cual reside la diferencia entre *P. moyani* y *P. politus*.

5.15.- GÉNERO *PROSOTHERIUM* Ameghino, 1897

1897 *Prosotherium* Ameghino: 426 (descripción original).

1945 *Propachyrucos* (*partim, non* Ameghino): Simpson: 551, fig. 1, láminas 1–2.

1952 *Propachyrucos* (*partim, non* Ameghino): Chaffee: 524.

2015 *Propachyrucos* (*partim, non* Ameghino): Cerdeño y Reguero: 9, fig. 8A–H.

Especie tipo: *Prosotherium garzoni* Ameghino, 1897.

Especies incluidas: La especie tipo solamente.

5.15.1.- Diagnósis enmendada (a partir de Reguero, 1999): Alrededor de 20–30% más grande que *Propachyrucos*, *Pachyrukhos*, *Paedotherium* y *Tremacyllus*. Ligeramente más pequeña que *Medistylus*. Adultos sin I2–C/i3–p1, generando un gran diastema (entre I1–P1/i2–p2), con los dientes deciduos DI2–DC/di3–dp1 sin reemplazo. Proceso descendente del maxilar corto y robusto, dirigido anteriormente, lateral al foramen infraorbital, en contraste con el proceso agudo y largo en *Pachyrukhos*, *Paedotherium* y *Tremacyllus*, muy reducido en *Medistylus* y ausente en Hegetotheriinae. Premolares superiores con pliegue del paracono y surco parastilar desarrollados, pero variables. Molares superiores con un profundo surco lingual como en *Medistylus*, pero se diferencia de este género por la ausencia de mesostilo. Rama horizontal de la mandíbula más alta que en *Propachyrucos*, *Pachyrukhos*, *Tremacyllus* y *Paedotherium*, similar a *Hegetotherium*, *Hemihegetotherium torresi* y *Hemihegetotherium tantillum*, y más baja que en *Hemihegetotherium achataleptum* y *Hemihegetotherium trilobus*. Presencia de dos forámenes mentonianos: el anterior debajo del canino y el posterior debajo del p3 o p4,

precedido por un surco largo que puede presentar múltiples forámenes y alcanza el nivel del p2 o p1. Proporción i2/i1 alrededor de 2/3 y el i2 menos desarrollado que en *Propachyrucos*, pero similar a las otras especies de Hegetotheriidae. Segundo premolar inferior con trigónido redondeado, más grande que el talónido; p3–4 con trigónido más angular y, usualmente, más grande que el talónido.

5.15.2.- Consideraciones generales

Ameghino (1887) describió *Prosotherium* a partir de unos restos cráneo-mandibulares, los cuales le sirvieron para establecer que la fórmula dental del género era $1I/0C/4P/3M$ y $2i?/0c/4p/3m$. El signo de interrogación reflejaba la duda de que el tercer incisivo estuviera ausente, debido a la preservación de la mandíbula. La principal característica para diferenciar este género fue el profundo surco lingual en los molares superiores, mientras que los molares inferiores eran comparables a los de *Pachyrukhos*. Ameghino (1887) describió tres especies de *Prosotherium*: *Pt. garzoni*, *Pt. triangulidens* y *Pt. robustum*. Posteriormente, Ameghino (1901) describió una cuarta especie, *Pt. quartum*, a partir de un único fragmento mandibular en el que estaba presente el p1.

Loomis (1914) estudió la fauna de Cabeza Blanca (Formación Sarmiento, provincia de Chubut) y reportó varios especímenes de *Prosotherium*, actualmente alojados en el ACM. Años después, Chaffee (1952) describió un único espécimen de *Prosotherium* de la fauna de Scarritt Pocket (provincia de Chubut), conservado en el AMNH. Tanto Loomis (1914) como Chaffee (1952) y también Simpson (1945b) propusieron que *Prosotherium* y *Propachyrucos* podrían ser sinónimos, ya que la diferencia entre ellos entraría en la variación intraespecífica, pero continuaron describiendo a ambos géneros por separado. Más recientemente, Reguero (1999) concluyó que ambos géneros eran válidos, pero estableció varias sinonimias específicas

tanto dentro de cada género como entre ellos (ver secciones 5.16 y 5.17). Sin embargo, puesto que el trabajo de Reguero (1999) es una tesis doctoral inédita, las acciones nomenclaturales propuestas no se encuentran disponibles (CINZ, 1999: art. 8 y 11) y se discuten en esta tesis.

5.16.- *PROSOTHERIUM GARZONI* Ameghino, 1897

1897 *Prosotherium garzoni* Ameghino: 426 (descripción original), fig. 12.

1897 *Prosotherium triangulidens* Ameghino: 427 (descripción original), INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

1897 *Prosotherium robustum* Ameghino: 427 (descripción original), INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

1901 *Prosotherium quartum* Ameghino: 371 (descripción original), INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

1945 *Propachyrucos ameghinorum* Simpson: 551 (descripción original), fig. 1 y lámina 1–2, INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

1952 *Propachyrucos simpsoni* Chaffee: 524 (descripción original), lámina 17, figs. 1–2, INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

2015 *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi* Cerdeño and Reguero: fig. 8A–H, INTERPRETADO AQUÍ COMO SINÓNIMO.

Lectotipo: MACN A 52-455, fragmento de cráneo con ambos I1, P1–2 derechos y P1–3, M1–3 izquierdos (Fig. 15A–B). Este espécimen fue propuesto informalmente como lectotipo por Patterson (1952) y Reguero (1999).

Paralectotipo: MACN A 52-456, fragmento mandibular izquierdo con p2–4 y m2–3 (Fig. 15C–F).

Procedencia geográfica: Posiblemente, Cabeza Blanca, provincia de Chubut.

Procedencia estratigráfica: Formación Sarmiento. Oligoceno Tardío, EMS Deseadense.

Especímenes referidos en esta tesis: Se refieren 37 especímenes. ACM 3083: fragmento de maxilar izquierdo juvenil con alvéolo de P1, DP2–4 y M1–3. ACM 3187: fragmento mandibular derecho con p4–m3. ACM 3730: cráneo bastante completo con I1 y P1–M3 derechos e izquierdos. ACM 3731: cráneo casi completo con ambos I1, P1–M3, asociado a una mandíbula casi completa con ambos i1, p2–m3 y con alvéolos de ambos i2 y dp1. AMNH 14154: paladar con P1–M3 derechos y P2–3, M1–3 izquierdos, asociados con un fragmento mandibular izquierdo con p3–m1. AMNH 29574 (holotipo de *Propachyrucos ameghinorum*, ver sección 5.16.2.5): esqueleto casi completo. AMNH 29604 (holotipo de *Propachyrucos simpsoni*, ver sección 5.16.2.6): fragmento mandibular con las series i1–m3, con alvéolos de di3–dc–dp1. MACN A 52-457: fragmento de cráneo con P4–M3 derechos, asociado con un fragmento mandibular con ambos p3–m3. MACN A 52-458: fragmento de maxilar izquierdo con P2–4. MACN A 52-459: fragmento mandibular izquierdo con p2–m3. MACN A 52-460: fragmento mandibular derecho con p3–m3. MACN A 52-461: fragmento mandibular con i1–2, alvéolos de di3–dc–dp1 y p2 izquierdos, i2, alvéolos de dc–dp1, p2–m2 derechos (ambos p2 sin desgaste y el derecho aún sin eclosionar). MACN A 52-462 (holotipo de *Prosotherium quartum*, ver sección 5.16.2.4): fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de i1–2 y di3–dc–dp1, y p2–3, con el p2 roto dentro del alvéolo. MACN A 52-463: fragmento mandibular derecho con m1–3. MACN A 52-464 (holotipo de *Prosotherium triangulidens*, ver sección 5.16.2.3): fragmento de maxilar izquierdo con P1–M3. MACN A 52-465 (holotipo de *Prosotherium robustum*, ver sección 5.16.2.2): fragmento de maxilar derecho con P1–M3. MACN A 52-466: fragmento mandibular izquierdo con m3. MACN A 52-468: fragmento maxilar izquierdo con P2–M1. MCNAM-PV 3960: fragmento mandibular derecho con p3–m2.

MCNAM-PV 3962: fragmento mandibular izquierdo con m1–3. MCNAM-PV 3964: fragmento mandibular derecho con p2–m3 (m1 roto). MCNAM-PV 4189: fragmento maxilar izquierdo con P4–M3. MCNAM-PV 4190: fragmento mandibular derecho con p2–4. MCNAM-PV 4191: posible m1 izquierdo. MCNAM-PV 4223: fragmento mandibular izquierdo con p2. MCNAM-PV 4642: m3 derecho. MCNAM-PV 4644: p3 izquierdo. MCNAM-PV 4654: fragmento mandibular izquierdo con M1–2. MCNAM-PV 4711: fragmento mandibular derecho con p2–4. MCNAM-PV 4793: fragmento mandibular derecho con p3–m2. MCNAM-PV 4805: p4 o m1 izquierdo. MLP 79-XII-18-38: fragmento maxilar izquierdo con P1–2. MLP 93-XI-21-54g: M1 o M2 derecho. MPEF-PV 5753: fragmento mandibular con sínfisis y alvéolos de ambos i1–2 y dp1, con p2–m3 derechos y p2 izquierdo. MPEF-PV 5754: fragmento mandibular izquierdo con p2–4. MPEF-PV 5755: fragmento mandibular derecho con p2–4. MPEF-PV 5761: lote conteniendo nueve dientes aislados: probable P4 derecho, dos M1 o M2 derechos, tres p3 o p4 derechos y tres m1 o m2 derechos.

Procedencia geográfica: Cabeza Blanca (Chubut): ACM 3083, ACM 3187, ACM 3730, ACM 3731, AMNH 14154, MACN A 52-457, MACN A 52-458, MACN A 52-459, MACN A 53-460, MACN A 52-461, MACN A 52-462, MACN A 52-463, MACN A 52-464, MACN A 52-465, MACN A 52-466, MACN A 52-468, MPEF-PV 5753, MPEF-PV 5754, MPEF-PV 5755, MPEF-PV 5761. **Las Cascadas (Chubut):** MLP 93-XI-21-54g. **Quebrada Fiera (Mendoza):** MCNAM-PV 3960, MCNAM-PV 3962, MCNAM-PV 3964, MCNAM-PV 4189, MCNAM-PV 4190, MCNAM-PV 4191, MCNAM-PV 4223, MCNAM-PV 4642, MCNAM-PV 4644, MCNAM-PV 4654, MCNAM-PV 4711, MCNAM-PV 4793, MCNAM-PV 4805, MLP 79-XII-18-38. **Scarritt Pocket (Chubut):** AMNH 29574, AMNH 29604.

Procedencia estratigráfica: Formaciones Agua de la Piedra y Sarmiento. Oligoceno Tardío. EMS Deseadense.

5.16.1.- Diagnósis: Igual a la del género por monotipia.

5.16.2.- Antecedentes y observaciones

Cuando Ameghino (1897) definió el género *Prosotherium*, diferenció tres especies por el tamaño y la morfología de los premolares superiores. Posteriormente, definió una cuarta especie, *Pt. quartum*, por la presencia del p1 (Ameghino, 1901). Loomis (1914), a partir de los restos colectados en su expedición a las provincias de Chubut y Santa Cruz, concluyó que la diferencia de tamaño entre *Pt. triangulidens* y *Pt. robustum* no era suficiente para distinguir las y las sinonimizó, con prioridad de nombre para *Pt. triangulidens*. Por otro lado, halló especímenes morfológicamente similares a *Pt. garzoni* que presentaban el p1, por lo que no encontró justificación para separar a *Pt. quartum* y la sinonimizó con *Pt. garzoni*.

Posteriormente, Reguero (1999), en su tesis doctoral, reconoció las sinonimias realizadas por Loomis (1914) y, además, propuso la de *Pt. triangulidens* con *Pt. garzoni*, quedando esta última como única especie válida del género. Además, concluyó que dos especies descritas en el género *Propachyrucos*, *Pr. ameghinorum* y *Pr. simpsoni*, ambas de Scarritt Pocket (provincia de Chubut; Simpson, 1945b; Chaffee, 1952) también eran sinónimos de *Pt. garzoni*.

A continuación, se comenta y discute cada una de las especies de *Prosotherium* sinonimizadas con *Pt. garzoni*.

5.16.2.1.- *Prosotherium garzoni* Ameghino, 1897

Ameghino (1897: fig. 12) definió esta especie a partir de un fragmento de cráneo, con las dos series I1–M3, y una mandíbula, ilustrando solo el primero. El material catalogado como tipo, MACN A 52-455, es un fragmento de cráneo que posee la serie izquierda completa (excepto el P4) y el I1 derecho, y los P1–2 derechos están en un fragmento separado. A pesar de ello, coincide con el esquema publicado y se asume que el ejemplar se rompió posteriormente. Este espécimen fue designado informalmente como lectotipo por Patterson (1952) y Reguero (1999), con lo que se concuerda en esta tesis, habiendo propuesto ya su designación formal (Seoane *et al.*, 2019). Asimismo, Patterson (1952) y Reguero (1999) consideraron el fragmento mandibular MACN A 52-456 como paralectotipo, interpretación confirmada en esta tesis (Seoane *et al.*, 2019), a partir de la coincidencia de la medida de la serie p2–m3 con la indicada por Ameghino (1897).

Ameghino (1897) caracterizó esta especie por tener los I1 muy anchos, el P1 con cara lingual cóncava, premolares superiores con un surco mesiolabial (parastilar) y la corona comprimida lateralmente y un profundo surco lingual en los molares superiores, junto con un gran diastema superior e inferior (Fig. II.15A–B). El estudio de este espécimen, junto con el paralectotipo, permitió reconocer los caracteres mencionados por Ameghino, además de la presencia de la banda central de esmalte, que indica que este ejemplar no tenía un desgaste avanzado.

5.16.2.2.- *Prosotherium triangulidens* Ameghino, 1897

Ameghino (1897) caracterizó esta especie, teniendo en cuenta solo la dentición superior, por ser más robusta que *Pt. garzoni*, con los premolares menos comprimidos lateralmente, de contorno triangular e implantados casi transversalmente, con la cara

labial convexa y sin surco parastilar. El material catalogado como tipo, MACN A 52-464 (Fig. II.15G–H), es un fragmento de paladar que posee la serie P1–M3 izquierda, con los dientes fragmentados a distintos niveles. No fue ilustrado por Ameghino, pero la descripción original coincide con el espécimen, con lo cual se confirma como el holotipo de *Pt. triangulidens*.

Loomis (1914) realizó varias expediciones a la Formación Sarmiento aflorante en Santa Cruz y Chubut y halló varios especímenes de *Prosotherium*, actualmente alojados en el ACM. El estudio de estos materiales le permitió reconocer a *Pt. triangulidens* como una especie válida, basado solamente en una diferencia de talla del 12% con respecto a *Pt. garzoni*. Posteriormente, Reguero (1999) estudió estos especímenes y concluyó que una diferencia de 12% en la talla no era suficiente para distinguir dos especies, por lo que propuso la sinonimia entre *Pt. triangulidens* y *Pt. garzoni*, con prioridad de nombre para la última.

La revisión del material tipo permite reconocer los mismos caracteres presentes en *Pt. garzoni*, con la excepción del surco parastilar en los premolares. Sin embargo, MACN A 52-464 posee casi todos los dientes rotos a nivel alveolar y esto puede modificar u ocultar rasgos que varían a lo largo de la ontogenia, como los surcos, la forma de la corona y el tamaño del diente, documentado en otras especies de hegetotéridos (Sostillo *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018) o en mesotéridos (Billet *et al.*, 2008; Cerdeño y Schmidt, 2013, Gomes Rodrigues *et al.*, 2017).

Teniendo en cuenta que los rasgos morfológicos no son suficientes para diferenciar esta especie de *Pt. garzoni*, se llevó a cabo un análisis estadístico para evaluar si existe una diferencia significativa en el tamaño de estos especímenes (ver sección 5.16.2.8 e Información Suplementaria II.4). No se halló una diferencia significativa, lo

que apoya la interpretación tomada por Reguero (1999) y seguida en esta tesis, considerando a *Pt. triangulidens* como sinónimo de *Pt. garzoni* (Seoane *et al.*, 2019).

5.16.2.3.- *Prosotherium robustum* Ameghino, 1897

Ameghino (1897) diferenció esta especie, a partir de la dentición superior, por tener una talla más robusta que *Pt. garzoni* y *Pt. triangulidens*, con el P1 rectangular, surcado lingualmente, y por la ausencia del surco parastilar en los premolares.

El material tipo asignado a esta especie, MACN A 52-465, es un fragmento de maxilar izquierdo con la serie P1–M3. Ameghino (1897) no aportó ilustraciones, pero MACN A 52-465 coincide con su descripción original, con lo que se confirma como el holotipo de *Pt. robustum*. El estudio de este ejemplar permitió reconocer que la cara lingual del P1 es cóncava y que el surco parastilar está presente en los premolares (Fig. II.15I–J), aunque más someros que en *Pt. garzoni* MACN A 52-455. En otros especímenes referidos a *Prosotherium*, se pudo observar esta variabilidad en el surco parastilar de los premolares: ACM 3731 y MACN A 52-458 carecen de surco, mientras que ACM 3730 y MACN A 52-468 poseen el surco parastilar en P2–3 apenas marcado. Esto permite interpretar que la variación observada en este grupo de especímenes se debe a variabilidad intraespecífica.

Loomis (1914) observó que la única diferencia entre *Pt. robustum* y *Pt. triangulidens* era el tamaño, siendo la primera solo un 5% más grande; interpretó que esta diferencia en la talla era insuficiente para separar dos especies y que representaba una variabilidad intraespecífica. Reguero (1999) reafirmó la interpretación de Loomis (1914), considerando ambas especies como sinónimos. El estudio de MACN A 52-465 y su comparación con los restantes especímenes de *Prosotherium*, permitió reconocer los mismos caracteres diagnósticos de *Pt. garzoni*, con la variabilidad intraespecífica del

surco parastilar y de la talla. El análisis estadístico descartó diferencias significativas entre estas tres especies (ver sección 5.16.2.8), apoyando las propuestas previas de sinonimia (Seoane *et al.*, 2019).

5.16.2.4.- *Prosotherium quartum* Ameghino, 1901

Ameghino (1901) describió *Pt. quartum* basado en un fragmento mandibular sin dientes, pero caracterizado por la presencia del alvéolo del p1, y en dientes superiores que presentaban un surco labial.

El material inventariado como tipo, MACN A 52-462, está erróneamente etiquetado como MACN A 52-467 (número que corresponde a un M1 o M2 de *Pt. triangulidens*). MACN A 52-462 (Fig. II.15K–N) incluye el fragmento mandibular descrito por Ameghino (1901), pero no se conservan los dientes superiores incluidos en el trabajo original, por lo que se consideran perdidos. Patterson (1952) designó informalmente a MACN A 52-462 como lectotipo de *Pt. quartum*, postura que se sigue en esta tesis (Seoane *et al.*, 2019).

Loomis (1914) concluyó que la presencia del p1 no era motivo suficiente para separar *Pt. quartum* de *Pt. garzoni*, ya que halló varios especímenes de *Pt. garzoni* con el p1 preservado, pero terminó sinonimizándolo *Pt. quartum* con *Pt. triangulidens* por su similitud en la talla. Posteriormente, Reguero (1999) reconoció la presencia del p1 en *Pt. garzoni* y validó la sinonimia propuesta por Loomis (1914), pero a su vez sinonimizó *Pt. triangulidens* con *Pt. garzoni* (ver sección 5.16.2.2). Por otro lado, no se encontró una diferencia en la talla, ya que la dimensión del alvéolo del p2 en MACN A 52-462 es similar a las medidas de ese diente en la muestra de *Pt. garzoni* (Tabla II.5). Por todo lo expuesto anteriormente, en esta tesis se comparte la propuesta realizada por estos autores y se considera a *Pt. quartum* sinónimo de *Pt. garzoni* (Seoane *et al.*, 2019). Lo que no se

comparte es la interpretación del primer premolar de MACN A 52-462 como p1, sino como dp1 y se sugiere que este diente, junto con los di3 y dc, se perdería en el transcurso de la ontogenia.

Esta hipótesis se deduce del conjunto de los materiales referidos a *Pt. garzoni*. Por ejemplo, el ejemplar MACN A 52-461 (Fig. II.16A–B) representa un estadio ontogenético temprano, ya que presenta los p2 sin desgaste dentro de los alvéolos y el p3 con poco desgaste, reteniendo una pequeña fosétida y un surco posterolingual; además, preserva tres pequeños alvéolos entre el i2 y el p2, que se interpretan como pertenecientes a di3, dc y dp1 (Reguero, 1999 interpretó así estos tres dientes, pero consideró los p3-4 también como dientes deciduos). El lectotipo de *Pt. quartum*, MACN A 52-462, representa un estadio ontogenético posterior, en el que los alvéolos de los di3–dc se están cerrando por reabsorción, pero el del dp1 aún no comenzó a reabsorberse (Fig. II.15K–N); el p2 está roto dentro del alvéolo y no se puede inferir el grado de erupción. Los especímenes ACM 3731 (Fig. II.16C–D) y MPEF-PV 5753 (Fig. II.16E–F) representan el estadio ontogenético siguiente, en el cual no hay vestigio alguno del alvéolo del dc (aunque la región no está bien preservada), está presente el alvéolo del dp1 y el p2 tiene desgaste. El siguiente estadio ontogenético está representado por MACN A 52-459 y MPEF-PV 5755 (Fig. II.16G–H), en los que el alvéolo del dp1 se está cerrando por reabsorción. El paralectotipo de *Pt. garzoni*, MACN A 52-456 (Fig. II.15E–F), sería un estadio ontogenético más avanzado, donde ya no hay evidencia del alvéolo del dp1.

Por otro lado, la condición observada en MACN A 52-461, con p2 en erupción y p3 con desgaste menor que p4, permite inferir que la secuencia de erupción en *Prosotherium* es en sentido posterior a anterior, igual a la establecida para *Paedotherium* y contraria a la propuesta para *Tremacyllus* (Cerdeño *et al.*, 2017; Sostillo *et al.*, 2018), aunque Vera y Ercoli (2018) establecieron lo contrario para un espécimen de *Tremacyllus*.

5.16.2.5.- *Propachyrucos ameghinorum* Simpson, 1945b

Simpson (1945b) describió *Propachyrucos ameghinorum* a partir de un esqueleto casi completo, AMNH 29574. A pesar de indicar que el cráneo era casi igual al de *Prosotherium* (Simpson, 1945b: p. 553), el autor consideró este ejemplar como una especie de *Propachyrucos* por presentar la serie dentaria completa y lo diferenció de *Propachyrucos smithwoodwardi* por presentar una talla más grande. Llamativamente, el autor no comparó este espécimen con el material tipo de *Pt. garzoni* y solamente comparó el postcráneo, superficialmente, con los especímenes de *Prosotherium* colectados por Loomis, aunque no consideró los datos publicados por este autor (Loomis, 1914: p. 70). Reguero (1999) revisó este espécimen y concluyó que el tamaño, la robustez y la presencia de un surco parastilar en los premolares superiores lo diferenciaban de *Propachyrucos smithwoodwardi*, asemejándolo a *Pt. garzoni*, por lo que consideró estas especies sinónimos.

El holotipo de *Pr. ameghinorum*, AMNH 29574, presenta la dentición completa, pero solo están preservados los alvéolos de los I2–3–C, siendo el primero poco más grande que los restantes. Simpson (1945b) consideró que el pequeño I2 era funcional, mientras que los I3–C probablemente se perderían durante la vida del animal, desarrollándose un gran diastema entre el I2 y el P1. Por otro lado, los i3–c–p1, que están preservados, son pequeños, cilíndricos y procumbentes y están separados por un pequeño diastema entre ellos.

Comparado con *Pt. garzoni*, AMNH 29574 comparte la presencia del surco parastilar en los premolares superiores, molares superiores con un profundo surco lingual y dientes anteriores vestigiales separados por un pequeño diastema entre ellos de similar tamaño (Simpson, 1945: fig. 1; Fig. II.16I–J). Estas similitudes permiten reinterpretar los dientes anteriores de *Pr. ameghinorum* como deciduos, siendo: DI2–DI3–DC y di3–dc–

dp1. El P1 tiene la cara lingual cóncava como en los holotipos de *Pt. robustum* y *Pt. triangulidens* (Figs. II.15–16). Los P2–4 tienen un surco somero entre el parastilo y el paracono, como en el holotipo de *Pt. robustum* (Figs. II.15–16). Los i1–2 y di3–dc–dp1 son más procumbentes que los dientes homólogos en *Propachyrucos* (ver sección 5.18). Así también, las dimensiones de las series i1–m3 y p2–m3 en *Pr. ameghinorum* son 53,1 mm y 30,9 mm, respectivamente (Simpson, 1945: tabla 1), más próximas a *Pt. garzoni* ACM 3731 (53 mm y 33,2 mm; Fig. II.16C–D) y MACN A 52-456 (p2–m3 = 30,1 mm; Fig. II.15C–F) que a *Propachyrucos smithwoodwardi* MACN A 52-451 (41 mm y 23,5 mm, respectivamente) (Ameghino, 1897: p. 425; ver sección 5.18.3).

En resumen, la comparación de *Pr. ameghinorum* con *Pt. garzoni* permite reconocer que las características del primero son las mismas que las observadas en especímenes juveniles de *Prosotherium* que aun poseen los di3–dc–dp1. Por este motivo, en esta tesis se sigue el criterio de Reguero (1999) y se considera *Pr. ameghinorum* como sinónimo de *Pt. garzoni* (Seoane *et al.*, 2019). Sin embargo, se debe aclarar que no fue posible observar directamente el holotipo de *Pr. ameghinorum* (AMNH 29574), con lo que no se pudo corroborar la presencia del foramen mentoniano diagnóstico de *Prosotherium* (ver sección 5.16.3), siendo que la presencia de este foramen en AMNH 29574 daría mayor soporte a la sinonimia.

5.16.2.6.- *Propachyrucos simpsoni* Chaffee, 1952

Basado en un fragmento mandibular bastante completo, AMNH 29604, preservando ambas series i1–m3, pero solo los alvéolos de los i3–c–p1, Chaffee (1952: lámina 17, figs. 1–2) describió *Propachyrucos simpsoni* proveniente de Scarritt Pocket (provincia de Chubut), la misma localidad tipo de *Propachyrucos ameghinorum*. Además, asignó como *Propachyrucos cf. Pr. simpsoni* un fragmento mandibular con

ambos i1–2, p1, dp2–4 y m1 (AMNH 29620). Por el hecho de tener la dentición completa, Chaffee (1952) incluyó AMNH 29604 dentro de *Propachyrucos*, diferenciándolo de *Pr. smithwoodwardi* por tener los c–p1 reducidos y de *Pr. ameghinorum* por tener los lóbulos anteriores de los p3–4 más grandes que los posteriores. Reguero (1999) analizó este ejemplar y concluyó que los caracteres que utilizó Chaffee (1952) para diferenciar la especie son indiferenciables de los de *Pt. garzoni*, ya que la reducción de i3–c–p1, los lóbulos anteriores de los p3–4 mayores que los posteriores, la talla y la robustez caracterizan a esta especie. Por tal motivo, Reguero (1999) consideró *Pr. simpsoni* como sinónimo de *Pt. garzoni*.

El estudio del holotipo AMNH 29604, mediante un calco del original, permite reconocer que las características mencionadas por Chaffee (1952) y Reguero (1999) son compartidas con *Pt. garzoni*: robustez del dentario, i1–2 procumbentes, alveolos reducidos de di3–dc–dp1 (reinterpretados como tales), trigónidos de los p3–4 mayores a los talónidos (Fig. II.16K–L; Tabla 5). Por otro lado, *Pr. smithwoodwardi* posee los i1–2 menos procumbentes y la diferencia de tamaño no es muy marcada, los i3–c–p1 no están reducidos y los trigónidos de los p3–4 son de tamaño similar (ver sección 5.18.3). En cuanto a la talla, las dimensiones de las series i1–m3 y p2–m3 en *Pr. simpsoni* son 53 mm y 32,1 mm, respectivamente, siendo en *Pt. garzoni* ACM 3731, 53 mm y 33,2 mm, respectivamente y en MACN A 52-456, 30,1 mm para p2–m3.

La reinterpretación de los alveolos de AMNH 29604 como pertenecientes a di3–dc–dp1, como en el caso de *Pr. ameghinorum* se suma a las otras características mencionadas compartidas entre *Pr. simpsoni* y *Pt. garzoni* y, a su vez, es congruente con la presencia de un remanente de esmalte central en la cara oclusal de los demás dientes (Chaffee, 1952: lámina 17, figs. 1–2), indicando un estadio juvenil. De acuerdo con lo

expuesto, en esta tesis se sigue el criterio de Reguero (1999) y se considera a *Pr. simpsoni* sinónimo de *Pt. garzoni* (Seoane *et al.*, 2019).

En cuanto al espécimen AMNH 29620, la interpretación sobre los dp2–4 llevada a cabo por Chaffee (1952) genera dudas, dado que los describió como dientes altos (profundos en la mandíbula, casi alcanzando el borde ventral), sin raíces o signo de los dientes permanentes debajo. Además, el supuesto dp2 (Chaffee, 1952: fig. 4) no posee una morfología de p2, ya que el trigónido tendría que ser más largo, el ectofléxido más somero y la cara lingual más plana (ver sección 5.18.3 para comparar con el p2 de *Propachyrucos smithwoodwardi*). Por otro lado, el autor describió el p1 definitivo como bilobulado, con el trigónido más corto que el talónido, pero en realidad, esto podría corresponder a un p2 o p3 y no a un p1, ya que en Hegetotheriidae el p1 es subelíptico (ver sección 5.17.2 y Kramarz y Bond, 2017). La ilustración que el autor refiere como los dp2–4–m1 es más compatible con la serie p4–m3, en la cual el m2 apenas está gastado y el m3 se encuentra en erupción y el supuesto p1 sería un p3. No obstante, como no se pudo observar el ejemplar directamente sin poder corroborar la posición relativa de los dientes preservados en la mandíbula ni con respecto al supuesto p1, las conclusiones de *Pr. simpsoni* se basan en el holotipo AMNH 29604, considerando que AMNH 29620 habría sido descrito erróneamente.

5.16.2.7.- *Propachyrucos* confer *Pr. smithwoodwardi*

En el estudio sobre los Hegetotheriidae de la Formación Agua de la Piedra (Quebrada Fiera, provincia de Mendoza), Cerdeño y Reguero (2015: fig. 8A–H) identificaron un grupo de especímenes como *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi*. Los autores justificaron la asignación taxonómica indicando el menor grado de desarrollo del pliegue del paracono en los molares superiores, con respecto a *Pt. garzoni*. También

refirieron varios fragmentos mandibulares con premolares de trigónidos largos, más o menos redondeados labialmente, y talónidos cortos y triangulares, y m1–2 con trigónidos triangulares y talónidos triangulares-trapezoidales. A pesar de que los autores no compararon directamente con el material tipo de *Pt. garzoni*, encontraron que la muestra de Quebrada Fiera presentaba algunas características más similares a dicha especie y otras características más similares a *Pr. smithwoodwardi*. Sin embargo, postularon que las variaciones halladas no eran suficientes para reconocer dos taxones de Pachyrukhinae con certeza.

La revisión del material confirma que corresponde a un único taxón, pero también reveló que la dentición superior coincide con la de *Pt. garzoni*, mientras que la dentición superior es desconocida en *Pr. smithwoodwardi* (ver sección 5.18.3); por lo tanto, en esta tesis se considera que todos los especímenes de Quebrada Fiera referidos como *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi* pertenecen a *Prosotherium garzoni* (Seoane *et al.*, 2019).

5.16.2.8.- Análisis estadístico

De igual manera que con *Hegetotherium* y *Pachyrukhos*, se realizó un estudio estadístico mediante el software PAST3, a fin de analizar si existen diferencias significativas en el tamaño de las distintas especies sinonimizadas con *Pt. garzoni*, incluyendo *Propachyrucos smithwoodwardi* y *Propachyrucos aequilatus* (ver sección 5.17.2 en referencia a *Pr. aequilatus*). Siguiendo la misma metodología (Croft *et al.*, 2016), se analizó el DMD de cada diente, excepto del m3. Se tuvieron en cuenta todas las medidas obtenidas directamente (Tablas II.4–5), así como las de Simpson (1945b: tabla 1).

Los análisis revelaron que *Propachyrucos smithwoodwardi* es significativamente diferente de *Pr. ameghinorum*, *Pr. simpsoni* y *Pt. garzoni* en todos los dientes (p2 a m2) (Información Suplementaria II.4). Asimismo, cuando se compara la longitud de las series i1–m3 y p2–m3, *Pr. smithwoodwardi* es significativamente menor (cerca del 20%) que las otras tres especies, las cuales tienen valores muy similares (ver valores absolutos en secciones 5.16.2.5 y 5.16.2.6).

Por otro lado, el análisis mostró que *Pr. ameghinorum* es significativamente diferente de *Pr. simpsoni* en el p2 y significativamente diferente de *Pt. garzoni* en los m1 y m2 (Información Suplementaria II.4). Considerando que las diferencias entre *Pr. simpsoni* y *Pt. garzoni* no son significativas, los análisis estadísticos apoyan la sinonimia de *Pr. ameghinorum* y *Pr. simpsoni* con *Pt. garzoni*, estando separadas de *Pr. smithwoodwardi*.

5.16.3.- Descripción

Solo se conocen tres cráneos, relativamente completos, asignados a *Prosotherium*. Dos de ellos son ACM 3730, asignado a *Pt. triangulidens*, y ACM 3731, asignado a *Pt. garzoni*, los cuales fueron brevemente descritos; el primero fue esquematizado y del segundo solo se ilustró la dentición superior (Loomis, 1914: fig. 41 y 30, respectivamente). El tercer cráneo, AMNH 29574, asignado a *Pr. ameghinorum*, fue descrito muy someramente y esquematizada solo la dentición superior; aunque hay una imagen del animal completo montado, esta carece de detalle para observar las características del cráneo (Simpson, 1945b: fig. 1; lámina 1). Dado que no se pudieron visitar las colecciones extranjeras donde se encuentran alojados estos especímenes, la descripción del cráneo se hace a partir de la bibliografía y las fotografías originales de

ACM 3731, pero las mismas no son suficientes para realizar una buena descripción, debido a la mala preservación del espécimen.

Cráneo. En cuanto a la conformación general, es muy similar a lo descrito en *Hegetotherium*, ya que en vista dorsal la región rostral se agudiza ligeramente, con la narina en posición terminal y, desde el borde anterior de las órbitas, el cráneo se expande notoriamente por el desarrollo de los arcos cigomáticos, manteniendo su amplitud relativamente constante, estrechándose hacia el borde posterior de la fenestra temporal (Loomis, 1914: fig. 41; Fig. II.17A). En vista lateral, el rostro es alto y relativamente más corto que la región postorbital, siendo su perfil dorsal ligeramente convexo, con su punto más alto en el techo craneano (Simpson, 1945b: lámina 1).

Mandíbula. La sínfisis es procumbente, estrecha y su borde posterior llega, en general, hasta el borde anterior del p2, aunque en algunos casos alcanza la mitad del p2. La rama mandibular es robusta y alta, teniendo una altura labial entre los m2–3 de 21,9 mm en MACN A 52-456. En vista lateral, la altura de la rama mandibular disminuye desde el p2 hacia delante, donde se vuelve procumbente, y aumenta gradualmente hacia atrás (Fig. II.17B). Posee dos forámenes mentonianos y aunque la posición puede variar levemente, en general, hay uno debajo del dp1 y otro bajo la parte distal del p4, y este último está precedido por un surco que puede llegar hasta la altura del p2 y conformado por múltiples forámenes más pequeños (Fig. II.17B). La cara medial de la rama mandibular es plana, mientras que la lateral es ligeramente convexa. En vista ventral, el borde inferior es convexo.

La única mandíbula que preservó el proceso angular es ACM 3731, pero no preservó el proceso coronoides ni el cóndilo. Estos están presentes en el holotipo de *Pr. ameghinorum* AMNH 29574, pero no se revisó y Simpson (1945b) no describió la mandíbula. Sin embargo, en MACN A 52-456, se puede ver que lateralmente y en

posición ventral, al nivel de la cara distal del m3, comienza la cresta masetérica, la cual se extiende por el proceso angular y, en ACM 3731, se ve que llega hasta la hilera dentaria (Fig. II.17C).

Dentición superior. La dentición de *Pt. garzoni* es euhipsodonta, como en *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* (Mones, 1982; Koenigswald, 2011). En especímenes juveniles, se puede observar que los dientes deciduos DI2–DI3–DC estaban presentes, pero no se reemplazan por los definitivos, siendo que los I2–3–C están ausentes (ver sección 5.16.2.4). Los P2–M3 se encuentran imbricados, ya que el extremo anterolabial solapa labialmente el extremo posterolabial del diente precedente (Fig. II.15). Los premolares que no poseen desgaste presentan un cóngulo posterior y, con poco desgaste, se forman fosetas centrales, las cuales conforme sigue el desgaste van cerrándose, primero dejando una banda central de esmalte y finalmente desapareciendo (Fig. II.17D). Los premolares y molares presentan el esmalte continuo, aunque suele adelgazarse en sus extremos mesial y distal.

El primer par de incisivos es prognato, está hipertrofiado, curvado lateral y labiolingualmente, con la cara oclusal más expandida labiolingualmente que en *Hegetotherium* y *Pachyrukhos*. El esmalte está presente en las caras labial y lingual, pero está más desarrollado en la primera, solo interrumpido en las caras mesial y distal. Se encuentran implantados oblicuamente en el premaxilar y, en vista dorsal, ambos I1 convergen en un punto medio (Loomis, 1914; fig. 41).

El primer premolar es más pequeño que el P2 (Tabla II.5). La corona está curvada sobre el P2, con las caras mesial y labial convexas. El contorno de la cara oclusal es triangular a rectangular, con la cara lingual cóncava y la cara distal más ancha que la mesial (Figs. II.15A–B, G–J; II.16I). Loomis (1914: fig. 41) ilustró los P1 con la cara distal surcada, pero se pudo comprobar que en realidad el P1 izquierdo tiene la cara distal

convexa sin surcos y que el derecho está roto en dicha región, simulando la presencia de un surco (Fig. II.17E).

El P2 se diferencia del P1 por su contorno triangular, expandiéndose distalmente y con el ápice en la cara mesial. La cara distal es convexa y el ectolofo recto a levemente convexo, mientras que la cara lingual es plana a ligeramente cóncava (Figs. II.15A–B, G–J; II.16I; II.17E). En MACN A 52-468, este diente no presenta desgaste y se puede observar la presencia de un cingulo en la cara distal que converge posterolingualmente con un surco estrecho y profundo (Fig. II.17D). La presencia del surco parastilar varía intraespecíficamente, siendo notoriamente marcado en algunos especímenes (MACN A 52-455; Fig. II.15A–B), apenas marcado en otros (MACN A 52-465; Fig. II.15I–J) y ausente en otros (MACN A 52-464, ACM 3730–3731; Figs. II.15G–H; II.17E–F).

Los P2–M3 se caracterizan por presentar una implantación ligeramente oblicua en el maxilar, en sentido anterolabial-posterolingual (Figs. II.15A–B, G–J; II.17E). Esta implantación oblicua está acompañada de una imbricación, ya que el extremo mesiolabial solapa, aproximadamente, un cuarto del diente precedente. Hay un progresivo aumento de tamaño desde el P2 al M3, siendo el M1 el diente de mayor tamaño (Tabla II.5). Presentan un ectolofo ondulado con un surco parastilar que puede variar en profundidad y amplitud, principalmente en los premolares. Sinclair (1909) indicó, para *Hegetotherium*, que este surco varía de acuerdo con la edad del individuo y el grado de desgaste sufrido, pero en el caso de *Prosotherium*, se interpreta que la variación es intraespecífica, ya que en especímenes sin desgaste el surco parastilar está ausente (MACN A 52-468), mientras está presente en especímenes con mayor desgaste (MACN A 52-455). Cuando el desgaste es moderado, la superficie oclusal presenta una banda central de esmalte, considerada por Cerdeño y Reguero (2015), Seoane y Cerdeño (2019) y Seoane *et al.* (2019) como un remanente de la foseta central existente entre las cúspides

dentales que están diferenciadas en el diente en germen o apenas gastado (Figs. II.15; II.17D).

Los P3–4 no son molariformes, ya que poseen una morfología distinta a los molares. Poseen un contorno subtriangular, dado por las caras labial y lingual relativamente rectas, la amplitud de la cara distal y la agudización de la cara mesial (Figs. II.15A–B, G–J; II.16I; II.17D–E). La cara lingual es plana a ligeramente cóncava y, en especímenes que no tienen desgaste, se puede observar un surco posterolingual estrecho y profundo, el cual se hace más somero conforme avanza el desgaste hasta desaparecer (Fig. II.17D). Adicionalmente, el desgaste produce la formación de una foseta central (Fig. II.17D), la cual se va cerrando, dando lugar a la banda central de esmalte, desapareciendo finalmente en especímenes con mayor desgaste (Fig. II.15G–H). La cara distal, en general, es plana, siendo convexa en ACM 3730–3731 (Loomis, 1914: figs. 30 y 41; Fig. II.17E–F).

Los M1–3 presentan un cambio abrupto en su morfología en comparación con los premolares. Son bilobulados por un profundo surco lingual que alcanza la mitad labiolingual del diente, pero poseen un contorno general rectangular (Figs. II.15A–B, G–J; II.16I; II.17D–F). El tamaño varía, siendo que en algunos especímenes el M1 es el más grande, mientras que en otros es el M3 (Tabla II.5). El ectolofo es ondulado y presenta el parastilo proyectado mesiolabialmente, delimitado por un surco parastilar apenas marcado. El primer lóbulo es más corto que el posterior y tiene una morfología rectangular, con su eje mayor ubicado labiolingualmente. El lóbulo posterior es cuadrangular, siendo más largo que el anterior en sentido mesiodistal. La cara mesial es plana e inclinada en sentido anterolabial-posterolingual; la cara distal es recta, excepto en el M3, donde es convexa (Figs. II.15A–B, G–J; II.16I; II.17E–F).

Dentición inferior. La dentición inferior también es euhipsodonta. Posee la serie decidua completa, pero los $i3-c-p1$ definitivos están ausentes. Los $p3-m3$ se encuentran imbricados, ya que el extremo mesiolingual de un diente solapa el extremo posterolabial del diente precedente (Figs. II.15E–F; II.16A–H, J–L). Con poco o nulo desgaste, presentan surcos y fosétidas, las cuales desaparecen a medida que prosigue el desgaste del diente (Fig. II.16A–B). Los premolares y molares se caracterizan por presentar el esmalte continuo, aunque se adelgaza en sus extremos mesial y distal, pudiendo interrumpirse en algunos especímenes.

Los primeros dos pares de incisivos, los $i1-2$, son fuertemente procumbentes. Como es típico para los hegetotéridos, los $i1$ están expandidos mesiodistalmente y son estrechos labiolingualmente (Fig. II.16A–B, K–L). En vista oclusal, tienen un contorno rectangular y están implantados muy cerca de la horizontal, de forma tal que los extremos mesiales contactan entre sí, pero dichas caras se separan hacia la base del diente. Su cara lingual presenta un surco longitudinal somero y ancho.

Los $i2$ son más pequeños que los $i1$, con una relación $i1/i2$ igual a $2/1$, pero poseen una morfología similar, aunque tienden a expandirse labiolingualmente en su mitad mesial. En vista lateral, se observa que la corona es plana (Fig. II.17B). La superficie oclusal de los $i1-2$ ocluye en conjunto con los $I1$ formando una zona de corte. Reguero (1999) describió que la capa de esmalte de los $i1$ de *Prosotherium* estaba restringida a la cara labial. La observación directa de MACN A 52-461 (único espécimen que preserva los incisivos) permitió reconocer una delgada capa de esmalte en la cara lingual de los $i1-2$.

Los premolares, $p2-4$, tienen una morfología muy similar entre sí, solo variando ligeramente en tamaño (Tabla II.5) y en rasgos menores. Son bilobulados, siendo el ectoflécido estrecho y aumentando su profundidad desde el $p2$ al $p4$. El trigónido es

circular a triangular y más grande que el talónido, el cual tiende a ser triangular (Figs. II.15E–F; II.16A–H, J–L). La relación trigónido/talónido es mayor en el p2 y tiende a 1 hacia el p4, pero el trigónido sigue siendo mayor. La cara lingual es plana a convexa. El espécimen MACN A 52-461 presenta el p2 sin desgaste (en erupción), el p3 con poco desgaste y los p4–m2 con un bastante desgaste. Se observa que el p2, además del ectofléxido, posee dos surcos linguales, uno cerca del extremo mesial y otro en el extremo distal (Fig. II.16A–B). Observando el p3, se puede asumir que, con el desgaste de las cúspides, se delimitan fosétidas centrales, que el surco mesiolingual desaparece rápidamente (o no está presente en el p3) y que el surco distolingual persiste un poco más de tiempo. Posteriormente, desaparecen las fosétidas y el surco distolingual, quedando solo la banda central de esmalte como remanente de las fosétidas centrales, como se puede observar en el p4 (Fig. II.16A–B) (Cerdeño y Reguero, 2015; Seoane y Cerdeño, 2019; Seoane *et al.*, 2019). La observación de MACN A 52-461 permitió establecer el patrón de erupción en sentido posterior-anterior (ver sección 5.16.2.4).

Los m1–2 son similares a los premolares, ya que poseen la cara lingual plana a levemente convexa y son bilobulados, pero ambos lóbulos son triangulares y de tamaño parecido, aunque en gran parte de los especímenes el talónido es algo mayor (Tabla II.5).

El m3 se caracteriza por su morfología trilobulada, ya que además de poseer el ectofléxido entre el trigónido y el talónido, hay otro surco labial en el talónido, más somero, que coincide con un surco en la cara lingual y delimitan un tercer lóbulo subcircular (Figs. II.15C–F; II.16C–D, K–L). El primer lóbulo es el mayor, de contorno subcircular a subtriangular. La cara lingual es convexa y el surco distal presente en esta cara es somero y ancho, dando el aspecto de una suave concavidad (Figs. II.15E–F; II.16C–D, K–L).

5.16.4.- Conclusiones sobre *Prosotherium garzoni*

La revisión de los ejemplares tipo de todas las especies de *Prosotherium* definidas para el Cenozoico argentino, junto con el material referido e inédito, y el material asignado a *Propachyrucos* (*Pr. ameghinorum*, *Pr. simpsoni*, *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi*), permitió:

1. Reubicar el material el material tipo de *Pt. quartum* MACN A 52-462, el cual estaba erróneamente etiquetado como MACN A 52-467.
2. Confirmar las sinonimias propuestas por Loomis (1914) y Reguero (1999): *Pt. triangulidens*, *Pt. robustum*, *Pt. quartum*, *Pr. ameghinorum* y *Pr. simpsoni* con *Pt. garzoni*.
3. Proponer la identidad como *Pt. garzoni* de los especímenes de Quebrada Fiera (Mendoza) reconocidos por Cerdeño y Reguero (2015) como *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi*.
4. Reconocer a *Prosotherium garzoni* como la única especie válida del género y presente en el Oligoceno Tardío (EMS Deseadense) de las provincias de Chubut y Mendoza. Se amplía la diagnosis, la distribución y el biocrón de la especie y se dan a conocer ejemplares inéditos.
5. Reconocer la ausencia de reemplazo de los dientes DI2–DI3–DC y di3–dc–dp1 por los correspondientes dientes definitivos, generándose un gran diastema superior entre I1 y P1, e inferior entre i2 y p2.
6. Establecer una serie ontogenética para *Prosotherium garzoni*, en la cual los di3–dc–dp1 se caen y los alvéolos se reabsorben en sentido anterior-posterior (de di3 a dp1).
7. Establecer el patrón de erupción de *Prosotherium garzoni*, en sentido posterior-anterior (de p4 a p2).

5.17.- GÉNERO *PROPACHYRUCOS* Ameghino, 1897

1897 *Propachyrucos* Ameghino: 425 (descripción original).

Especie tipo: *Propachyrucos smithwoodwardi* Ameghino, 1897.

Especies incluidas: La especie tipo solamente.

5.17.1.- Diagnósis enmendada (modificada de Ameghino, 1897 y Reguero, 1999):

Casi 20% más pequeño que *Prosotherium*, similar en tamaño a *Pachyrukhos* y *Paedotherium*, pero casi 30% más grande que *Tremacyllus*. Rama mandibular horizontal baja y con una altura constante, en contraste con los otros géneros, en los cuales la altura aumenta en sentido posterior. Dos forámenes mentonianos labiales, uno debajo del canino y otro, más pequeño, debajo del p4. Se diferencia de *Pachyrukhos*, *Paedotherium* y *Tremacyllus* por la serie dental completa. Los i1-c procumbentes, pero en un grado menor a los otros géneros. Se diferencia de *Hegetotherium*, *Pachyrukhos*, *Paedotherium*, *Prosotherium* y *Tremacyllus* por la ausencia de diastema entre los dientes anteriores. El p2 con trigónido más grande que el talónido, p3 con trigónido ligeramente más grande que el talónido y p4 con trigónido ligeramente más pequeño que el talónido.

5.17.2.- Consideraciones generales

Ameghino (1897) definió el género *Propachyrucos* como más grande que *Pachyrukhos*, con la serie dental completa y los incisivos no reducidos. Inicialmente, el autor identificó dos especies, diferenciándolas por el tamaño, *Pr. smithwoodwardi* y *Pr. crassus*, está última más grande. Las descripciones de ambas especies se basaron en pocos

fragmentos mandibulares. Posteriormente, Ameghino (1901) describió una tercera especie de este género, *Pr. aequilatus*, con un tamaño intermedio a las anteriores y con los trigónidos de los p4–m2 más grandes que los talónidos, en lugar de más pequeños como en *Pr. smithwoodwardi* y *Pr. crassus* (Tabla II.6).

Roth (1899) propuso el mismo nombre genérico, *Propachyrucos*, para incluir tres nuevas especies provenientes de la Formación Collón Curá: *Pr. depressus*, *Pr. medianus* y *Pr. robustus*. El autor reconoció, en una nota a pie de página (Roth, 1899: p. 176), que el género había sido previamente definido por Ameghino (1897), el cual tenía prioridad, pero que las tres especies definidas estaban bien incluidas en el género. Loomis (1914) no halló ningún representante de este género, con lo cual, solo reescribió las definiciones de *Pr. smithwoodwardi* y *Pr. aequilatus* de Ameghino (1897, 1901), excluyendo a *Pr. crassus* y sin tener en cuenta las especies descritas por Roth (1899). Posteriormente, las tres especies de Roth (1899) fueron transferidas al género *Pachyrukhos* por Pascual *et al.* (1978) sin ninguna discusión taxonómica. Las especies *Propachyrucos depressus* y *Propachyrucos medianus* se analizan en esta tesis (ver secciones 5.12.1 y 5.13.1) y se reconocen como *Pachyrukhos* sp. y *Pachyrukhos* sp.1, respectivamente.

La especie *Propachyrucos robustus* fue definida por Roth (1899) a partir de un fragmento mandibular derecho con p4–m2, indicando que el único diente completo era el m1. El ejemplar MLP 12-3161 (Fig. II.18A–B) es el único espécimen catalogado como *Propachyrucos robustus* y coincide con la descripción original, por lo que se considera el holotipo. Recientemente, Vera (2019) interpretó que este espécimen posee los m1–3, siendo el m2 el diente completo (aunque lo incluyó como m1 en la tabla 2 y en la fig. 2B). No es fácil determinar quién realizó la interpretación correcta, ya que el último molar no está completo y no puede identificarse confiablemente como un m3. Por otro lado, el molar completo (m1 o m2) de *Propachyrucos robustus* es 60–70% más grande que el

mismo diente de *Propachyrucos* y *Pachyrukhos* (Tablas II.3–4) y, por lo tanto, se descarta MLP 12-3161 de estos últimos dos géneros.

El espécimen MLP 12-3161 posee los trigónidos subtriangulares a semicirculares, más pequeños que los talónidos triangulares, ectofléxido profundo y ancho, y cara lingual ligeramente convexa, características similares a las observadas en *Hegetotherium mirabile*, aunque carece de la proyección posterolingual característica de esta especie (ver sección 5.4). Vera (2019) estableció que MLP 12-3161 es similar a *Hemihegetotherium tantillum*, especie proveniente de la Formación Collón Curá, definida por la autora. Caracterizó a *Hemihegetotherium tantillum* por tener los m1–2 con la cara distal convexa, los trigónidos de longitud similar a los talónidos, con proyecciones mesial y distal. Sin embargo, ninguna de estas características está presente en el holotipo de *Propachyrucos robustus*, ya que el molar completo posee la cara distal recta, el trigónido más corto que el talónido (Tabla II.6) y carece de proyecciones mesial y distal (Fig. II.18A–B). Por otro lado, el holotipo de *Hemihegetotherium achataleptum*, MACN PV 8491, posee la rama mandibular izquierda con los m1–3 (Fig. II.18C), donde los m1–2 poseen la cara lingual convexa con una marcada concavidad posterior (más notoria en m2), ambos lóbulos triangulares, pero el trigónido levemente menor al talónido, muy similares a los descritos para *Hm. tantillum* (Vera, 2019). Por lo tanto, en esta tesis se considera *Propachyrucos robustus* como *nomen dubium*, resaltando la similitud entre este espécimen y *Hegetotherium mirabile*.

Años más tarde, Kraglievich (1932) incluyó con dudas en el género *Propachyrucos* a la especie *Pr. schiaffinoi*. El autor se basó en un fragmento de paladar proveniente de la Formación Fray Bentos (Uruguay; EMS Deseadense), pero más tarde fue transferida al género *Prohegetotherium* por Reguero (1999), interpretación

compartida por Reguero y Cerdeño (2005) y Cerdeño y Reguero (2015), pero ver Kramarz y Bond (2017) sobre el concepto del género *Prohegetotherium*.

Como se mencionó en las secciones 5.16.2.5 y 5.16.2.6, Simpson (1945b) y Chaffee (1952) describieron las especies *Propachyrucos ameghinorum* y *Propachyrucos simpsoni*, respectivamente, las cuales fueron sinonimizadas con *Prosotherium garzoni* por Reguero (1999) y en esta tesis (ver sección 5.16; Seoane *et al.*, 2019). Del mismo modo, los especímenes referidos como *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi* por Cerdeño y Reguero (2015) se sinonimizan aquí con *Prosotherium garzoni* (ver sección 5.16.2.7). Por lo tanto, estos taxones no se incluyen en este apartado.

Por otro lado, Reguero (1999) informalmente sinonimizó *Propachyrucos crassus* con *Prohegetotherium sculptum*, lo cual fue posteriormente formalizado por Reguero y Cerdeño (2005). Recientemente, Kramarz y Bond (2017) consideraron *Pr. crassus* como una especie válida, pero de posición genérica incierta. Solo se conocen tres fragmentos mandibulares asignados como los sintipos de esta especie: MACN A 52-448–52-450. Estos fragmentos fueron interpretados distintamente, siendo que Reguero y Cerdeño (2005), basados en el trabajo de Reguero (1999), consideraron que MACN A 52-448–52-449 preservan los c–p2 y MACN A 52-450 los p1–2, mientras que Kramarz y Bond (2017) consideraron los dientes de MACN A 52-448 como p1–3 y que los tres fragmentos poseen el p1 (o su alvéolo) lingual a la hilera dental. La revisión de las mandíbulas de los hegetotéridos deseadenses reveló que todos los especímenes presentan el p2 bilobulado y el p1 elíptico sin ningún surco (por ejemplo: *Sallatherium altiplanense*, Reguero y Cerdeño [2005, fig. 2e]; *Pr. smithwoodwardi* [ver sección 5.18]; *Pt. garzoni* [Fig. II.16A–H]; el espécimen asignado a *Prohegetotherium sculptum* por Chaffee [1952, lámina 16, figs. 2–3]; *Pr. ameghinorum* [Fig. II.16J]). A partir de esta evidencia, se comparte la interpretación de Kramarz y Bond (2017) y se considera el primer diente bilobulado como

p2; por lo tanto, MACN A 52-448–52-449 poseen los p1–3 (Fig. II.18D–E, F, respectivamente) y MACN A 52-450, los p1–2 (Fig. II.18G).

Los tres fragmentos poseen el p1 (el alvéolo en MACN A 52-449) desplazado lingualmente a la hilera dental, contrario a *Hemihegetotherium* (Cerdeño y Montalvo, 2002) y cualquier otro Hegetotheriidae (Kramarz y Bond, 2017), y el p2 bilobulado, con el trigónido largo, estrecho y lingualmente cóncavo, lo que resulta en una combinación de caracteres solo observada en este taxón. Sin embargo, *Propachyrucos crassus* no puede ser incluido en los géneros *Propachyrucos* y *Prosotherium*, debido a su tamaño mayor (Tablas II.4–5), la posición lingual del p1, el p2 con trigónido largo, estrecho y lingualmente cóncavo y los p2–3 con trigónido más pequeño que el talónido (Tabla II.6; Fig. 18E–G).

En el estudio de *Ph. sculptum* realizado por Kramarz y Bond (2017), se estableció que los únicos materiales asignables a esta especie son el lectotipo MACN A 52-443 y el paralectotipo MACN A 52-444, sendos fragmentos maxilares izquierdos con el alvéolo del C y los P1–3 (Fig. II.7I–J) y con P3–M3 (Fig. II.18H), respectivamente. Por tanto, no puede corroborarse la sinonimia de *Pr. crassus* propuesta por Reguero y Cerdeño (2005), ya que no existe material homólogo de comparación, por lo que Kramarz y Bond (2017) concluyeron que los caracteres de *Pr. crassus* la distinguen de cualquier otro hegetotérido y la consideran una especie válida, aunque de posición genérica incierta. Del mismo modo, los autores excluyeron todos los especímenes referidos a *Prohegetotherium sculptum*, entre ellos AMNH 29605, una mandíbula casi completa descrita por Chaffee (1952: lámina 16, figs. 2–3), la cual comparte algunos caracteres con *Propachyrucos crassus*. Dado que todo el material excluido de *Prohegetotherium sculptum* requiere de un estudio taxonómico detallado, en esta tesis se comparte el criterio de Kramarz y Bond

(2017) y se considera a *Propachyrucos crassus* como una especie válida, separada de *Prohegetotherium sculptum* y pendiente de determinar su posición genérica.

Como se mencionó más arriba, Ameghino (1901) describió *Propachyrucos aequilatus* a partir de un fragmento mandibular izquierdo con p4–m3. MACN A 52-454 es el único material referido a esta especie, ejemplar que fue incluido como *Pr. smithwoodwardi* por Mones (1986: p. 161), mientras que Reguero (1999) lo reconoció como el material tipo de *Pr. aequilatus*. El estudio de este holotipo permite reconocer las siguientes características: p4 con trigónido redondeado más grande que el talónido triangular y con la cara lingual plana; m1–2 con trigónido subcircular a subtriangular subigual o ligeramente mayor que el talónido triangular y con cara lingual plana; m3 trilobulado con ectofléxido profundo, surco labial del talónido somero y cara lingual ligeramente convexa, con un surco posterior somero y ancho (Fig. 18I–J; Tabla II.4). Reguero (1999) sinonimizó esta especie con *Pr. smithwoodwardi*, pero esta última difiere por la morfología de los m1–2, con los trigónidos más pequeños que los talónidos (Tabla II.6) y la cara lingual ligeramente convexa. Además, MACN A 52-454 es 15–20% más grande que *Pr. smithwoodwardi* y posee la rama mandibular horizontal más alta (al menos 13,4 mm, ya que tiene el borde ventral roto, contra 12,1 mm en *Pr. smithwoodwardi*). En cambio, la morfología y el tamaño relativo de los lóbulos de los p4–m2 de *Pr. aequilatus* coinciden con *Pt. garzoni*; sin embargo, los análisis estadísticos indican una diferencia significativa entre estas dos especies en cuanto a los m1 y m2 y también entre *Pr. aequilatus* y *Pr. smithwoodwardi* en cuanto a los p4, m1 y m2 (ver Información Suplementaria II.4). Por lo tanto, siendo que *Pr. aequilatus* no puede ser claramente asignada a ninguna de estas especies o géneros, en esta tesis se considera *Propachyrucos aequilatus* como *nomen dubium* (Seoane *et al.*, 2019).

Resumiendo, de todas las especies descritas en el género *Propachyrucos*, solo se considera válida a *Propachyrucos smithwoodwardi*, la cual se describe a continuación.

5.18.- PROPACHYRUCOS SMITHWOODWARDI Ameghino, 1897

1897 *Propachyrucos smithwoodwardi* Ameghino: 425 (descripción original), fig. 11.

Holotipo. MACN A 52-451, fragmento mandibular derecho con alvéolos de c-p1 y p2-m3 (Fig. II.18K-N). La región anterior figurada por Ameghino (1897) actualmente está perdida (Fig. II.18O).

Procedencia geográfica. Posiblemente de Cabeza Blanca, provincia de Chubut.

Procedencia estratigráfica. Formación Sarmiento. Oligoceno Tardío, EMS Deseadense.

Especímenes referidos en esta tesis: MACN A 52-452: fragmento mandibular izquierdo con p3-m2. MACN A 52-453: lote con dos especímenes: un fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de c-p1 y p2, y un m1 o m2 derecho aislado.

Procedencia geográfica. Posiblemente de Cabeza Blanca, provincia de Chubut.

Procedencia estratigráfica. Formación Sarmiento. Oligoceno Tardío, EMS Deseadense.

5.18.1.- Diagnósis. Igual a la del género por monotipia.

5.18.2.- Antecedentes y observaciones

Ameghino (1897) caracterizó esta especie por tener la serie dental completa, con los i3 y c relativamente grandes (no reducidos como en *Prosotherium* o *Hegetotherium*)

y por tener la rama mandibular horizontal más baja que en *Pachyrukhos*. Acompañando la descripción original, Ameghino (1897: fig. 11) ilustró el fragmento mandibular más completo que poseía, el cual preservaba la serie i1–m3, pero solo los alvéolos de los c–p1. Actualmente, el espécimen MACN A 52-451 está roto por delante del alvéolo del c y los incisivos están perdidos. Como notó Reguero (1999: p. 189), MACN A 52-451 coincide con la ilustración y la descripción original de *Pr. smithwoodwardi*, con lo que se confirma como el holotipo de esta especie, a pesar de la ausencia de los incisivos.

Debido a que el holotipo MACN A 52-451 perdió los incisivos, se remite a la descripción original de Ameghino (1897: fig. 11) para analizar estos dientes. El estudio del holotipo (Fig. II.18K–N) y del material referido (Fig. II.18P–U) permite reconocer varias características que distinguen esta especie de cualquier otro hegetotérido: rama mandibular horizontal baja (altura entre el m2–3 de 12,1 mm, siendo en *Pt. garzoni* MACN A 52-456 de 21,9 mm, en *P. moyani* MACN A 278 de 14,1 mm y en *Paedotherium* MMH-FMH 80-09-01 de 15,7 mm); i1 menos hipertrofiado; incisivos con un grado menor de procumbencia; i3 y c no están reducidos; premolares con trigónido subcircular y talónido triangular; molares con trigónido y talónido triangulares; p2–3 con trigónido más grande que el talónido y p4–m2 con trigónido más pequeño que el talónido (Tabla II.6). Adicionalmente, en el análisis estadístico llevado a cabo (ver sección 5.16.2.8), *Pr. smithwoodwardi* resultó tener diferencias significativas con todas las especies incluidas en *Prosotherium*, con *Pr. ameghinorum* y *Pr. simpsoni* (ver Información Suplementaria II.4).

Dadas las características mencionadas, en esta tesis se considera *Propachyrucos smithwoodwardi* como una especie válida (Seoane *et al.*, 2019), compartiendo el criterio de Reguero (1999).

5.18.3.- Descripción

Mandíbula. La rama mandibular horizontal es baja, aumentando progresivamente de tamaño en sentido posterior, pero con una inclinación muy baja, habiendo una diferencia muy pequeña entre las alturas máxima y mínima (Fig. II.18K–L, O). En vista lateral, se observan dos forámenes mentonianos, uno debajo del canino y otro debajo del p4, este último poco visible debido a una fractura presente en el fósil (Fig. II.18K–L). A la altura del ectoflécido del m3, en el borde ventral de la mandíbula, se proyecta la cresta masetérica presente en las demás especies de hegetotéridos, pero no se puede determinar su extensión por la preservación del espécimen. Tanto la cara lateral como la medial son convexas.

En vista medial, se observa que el borde posterior de la sínfisis podría haber llegado al nivel de la cara mesial o hasta la mitad del p2 (Fig. II.18C–D).

Dentición inferior. La dentición de esta especie es euhipsodonta (Mones, 1982; Koenigswald, 2011). Posee la serie completa, con los i3 y c desarrollados. Los p3–m3 se encuentran imbricados, ya que el extremo mesiolingual de un diente solapa el extremo posterolabial del diente precedente (Fig. II.18K–L, O). Los premolares y molares se caracterizan por presentar el esmalte continuo, aunque se adelgaza en sus extremos mesial y distal, pudiendo interrumpirse en algunos casos.

Los tres incisivos están presentes y desarrollados, siendo que el i1 está menos hipertrofiado que en otras especies de la familia y el i3 no está reducido (Ameghino, 1897: fig. 11). Son procumbentes, pero su grado de desarrollo es menor que en las demás especies de hegetotéridos (Fig. II.18O).

Tanto el canino como el p1 se conocen solo por sus alvéolos. Según Ameghino (1897: fig. 11), el canino estaba implantado de tal manera que se apoyaba sobre el i3, mientras que el p1 se apoyaba sobre el p2, produciendo una separación entre ellos.

Los premolares, p2–4, tienen una morfología muy similar, solo variando ligeramente en tamaño (Tabla II.4). Son bilobulados, siendo el ectoflécido estrecho y aumentando su profundidad desde el p2 al p4. El trigónido es subcircular y el trigónido subtriangular (Fig. II.18K–L, P–S). En los p2–3, el trigónido es mayor al talónido (principalmente en el p2), mientras que el talónido es el lóbulo mayor en el p4 (Tabla II.6). La cara lingual es plana en el p2 y convexa en los p3–4.

Los m1–2 son muy similares a los premolares, ya que poseen la cara lingual ligeramente convexa y son bilobulados, pero ambos lóbulos son triangulares y el talónido es mayor que el trigónido (Fig. II.18K–L, P–S; Tabla II.6).

El m3 se caracteriza por su morfología trilobulada, con un surco labial en el talónido, más somero que el ectoflécido, que delimita un tercer lóbulo circular (Fig. II.18K–L). El primer lóbulo es el mayor, de contorno subcircular a subtriangular. La cara lingual es convexa, presentando un pequeño surco en su extremo distal, muy somero, dando el aspecto de una suave concavidad (Fig. II.18M–N).

5.18.4.- Conclusiones sobre *Propachyrucos smithwoodwardi*

El estudio de las muestras catalogadas como *Pr. smithwoodwardi* permite reconocer a MACN A 52-451 como el holotipo de la especie y a los especímenes MACN A 52-452–52-453 como material referido.

Los análisis estadísticos apoyan las interpretaciones aquí propuestas, considerando a *Pr. smithwoodwardi* como una especie válida. Se reconoce a *Propachyrucos smithwoodwardi* en la Formación Sarmiento (Miembro Puesto Almendra, EMS Deseadense), provincia de Chubut.

CAPÍTULO VI

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

6.- ANÁLISIS FILOGNÉTICO

A partir de los datos preliminares obtenidos en el marco de esta tesis, se realizaron dos análisis filogenéticos previos que son los más completos de la familia Hegetotheriidae (Seoane *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019). En este capítulo, se presenta una actualización de dichas filogenias, incorporando a las matrices de datos más recientes las últimas novedades, tanto resultantes de la propia tesis (Seoane *et al.*, 2019) como de la bibliografía más actual sobre hegetotéridos (Kramarz y Bond, 2017; Ercoli *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2019; Vera, 2019).

6.1.-INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

A partir del trabajo de Cifelli (1993), quien realizó el primer estudio filogenético de los ungulados sudamericanos, entre ellos los hegetotéridos, estos últimos fueron objeto de análisis posteriores por diversos autores (Cerdeño y Bond, 1998; Reguero, 1999; Croft y Anaya, 2006; Reguero y Prevosti, 2010; Kramarz y Paz, 2013; Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019; entre otros). Cifelli (1993: fig. 15.9), basado en caracteres craneanos, recuperó a Hegetotheriidae como un clado y Pachyrukhinae resultó parafilética. *Hegetotherium* fue el único representante incluido de Hegetotheriinae, con lo que no se puso a prueba la monofilia de esta subfamilia. Este género resultó grupo hermano del clado que agrupaba a *Paedotherium*, *Tremacyllus* y *Pachyrukhos* y, a su vez, los cuatro géneros resultaron grupo hermano de *Propachyrucos* + *Prosotherium*. El autor destacó ocho sinapomorfias para la familia Hegetotheriidae: 1) I1 muy agrandado; 2) molares inferiores con fosétida lingual ausente y pared lingual plana en todos los estadios de desgaste; 3) I1, premolares y molares superiores e inferiores hipselodontes (euhipsodontes); 4) pérdida de fosétidas internas en los molares inferiores;

5) pérdida de plegamientos en el ectolofio de los molares superiores; 6) p2–m3 imbricados; 7) molares inferiores con surco labial fuerte y persistente; 8) cemento sobre premolares y molares.

Los estudios filogenéticos posteriores se centraron en análisis más puntuales dentro del clado Hegetotheriidae (Cerdeño y Bond, 1998; Reguero, 1999) o en las relaciones genéricas de la familia, sin poner a prueba su monofilia, con el fin de evaluar la relación de parentesco de un nuevo taxón (Croft y Anaya, 2006). Reguero y Prevosti (2010) llevaron a cabo un estudio más amplio, en el cual evaluaron las relaciones filogenéticas de los subórdenes Typotheria y Hegetotheria (*sensu* Simpson 1945a). Como resultado, propusieron abandonar el término Hegetotheria como suborden separado y expandir el concepto de Typotheria para incluir a las familias más avanzadas de notoungulados rodentiformes: Archaeohyracidae, Interatheriidae, Hegetotheriidae y Mesotheriidae; y definieron Typotheria como el clado que contiene al ancestro común más reciente de *Notopithecus* y *Mesotherium* y todos sus descendientes. Dado el cladograma obtenido y la definición indicada, Reguero y Prevosti (2010) no incluyeron a las familias Oldfieldthomasiidae y Archaeopithecidae dentro de Typotheria, previamente consideradas como tales (Simpson, 1967; Cifelli, 1993), sino conformando el grupo hermano. Adicionalmente, recuperaron el clado Hegetotheriidae (Reguero y Prevosti, 2010: fig. 10.1, nodo 21), soportado por seis sinapomorfías: 1) metastilo ausente en M3; 2) P4 subtriangular, corto y sin foseta central; 3) M1–2 ovoides, sin lóbulos; 4) proporción $i1/i2 = 1,5$; 5) metacrística ausente; 6) cara anterior y posterior del lóbulo central en el M1 ausente. Los autores propusieron una definición potencial, de tipo *node-based*, para Hegetotheriidae: clado que incluye el ancestro común más reciente de *Prohegetotherium* y *Paedotherium* y todos sus descendientes. Por otro lado, Reguero y Prevosti (2010) no recuperaron la subfamilia Hegetotheriinae como un clado, pero sí Pachyrukhinae (nodo

23 de su cladograma), el cual está soportado por ocho sinapomorfías: 1) ángulo entre la cara mediolateral del I1 y el plano sagital menor a 45°; 2) m3 con tercer lóbulo triangular y con el mismo tamaño que el segundo; 3) diastema superior e inferior poco desarrollado; 4) imbricación de los molares superiores entre 1,25 y 1,5; 5) bulla mastoidea grande, bulbosa, expandida dorsal y medialmente, fácilmente visible; 6) molares con trigónidos triangulares; 7) fosa suborbital poco desarrollada; 8) cresta sagital ausente. Definieron Pachyrukhinae, tipo *node-based*, como el clado que incluye al ancestro común más reciente de *Propachyrucos* y *Paedotherium* y todos sus descendientes.

Posteriormente, Billet (2011) realizó un estudio filogenético del orden Notoungulata donde recuperó el clado Typotheria pero, en este caso, incluía todas las familias que recuperó Cifelli (1993), aunque Archaeohyracidae, Archaeopithecidae y Oldfieldthomasiidae no resultaron monofiléticas. Typotheria resultó soportado por siete sinapomorfías: 1) I1 relativamente agrandado con respecto a los otros incisivos; 2) canino, superior e inferior, incisiviforme y subigual a los incisivos; 3) presencia de foseta anterolabial en los molares superiores; 4) presencia de una extensión labial profunda de la foseta central entre el protolofa (crista 1) y el crochet (crista 2) en los molares superiores; 5) presencia de una plataforma medial de los palatinos, expandiendo el paladar posteriormente y en continuidad con este; 6) extremidad posterodorsal del maxilar contactando el nasal aproximadamente alcanza la extremidad posterior de los nasales; 7) borde posterior del receso timpanohial formado por una extensión timpánica y/o el proceso post-timpánico. Billet (2011: fig. 9) también recuperó como monofiléticas tanto la familia Hegetotheriidae como ambas subfamilias, Hegetotheriinae y Pachyrukhinae, aunque hay que señalar que se incluyeron pocas unidades terminales.

Los estudios filogenéticos posteriores se centraron en analizar las relaciones de parentesco entre los géneros o especies de una subfamilia (Kramarz y Paz, 2013; Ercoli

et al., 2018; Vera y Ercoli, 2018) o de Hegetotheriidae (Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019; Vera, 2019).

El análisis de las matrices filogenéticas más recientes reveló que, cuando se incluyó *Propachyrucos smithwoodwardi* como una unidad terminal, la codificación de esta especie presentaba errores. Cerdeño y Reguero (2015) fueron los primeros en incluir a *Pr. smithwoodwardi* como una unidad terminal, pero la codificación se basó en Croft y Anaya (2006), quienes realizaron la codificación del género *Propachyrucos*. Croft y Anaya (2006) no aclararon en qué taxones se basaron para llevar a cabo la codificación de esta especie, pero Cerdeño y Reguero (2015) debieron basarse en los únicos tres fragmentos mandibulares asociados a *Pr. smithwoodwardi* (ver sección 5.18), con lo que no podrían haber codificado caracteres craneanos, postcraneanos ni de la dentición superior. Este error en la codificación se repitió en otros estudios filogenéticos que incluían a *Pr. smithwoodwardi* como unidad terminal (Seoane *et al.*, 2017; Kramarz y Bond, 2017), hasta las observaciones realizadas por Seoane y Cerdeño (2019). Vera (2019), en un trabajo posterior al de Seoane y Cerdeño (2019), utilizó *Propachyrucos* como unidad terminal y la codificación se basó en Kramarz y Bond (2017), pero no aclaró en qué especímenes se basó para codificar los caracteres craneanos, postcraneanos y de dentición superior en dicho género.

El análisis filogenético de la presente tesis incluye todos los géneros y especies reconocidos desde Ameghino (1885) hasta el estudio taxonómico realizado en esta tesis (ver Capítulo V): *Hegetotherium cerdasensis*, *Hegetotherium mirabile*, *Hegetotherium novum*, *Hegetotheriopsis sulcatus*, *Hemihegetotherium achataleptum*, *Hemihegetotherium tantillum*, *Hemihegetotherium torresi*, *Hemihegetotherium trilobus*, *Medistylus dorsatus*, *Pachyrukhos moyani*, *Pachyrukhos politus*, *Paedotherium bonaerense*, *Paedotherium kakai*, *Paedotherium minor*, *Paedotherium typicum*,

Prohegetotherium malalhuense, *Prohegetotherium schiaffinoi*, *Prohegetotherium sculptum*, *Propachyrucos smithwoodwardi*, *Prosotherium garzoni*, *Sallatherium altiplanense* y *Tremacyllus impressus*.

A continuación, se explica la metodología utilizada, se describe cada uno de los caracteres morfológicos considerados y se detallan y discuten los resultados obtenidos.

6.2.- METODOLOGÍA

El análisis filogenético se realizó siguiendo los principios de Máxima Parsimonia de la Sistemática Filogenética (Goloboff, 1995), la cual se basa en que los caracteres compartidos representan hipótesis de homología testeables mediante el análisis de congruencia (de Pinna, 1991), indicando relaciones de ancestralidad común entre los taxones que comparten los caracteres.

Para evaluar las relaciones filogenéticas de las especies de hegetotéridos consideradas, se generó una matriz de 27 unidades terminales y 48 caracteres morfológicos (Tabla II.7), de los cuales 32 son dentarios (0–31), 14 craneales (32–45) y dos postcraneales (46–47). En los casos en que la información es desconocida para un determinado carácter, este se codificó como dato faltante (?), mientras que en aquellos taxones que no presentan el carácter a codificar, este se codificó como no aplicable (-). Si un taxón presenta variabilidad con respecto a un carácter, este se consideró como polimórfico, incluyendo los distintos estados observados, indicándose con una letra en la matriz. La mayoría de los caracteres se tomaron y/o modificaron de estudios previos (Reguero y Prevosti, 2010; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017) y unos pocos son originales (caracteres 29–30 y 37). Dado que la mayoría de los hegetotéridos se conocen por fragmentos maxilares y mandibulares, la mayoría de los caracteres de la matriz corresponden a rasgos dentarios (32). Con el fin de evaluar la monofilia de la

familia Hegetotheriidae, se incluyeron taxones de aquellas familias históricamente emparentadas con los hegetotéridos, como ‘Archaeohyracidae’ (*Archaeohyrax suniensis* y *Archaeohyrax patagonicus*) y Mesotheriidae (*Trachytherus spegazzinianus*, *Trachytherus alloxus* y *Mesotherium cristatum*). Para enraizar el árbol se utilizó a la especie *Archaeohyrax suniensis*, un Archaeohyracidae de la localidad de Salla, Oligoceno tardío de Bolivia (Billet *et al.*, 2009), por ser un tipoterio representado en el mismo período que los hegetotéridos más antiguos, del cual se conoce bien el cráneo, la mandíbula y los dientes superiores e inferiores.

Para la edición de la matriz se utilizó el programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2018) y se analizó con el programa de computación TNT v 1.5 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008). Dado el tamaño de la matriz, se realizó una búsqueda heurística con la metodología “*tree bisection reconnection*” (TBR), usando 1000 secuencias de adición aleatorias y guardando 1000 árboles por ronda. Los caracteres multiestados se trataron como desordenados y la matriz se analizó bajo pesos iguales.

6.3.- DESCRIPCIÓN Y DISCUSIÓN DE LOS CARACTERES UTILIZADOS EN EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En esta sección se detallan todos los caracteres utilizados y sus estados. En el caso de los caracteres modificados a partir de estudios previos, se indica el número de carácter en dicho estudio y cómo fueron reinterpretados. Posteriormente, para cada unidad terminal, se indican los cambios realizados en la codificación con respecto a los estudios anteriores.

6.3.1.- Caracteres de la dentición

Carácter 0. Cemento: 0) ausente o solo una capa delgada; 1) presente como una capa gruesa.

Carácter tomado de Croft y Anaya (2006: nº 1), quienes lo modificaron a partir de Cifelli (1993: nº 17), ya que la designación original no contemplaba la variación del grosor de la capa de cemento. La modificación empleada por Croft y Anaya (2006) considera la presencia de cemento solo cuando se presenta como una capa gruesa.

Carácter 1. I2/i3: 0) presente; 0) ausente.

Carácter 2. C/c: 0) presente; 0) ausente.

Los caracteres 1 y 2 se tomaron de Cerdeño y Reguero (2015), quienes los modificaron a partir del carácter 2 de Croft y Anaya (2006). Estos autores habían codificado la presencia o ausencia de los I2–C/i3–c, con lo cual, no se podía codificar la condición observada en *Medistylus*, donde está presente el I2 y ausente el canino (Reguero *et al.*, 2007). A partir de lo observado en ese taxón, Cerdeño y Reguero (2015) dividieron el carácter original en dos.

Carácter 3. P1/p1: 0) presente, o variablemente presente; 1) ausente.

Carácter nº 3 de Croft y Anaya (2006).

Carácter 4. Relación del canino y los premolares anteriores: 0) alineados con el resto de la hilera dental; 1) raíz del C labial al P1 y p1 labial al p2.

Carácter original de Croft y Anaya (2006: nº 4), pero modificado por Kramarz y Bond (2017: nº 4), quienes notaron que el estado 1 erróneamente indicaba una disposición lingual del C y del p1, cuando en realidad es labial. El estado 0 se reconoce en los especímenes donde la serie dental se encuentra alineada, como *H. mirabile* o *P. moyani* (Figs. II.2–5; II.10–14, respectivamente). El estado 1 se reconoce en *Ph. sculptum* (Fig. II.7I–J) y en los especímenes de *Hemihegetotherium*, como *Hm. achataleptum* (Fig.

II.19A; ver Croft y Anaya, 2006: figs. 3 y 5; Cerdeño y Montalvo, 2002: figs. 2–3; Vera, 2019: figs. 2 y 4).

Carácter 5. Tamaño relativo del I1: 0) longitud mesiodistal < 20% más grande que la del M1; 1) longitud mesiodistal \geq 20% más grande que la del M1.

Carácter n° 5 de Croft y Anaya (2006).

Carácter 6. Tamaño relativo del P2: 0) al menos el 80% de la longitud del P3; 1) menos que el 80% de la longitud del P3; 2) ausente.

Carácter tomado de Croft y Anaya (2006: n° 6), pero modificado en esta tesis por la adición de un nuevo estado de carácter (2: ausente), para considerar la condición observada en *Mesotherium* (Seoane *et al.*, 2017: n° 6).

Carácter 7. Molares superiores con un único surco lingual: 0) ausente; 1) presente y somero; 2) presente y profundo.

Este carácter fue modificado en primer lugar por Cerdeño y Bond (1998: n° 6) a partir de Cifelli (1993: n° 12). El carácter original contemplaba la presencia o ausencia del surco lingual en los premolares y molares, y la modificación propuesta lo restringió solo a los molares. Posteriormente, Croft y Anaya (2006: n° 7) modificaron el carácter con el propósito de considerar la presencia de un único surco lingual profundo. Por último, Cerdeño y Reguero (2015: n° 7) modificaron el carácter con el fin de considerar cualquier surco lingual en los molares, no necesariamente un surco profundo, y modificaron el estado 1 original (presente), dividiéndolo en dos, al agregar un nuevo estado (2). El estado 1 se observa en *Hegetotheriopsis* (Fig. II.19B; Kramarz y Paz, 2013: fig. 3) y el estado 2 en *Prosotherium* (Figs. II.15; II.17E–F) y *Medistylus*.

Carácter 8. Ángulo formado por el ectolofó y la cara distal del M1: 0) mayor a 90°; 1) aproximadamente igual a 90°; 2) menor a 90°.

Carácter nº 8 de Croft y Anaya (2006). El estado 0 se registra en *Prosotherium* (Fig. II.15), el estado 1 en *Pachyrukhos moyani* (Fig. II.10E–F) y el estado 2 en *Paedotherium bonaerense* (Fig. II.19C).

Carácter 9. Tamaño relativo del M3: 0) más largo o similar al M2; 1) más corto que el M2.

Carácter nº 9 de Croft y Anaya (2006), quienes lo modificaron de Cerdeño y Bond (1998: nº 7), con el propósito de considerar la condición de un M3 similar al M2, lo cual no estaba contemplado en la versión original.

Carácter 10. Forma general de la superficie oclusal del M3: 0) triangular, apuntado mesialmente; 1) triangular, apuntado distalmente; 2) rectangular o trapezoidal; 3) semicircular.

Carácter tomado de Cerdeño y Reguero (2015: nº 10), quienes lo modificaron de Croft y Anaya (2006: nº 10) al dividir el estado 0 (triangular) en dos estados (0 y 1).

Carácter 11. Muesca en la cara distal del M3: 0) ausente; 1) suave; 2) pronunciada, más aguda.

Carácter tomado de Cerdeño y Reguero (2015: nº 11), quienes lo modificaron de Croft y Anaya (2006: nº 11), debido a que hallaron diferencias en la condición de la muesca distal. Sin embargo, la diferencia solo fue reconocida en *Hegetotherium*, con lo que el estado 2 resultó ser una variación intraespecífica de *Hegetotherium mirabile*.

Carácter 12. Tamaño relativo del i1: 0) similar al i2; 1) longitud mesiodistal > 25% más larga que la del i2.

Carácter tomado de Croft y Anaya (2006: nº 12), quienes lo modificaron de Cifelli (1993: nº 20) y de Cerdeño y Bond (1998: nº 10). La modificación implementada por Croft y Anaya (2006) tuvo como objetivo eliminar la subjetividad en la interpretación del

desarrollo relativo del i1 con respecto al i2, ya que se centra en valores concretos de porcentajes.

Carácter 13. Cara lingual plana y recta en los molares inferiores durante todos los estadios de desgaste: 0) ausente; 1) presente.

Carácter tomado de Croft y Anaya (2006: nº 13), quienes lo modificaron de Cifelli (1993: nº 4–5). Este carácter se modificó en esta tesis (Seoane y Cerdeño, 2019: nº 13), ya que Croft y Anaya (2006: nº 13) incluían en el estado 1 tanto la condición de la cara lingual plana como ligeramente convexa; y aquí se restringe el estado 1 a la presencia de la cara lingual plana en los molares inferiores.

Carácter 14. Forma del m3: 0) bilobulado (surco labial del talónido débil o ausente); 1) trilobulado (surco labial del talónido profundo y persistente), con tercer lóbulo redondeado; 2) trilobulado (surco labial del talónido profundo y persistente), con tercer lóbulo triangular.

Carácter modificado de Croft y Anaya (2006: nº 14), originalmente en Cifelli (1993: nº 6) y Cerdeño y Bond (1998: nº 8). En esta tesis se agregó el estado 2, para considerar la diferencia observada en el tercer lóbulo del m3 de *Paedotherium* (Seoane *et al.*, 2017: nº 14). El estado 0 y 1 se reconoce en *Hegetotherium mirabile* (Figs. II.2C–D; II.3E–F, respectivamente) y el estado 2 en *Paedotherium bonaerense* (Fig. II.19D).

Carácter 15. Extremo posterolingual en m1–2: 0) no proyectado; 1) proyectado.

Carácter nº 22 de Cerdeño y Reguero (2015). El estado 0 se reconoce en *Prosotherium garzoni* (Fig. II.16) y el estado 1 en *Hegetotherium mirabile* y *Pachyrukhos moyani* (Figs. II.2–4 y II.10–11, respectivamente).

Carácter 16. Surco posterolingual en el m3: 0) como un surco ancho y somero; 1) como un punto de inflexión, alrededor de 90°; 2) como un surco y pliegue estrecho, 3) apenas marcado.

Carácter nº 23 de Cerdeño y Reguero (2015). El estado 0 se reconoce en *Paedotherium bonaerense* (Fig. II.19D), el estado 1 en *Hegetotherium mirabile* (Fig. II.3), el estado 2 en *Prohegetotherium malalhuense* (ver Cerdeño y Reguero, 2015: fig. 6) y el estado 3 en *Prosotherium* (Fig. II.16).

Carácter 17. Rasgos sobre la superficie oclusal de los premolares y molares: 0) fosetas/fosétidas bien formadas; 1) banda central de esmalte, longitudinal, presente en estadios algo avanzados de desgaste como un remanente de una foseta/fosétida; 2) ninguno.

Carácter nº 24 de Cerdeño y Reguero (2015). Los autores generaron este carácter para codificar las diferencias observadas entre los tipoterios no hegetotéridos, los cuales presentan fosetas y fosétidas bien formadas, mientras que su ausencia es característica de Hegetotheriidae (Cifelli, 1993). Sin embargo, Cerdeño y Reguero (2015) notaron que las especies tradicionalmente incluidas en la subfamilia Hegetotheriinae poseían una estructura central de esmalte en la cara oclusal. Ellos consideraron esta estructura como un remanente de esmalte producto del desgaste de una foseta/fosétida central, interpretación seguida en esta tesis (Seoane y Cerdeño, 2019). Por otro lado, los estudios recientes, como esta tesis (ver sección 5.16), reconocieron la presencia de fosetas y fosétidas en hegetotéridos en estadios juveniles tempranos (Cerdeño *et al.*, 2017; Sostillo *et al.*, 2018), por lo que este carácter requiere de una revisión con el fin de evaluar en qué estadio ontogenético se debe realizar la observación del carácter. En esta tesis, este carácter se codificó de acuerdo con lo observado en ejemplares que presentaban los tres molares erupcionados y con desgaste.

El estado 0 es el que se observa en *Archaeohyrax suniensis* (ver Billet *et al.*, 2009: figs. 3, 5, 7 y 11), el estado 1 está presente en *H. mirabile* (Figs. II.2–3) y el estado 2 en *Paedotherium bonaerense* (Fig. II.19C–D).

Carácter 18. Esmalte en el I1: 0) continuo; 1) solo en cara labial; 2) en caras labial y lingual, ausente en caras mesial y distal.

Carácter tomado de Reguero y Prevosti (2010: nº 6), el cual se modificó en esta tesis, con el fin de considerar las variaciones observadas en las distintas especies de Hegetotheriidae (Seoane *et al.*, 2017: nº 25; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 25). El estado 0 solo se reconoce en el espécimen MLP 12-2914a (Fig. II.2I) y MACN A 1743 (Fig. II.6D), el estado 1 caracteriza a la gran mayoría de hegetotéridos, como los restantes especímenes de *Hegetotherium* (Figs. II.2A–B; II.3A–B; II.6B), mientras que el estado 2 se registra en *Hm. trilobus* (ver Croft y Anaya, 2006).

Carácter 19. P3–4/p3–4: 0) no molarizados; 1) poco molarizados; 2) molarizados.

Carácter nº 13 de Reguero y Prevosti (2010).

Carácter 20. Forma del P3: 0) subrectangular; 1) subtriangular; 2) ovoide.

Carácter modificado de Reguero y Prevosti (2010: nº 31). En esta tesis, se modificó el estado 2 (ausente por ovoide) para representar todas las variaciones observadas en Hegetotheriidae (Seoane *et al.*, 2017: nº 27; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 27). El estado 0 corresponde a lo observado en *H. mirabile* (Figs. II.2–3), el estado 1 a *Prosotherium* (Fig. II.15) y el estado 2 a *Hm. trilobus* (ver Croft y Anaya, 2006: fig. 3).

Carácter 21. Forma del P4: 0) subrectangular; 1) subtriangular; 2) ovoide; 3) bilobulado.

Carácter modificado de Reguero y Prevosti (2010: nº 14). En esta tesis, se modificaron todos los estados de este carácter con el fin de que sean representativos de las variaciones observadas en Hegetotheriidae (Seoane *et al.*, 2017: nº 28; Seoane y Cerdeño, 2019, nº 28), ya que el carácter original se enfocaba en las diferencias entre las familias de Typotheria. El estado 0 se reconoce en *Hegetotherium* (Figs. II.2–3), el estado

1 en *Sallatherium altiplanense* (ver Reguero y Cerdeño, 2005: fig. 2), el estado 2 en *Hm. trilobus* (ver Croft y Anaya, 2006: fig. 3) y el estado 3 en *Mesotherium*.

Carácter 22. Forma de los M1–2: 0) subrectangular; 1) ovoide; 2) bilobulado; 3) trilobulado.

Carácter modificado de Reguero y Prevosti (2010: nº 16). En esta tesis, el estado original 0 (subtriangular) se eliminó y se agruparon los estados originales 1 y 5 (cuadrangular y rectangular, respectivamente) bajo el nuevo estado 0 (subrectangular), dado que no se reconoció tanta variabilidad en la morfología de los M1–2 de Hegetotheriidae (Seoane *et al.*, 2017: nº 29; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 29). El estado 0 se reconoce en *Hegetotherium* (Figs. II.2–3), el estado 1 en *Hm. trilobus* (ver Croft y Anaya, 2006: fig. 3), el estado 2 en *Prosotherium* (Figs. II.15; II.17) y el estado 3 en *Trachytherus alloxus* (ver Billet *et al.*, 2008: figs. 2, 4, 9–10, 12).

Reguero y Prevosti (2010) codificaron los M1–2 de *Prosotherium garzoni*, *Medistylus dorsatus* y *Propachyrucos smithwoodwardi* como bilobulados (22[2]) y en el resto de los hegetotéridos como ovoides (22[1]). En este estudio se codificó *Propachyrucos smithwoodwardi* como dato faltante (22[?]) y los hegetotéridos codificados como ovoides se recodificaron como subrectangulares (22[0]), excepto en *Hemihegetotherium achataleptum* y *Tremacyllus impressus*, donde se mantuvo la codificación original (21[1]).

Carácter 23. Proporción del m2 (longitud mesiodistal/longitud labiolingual): 0) entre 1.6 y 2.3; 1) > 2.3; 2) < 1.6.

Carácter nº 23 de Reguero y Prevosti (2010).

Carácter 24. Relación trigónido/talónido del p3: 0) subigual; 1) trigónido > talónido; 2) trigónido < talónido.

Carácter modificado de Reguero y Prevosti (2010: nº 32). En esta tesis, se modificó el estado 2 original (ausente), por trigónido < talónido, con lo que se representan todas las variaciones observadas en Hegetotheriidae (Seoane *et al.*, 2017: nº 31; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 31). El estado 0 se reconoce en *Prosotherium* (Figs. II.15–16), el estado 1 (como también el 0) en *Pachyrukhos* (Fig. II.11G) y el estado 2 en *Hm. torresi* (Fig. II.19E).

Carácter 25. Proporción m2/m3: 0) 1/4; 1) 1/3; 2) 1/2; 3) 1.

Carácter modificado de Reguero y Prevosti (2010: nº 40). En esta tesis se añadió un nuevo estado de carácter (0: 1/4), para considerar toda la variabilidad observada en Hegetotheriidae (Seoane *et al.*, 2017: nº 32; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 32).

Carácter 26. Diastema superior y/o inferior: 0) ausente; 1) presente como un diastema funcional (todos los dientes definitivos presentes, pero reducidos); 2) presente como un diastema anatómico (uno o más dientes definitivos ausentes).

Carácter modificado de Reguero y Prevosti (2010: nº 45). En esta tesis se consideraron los diastemas como funcionales y anatómicos, de acuerdo con McCoy y Norris (2012) (Seoane *et al.*, 2017: nº 33; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 33). El estado 0 se reconoce en *Ph. schiaffinoi* (ver Reguero y Cerdeño, 2005), el estado 1 en *H. mirabile* (Figs. II.2–3; II.5) y el estado 2 en *Pachyrukhos* (Fig. II.11D–E).

Carácter 27. Metastilo sobre el M3: 0) ausente; 1) presente.

Carácter nº 10 de Reguero y Prevosti (2010).

Carácter 28. Metacrística sobre los molares: 0) ausente; 1) presente.

Carácter nº 34 de Reguero y Prevosti (2010).

Carácter 29. Tamaño relativo del P4: 0) al menos el 80% de la longitud del M1; 1) menos que el 80% de la longitud del M1.

Carácter nuevo, generado en el marco de esta tesis (Seoane *et al.*, 2017: nº 36; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 36), para comparar el tamaño relativo del P4 con respecto al M1, el diente más grande de la serie en la mayoría de los hegetotéridos.

Carácter 30. Tamaño relativo del p2: 0) al menos el 80% de la longitud del p3; 1) menos que el 80% de la longitud del p3.

Carácter nuevo, generado en esta tesis (Seoane *et al.*, 2017: nº 37; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 37), para comparar el tamaño relativo del p2 con respecto al p3, dado que en Hegetotheriidae, el p2 es un diente diagnóstico que permite diferenciar *Pachyrukhos politus* de *Pachyrukhos moyani*.

Carácter 31. m1–2 con forma regular a través del desgaste: 0) ausente; 1) presente, con lóbulos redondeados labialmente y trigónido semi-circular; 2) presente, con lóbulos labialmente angulados.

Carácter tomado de Kramarz y Bond (2017: nº 25), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 10).

6.3.2.- Caracteres del cráneo.

Carácter 32. Tamaño de los forámenes incisivos: 0) restringidos al premaxilar; 1) extendiéndose más allá del premaxilar.

Carácter nº 15 de Croft y Anaya (2006).

Carácter 33. Depresiones post-incisivas: 0) ausente; 1) presente

Carácter tomado de Croft y Anaya (2006: nº 16), originalmente en Cerdeño y Bond (1998: nº 16).

Carácter 34. Proceso postorbital: 0) bien pronunciado, localizado anterior al borde posterior del frontal; 1) poco pronunciado, localizado cerca o posterior al extremo posterior del frontal.

Carácter nº 17 de Croft y Anaya (2006).

Carácter 35. Cresta sagital: 0) presente como una cresta baja y estrecha, extendiéndose posterior a la órbita al occipital; 1) presente como una cresta baja en forma de Y, limitada por surcos profundos temporales; 2) ausente.

Carácter tomado de Croft y Anaya (2006: nº 18), quienes lo modificaron a partir de Cerdeño y Bond (1998: nº 18). El estado 0 se reconoce en *Archaeohyrax* (Billet *et al.*, 2009: fig. 4), el estado 1 en *Prosotherium* (Fig. II.17A) y el estado 2 en *Paedotherium* (Fig. II.19F).

Carácter 36. Bulla mastoidea: 0) no expandida ni fácilmente visible en vista dorsal del cráneo; 1) grande, bulbosa, expandida dorsal y medialmente, fácilmente visible en vista dorsal del cráneo.

Carácter tomado de Croft y Anaya (2006: nº 19), quienes lo modificaron a partir de Cerdeño y Bond (1998: nº 11). El estado 0 se reconoce en *Hegetotherium* (Fig. II.5A) y el estado 1 en *Paedotherium* (Fig. II.17A).

Carácter 37. Borde posterior del nasal: 0) recto; 1) expandido lateralmente y frontales en forma de cuña anteromedialmente; 2) expandido lateralmente y frontales sin forma de cuña anteromedialmente.

Carácter nuevo, generado en esta tesis (Seoane *et al.*, 2017: nº 38; Seoane y Cerdeño, 2019: nº 38), con el fin de evaluar la variabilidad observada en la sutura nasofrontal de Hegetotheriidae. El estado 0 se reconoce en *Hegetotherium* (Fig. II.5G), cuya variabilidad permite reconocer también los estados 1 y 2 (Figs. II.5H; II.3E–F, respectivamente; ver sección 5.4.3 y Sinclair, 1909).

Carácter 38. Estrangulamiento del maxilar sobrepasando la extremidad más posterior de los nasales: 0) ausente; 1) presente.

Carácter tomado de Kramarz y Bond (2017: nº 26), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 21). El estado 0 se reconoce en *Trachytherus* (ver Billet *et al.*, 2008) y el estado 1 en *Pachyrukhos* (Fig. II.11C).

Carácter 39. Órbita agrandada: 0) ausente; 1) moderadamente agrandada; 2) muy agrandada.

Carácter tomado de Kramarz y Bond (2017: nº 27), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 22). El estado 0 se reconoce en *Mesotherium* (ver Billet *et al.*, 2008: fig. 2), el estado 1 en *Hegetotherium* (Fig. II.5B) y el estado 2 en *Paedotherium* (Fig. II.19F–G).

Carácter 40. Foramen infraorbital sobre los molares: 0) ausente; 1) presente.

Carácter tomado de Kramarz y Bond (2017: nº 28), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 23).

Carácter 41. Placa cigomática (en frente de la órbita): 0) ausente; 1) presente.

Carácter tomado de Kramarz y Bond (2017: nº 29), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 24).

Carácter 42. *Crista meatus*: 0) bien desarrollada; 1) vestigial.

Carácter tomado de Kramarz y Bond (2017: nº 30), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 31).

Carácter 43. Proceso descendente del maxilar desarrollado como una espina lateralmente al foramen infraorbital: 0) ausente; 1) presente, delimitando el foramen infraorbital; 2) presente, dorsal al foramen infraorbital.

Carácter modificado de Kramarz y Bond (2017: nº 31), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 34). En esta tesis se dividió el estado 1 original en los estados 1 y 2, con el fin de considerar la condición observada en *Prohegetotherium sculptum* por Kramarz y Bond (2017) (Seoane y Cerdeño, 2019: nº 45). El estado 0 se reconoce en *Hegetotherium*

(Fig. II.5), el estado 1 en *Paedotherium* (Fig. II.19F–G) y el estado 2 en *Ph. sculptum* (Fig. II.19H).

Carácter 44. Numerosos forámenes accesorios perforando el maxilar delante del foramen infraorbital: 0) ausente; 1) presente.

Carácter tomado de Kramarz y Bond (2017: nº 32), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 35). El estado 1 se reconoce en *Pachyrukhos* (Fig. II.11A).

Carácter 45. Apófisis paraoccipital y proceso post-timpánico definen una extensión lameliforme sobre la parte posteroventral de la bulla: 0) ausente; 1) presente.

Carácter tomado de Kramarz y Bond (2017: nº 33), originalmente en Billet *et al.* (2009: nº 39).

6.3.3.- Caracteres del postcráneo

Carácter 46. Configuración de la tibia y la fibula: 0) no fusionadas; 1) fusión distal corta y ancha; 2) fusión distal larga y estrecha.

Carácter nº 20 de Croft y Anaya (2006).

Carácter 47. Quilla distal en los metápodos: 0) incompleta; 1) completa.

Carácter nº 21 de Croft y Anaya (2006), originalmente en Cerdeño y Bond (1998: nº 20).

6.3.4.- Modificaciones en la codificación de las unidades terminales

A continuación, se indican las modificaciones realizadas para cada unidad terminal con respecto a la codificación empleada en los últimos análisis filogenéticos (Reguero y Prevosti, 2010; Kramarz y Paz, 2013; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019; Vera, 2019).

- *Archaeohyrax suniensis* y *Archaeohyrax patagonicus*: Cerdeño y Reguero (2015) y Seoane *et al.* (2017) codificaron el surco lingual de los molares superiores como ausente (7[0]), para ambas especies. En esta tesis se sigue el criterio de Kramarz y Bond (2017), quienes codificaron el surco como presente y somero (7[1]), siguiendo lo expuesto en Billet *et al.* (2009). Por otro lado, Seoane *et al.* (2017) codificaron los P3–4 como subtriangulares en *A. suniensis* (20[1] y 21[1]) y subrectangulares en *A. patagonicus* (20[0] y 21[0]). Siguiendo lo expuesto por Billet *et al.* (2009) la codificación debía estar invertida en estos taxones, lo que se corrigió en Seoane y Cerdeño (2019), ya que en *A. suniensis*, los P3–4 son subrectangulares y se vuelven subtriangulares conforme avanza el desgaste. Además, Seoane *et al.* (2017) indicaron que en *A. suniensis* el tamaño relativo del p2 era menor al 80% de la longitud del p3, pero los datos publicados por Billet *et al.* (2009) muestran que el tamaño del p2 supera el 80% en algunos individuos y en otros no, por lo que se recodifica el carácter como variable (30[01]). Todos estos cambios fueron realizados por Seoane y Cerdeño (2019).

- *Hegetotheriopsis sulcatus*: Cerdeño y Reguero (2015) y Seoane *et al.* (2017) codificaron el cemento presente como una capa gruesa (0[1]). Kramarz y Bond (2017) indican que el cemento está presente como una capa delgada, con lo que se recodifica este carácter en ese sentido (0[0]). Por otro lado, Kramarz y Bond (2017) codificaron como ausentes los I2/i3 (1[1]). Sin embargo, Kramarz y Paz (2013: p. 190) indicaron la presencia del i3 en el espécimen MACN PV CH2011, por lo que se recodificó este carácter como presente (1[0]).

- *Hegetotherium mirabile*: Cerdeño y Reguero (2015) y Kramarz y Bond (2017) codificaron el tamaño relativo del P2 como menor al 80% de la longitud del P3 (6[1]) y el m3 como bilobulado (14[0]). Sin embargo, el análisis llevado a cabo sobre este taxón reveló que existe variabilidad en el tamaño del diente (Tabla II.2), con lo que se recodificó

como variable (6[01]). Del mismo modo, la morfología del m3 mostró variación (ver sección 5.4.3), por lo que se recodificó el carácter como variable (14[01]). Reguero y Prevosti (2010) codificaron el metastilo en el M3 como ausente, pero de acuerdo con Cerdeño y Reguero (2015) y el estudio realizado en esta tesis (ver sección 5.4), se recodificó como presente (27[1]). En base a los datos indicados en esta tesis (Tabla II.2), el P4 es al menos un 80% de la longitud del M1, por lo que se recodificó el carácter (29[0]), a diferencia de Seoane *et al.* (2017). De acuerdo con lo expuesto por Sinclair (1909) y en esta tesis (ver sección 5.4), el borde posterior de los nasales puede ser recto o estar marcado por la cuña central de los frontales (Figs. II.3E–F; II.5), por lo que se recodificó el carácter (37[01]). Los cinco cambios de codificación fueron propuestos por Seoane y Cerdeño (2019).

- ***Hegetotherium novum***: Con respecto a la matriz de Kramarz y Bond (2017), se recodificó el carácter 4, relación del canino y los premolares anteriores superiores. Los autores codifican el mismo estado, raíz del C labial al P1, tanto en *H. novum* como en *Ph. sculptum*. Sin embargo, como se indicó en la sección 5.5.2, el canino de *H. novum* no tiene la misma forma ni posición que el de *Ph. sculptum*, por lo que se codificó *H. novum* con todos los dientes en hilera (4[0]). Por otro lado, los valores indicados en esta tesis (Tabla II.2) muestran que el P4 es menor del 80% de la longitud del M1, con lo que se recodificó el carácter (29[1]), el cual había sido considerado como dato faltante por Seoane *et al.* (2017). Ambos cambios aparecen en el análisis de Seoane y Cerdeño (2019).

- ***Hemihegetotherium achataleptum***: Reguero y Prevosti (2010) codificaron la morfología del P3 como subcuadrangular y del P4 como subtriangular. A partir de la observación del holotipo, MACN PV 8491 (Fig. II.20A), el P3 se codifica como subtriangular (20[1]) y el P4 como ovoide (21[2]) (Seoane y Cerdeño, 2019).

- ***Hemihegetotherium torresi***: La codificación de esta especie se basa en la matriz de Reguero y Prevosti (2010) y en la observación del material alojado en el MLP. Dado que no se encontraron especímenes con el premaxilar preservado, los caracteres 5, 18 y 33 se codificaron como datos faltantes. Adicionalmente, el carácter 20, forma del P2, se recodificó como subtriangular (20[1]). Por último, como el P4 tiene al menos un 80% de la longitud del M1 (MLP 65-VII-29-97: DMD del P4 7,9 mm y M1 8,9 mm; MLP 70-IV-30-3: DMD del P4 7,6 mm y M1 8,3 mm; MLP 76-VI-12-25: DMD del P4 7,3 mm y M1 9,1 mm), el carácter 29 se recodificó en este sentido (29[0]).

- ***Hemihegetotherium trilobus***: Cerdeño y Reguero (2015) y Kramarz y Bond (2017) codificaron el tamaño relativo del P2 como menor al 80% de la longitud del P3 (6[1]). Las medidas publicadas por Croft y Anaya (2006: tabla 1) muestran variabilidad en el tamaño, con lo que el carácter se recodificó como variable (6[01]). Además, como algunos de los especímenes ilustrados por Croft y Anaya (2006: fig. 4) poseen la banda central de esmalte, el carácter 17 se recodificó en este sentido (17[1]) (Seoane y Cerdeño, 2019).

- ***Medistylus dorsatus***: Seoane *et al.* (2017) y Seoane y Cerdeño (2019) codificaron los I2/i3 como presentes (1[0]) y el C/c como ausente (2[1]), al contrario que Cerdeño y Reguero (2015) y Kramarz y Bond (2017). Sin embargo, Reguero *et al.* (2007) indicaron la presencia de los I2 y la ausencia de los caninos en el cráneo MPEF PV 693 (Fig. II.20B), por lo que se mantiene la codificación. Adicionalmente, tanto Cerdeño y Reguero (2015) como Kramarz y Bond (2017) codificaron el ángulo formado por el ectolofio y la cara distal del M1 como aproximadamente igual a 90° y la cresta sagital como dato faltante. El espécimen MPEF PV 693 permitió medir el ángulo en el M1, el cual resultó mayor a 90°, y notar la ausencia de la cresta sagital (Fig. II.20B–C), con lo que se recodifican los caracteres como 8[0] y 35[2] (Seoane y Cerdeño, 2019). Por otro lado,

Reguero y Prevosti (2010) codificaron al P4 como bilobulado, pero en el espécimen MPEF PV 693 (Fig. II.20B) se observa que el P4 es subtriangular, por lo que el carácter se recodificó en este sentido (21[1]). A su vez, estos autores codificaron el metastilo en el M3 como ausente, pero, de acuerdo con Reguero *et al.* (2007), el metastilo está presente, con lo que se recodificó el carácter (27[1]) (Seoane y Cerdeño, 2019). Por último, Cerdeño y Reguero (2015) y Seoane *et al.* (2017) codificaron la quilla distal de los metápodos como completa, sin embargo, Kramarz y Bond (2017) señalaron que estos huesos son desconocidos en *Medistylus*, con lo que se recodifica el carácter como dato faltante (47[?]) (Seoane y Cerdeño, 2019).

- ***Pachyrukhos moyani***: Cerdeño y Reguero (2015) y Kramarz y Bond (2017) codificaron la superficie oclusal de los dientes sin rasgos. Sin embargo, como se indicó en este estudio, los dientes presentan una banda central de esmalte (ver sección 5.10.3; Fig. II.10), por lo que se recodificó el carácter en este sentido (17[1]). Reguero y Prevosti (2010) indicaron que la relación del trigónido/talónido en el p3 era subigual, pero algunos especímenes estudiados en esta tesis poseen el trigónido ligeramente mayor (ver sección 5.10.3; Fig. II.11G), con lo que este carácter se recodificó con las dos posibilidades (24[01]) (Seoane y Cerdeño, 2019). Seoane *et al.* (2017) codificaron el p2 con al menos el 80% de la longitud del p3, pero el análisis realizado en esta tesis (ver sección 5.10; Tabla II.3) muestra el carácter como variable (30[01]) (Seoane y Cerdeño, 2019).

- ***Paedotherium bonaerense***: Seoane *et al.* (2017) codificaron el borde posterior del nasal como expandido lateralmente, sin que los frontales formen una cuña medial. Sin embargo, siguiendo a Cerdeño y Bond (1998), los frontales forman la cuña central y se recodificó el carácter (37[1]). Por otro lado, Seoane *et al.* (2017) codificaron el tamaño relativo del P4 como menor al 80% de la longitud del M1, pero de acuerdo con Cerdeño

y Bond (1998), el P4 posee al menos el 80% de la longitud del M1, por lo que el carácter se recodificó (29[0]). Esto mismo se realizó en *Pd. minor* y *Pd. typicum*.

- ***Paedotherium minor***: Reguero y Prevosti (2010) codificaron la morfología del P3 como subcuadrangular. Basado en la observación del holotipo, MLP 29-IX-1-116 (Fig. II.20D), el P3 se codificó como subtriangular (20[1]) (Seoane y Cerdeño, 2019).

- ***Paedotherium typicum***: De acuerdo con el estudio realizado por Ercoli *et al.* (2018), se recodifica la morfología del m3 como trilobulada con el tercer lóbulo triangular (14[2]) y la relación del trigónido/talónido del p3 como subigual (24[0]), (Seoane y Cerdeño, 2019). Como en el caso de *Pd. bonaerense*, Seoane *et al.* (2017) codificaron el borde posterior del nasal como expandido lateralmente con los frontales formando una cuña medial. Sin embargo, siguiendo a Cerdeño y Bond (1998), este carácter se recodifica, ya que los frontales no forman dicha cuña (37[2]).

- ***Prohegetotherium schiaffinoi***: Cerdeño y Reguero (2015) y Seoane *et al.* (2017) codificaron la fusión de la tibia y la fibula como dato faltante. Sin embargo, Kramarz y Bond (2017) indicaron que la fusión es corta y ancha, con lo cual, se recodifica el carácter en ese sentido (46[1]) (Seoane y Cerdeño, 2019). Por último, Seoane *et al.* (2017), siguiendo a Reguero y Prevosti (2010), codificaron el metastilo en el M3 como ausente, pero de acuerdo con Cerdeño y Reguero (2015), se recodifica como presente (27[1]).

- ***Prohegetotherium sculptum***: Teniendo en cuenta que Kramarz y Bond (2017) reconocieron que el material tipo de *Ph. sculptum*, MACN A 52-443 y MACN A 52-444, es el único que debe considerarse como esta especie, el conocimiento de este taxón se limita a dos fragmentos maxilares. El lectotipo, MACN A 52-443, posee el alvéolo del C y los P1–P3 izquierdos (sensu Kramarz y Bond, 2017), mientras que el paralectotipo, MACN A 52-444, posee los P3–M3 izquierdos rotos al nivel alveolar (excepto el M3). Basados en esta interpretación, los autores codificaron la gran mayoría de los caracteres

como datos faltantes, lo cual se mantiene en esta tesis (ver Seoane y Cerdeño, 2019), con la excepción del carácter 43: proceso descendente del maxilar como una espina, lateralmente al foramen infraorbital. Kramarz y Bond (2017) codificaron este carácter en *Ph. sculptum* igual que en los paquiruquinos; sin embargo, la condición del proceso no es la misma. En *Ph. sculptum*, el proceso está orientado en sentido anterodorsal-posteroventral y por encima del foramen infraorbital (Fig. II.19H; Kramarz y Bond 2017: fig. 2D). En cambio, en los paquiruquinos, el proceso está orientado anterodorsalmente, separado del rostro y constituye la pared lateral del foramen infraorbital, que se ubica entre el proceso y el rostro (Fig. II.11A; II.19F–G). Con el fin de diferenciar las dos condiciones observadas, se añadió un nuevo estado de carácter (ver carácter 43). Por el mismo motivo que en *Prohegetotherium schiaffinoi*, se recodificó el metastilo del M3 como presente (27[1]).

- ***Prohegetotherium malalhuense***: Seoane *et al.* (2017) codificaron el tamaño relativo del P4 como dato faltante y el tamaño relativo del p2 como superior al 80% de la longitud del p3, pero siguiendo lo expuesto por Cerdeño y Reguero (2015), el P4 mide, al menos, un 80% de la longitud del M1 (29[0]) y el p2 no se conoce (30[?]) (Seoane y Cerdeño, 2019). Como se explicó para *Prohegetotherium schiaffinoi* y *Prohegetotherium sculptum*, se recodificó el metastilo del M3 como presente (27[1]).

- ***Propachyrucos smithwoodwardi***: Siguiendo lo expuesto en la sección 5.18, esta especie se conoce por tres fragmentos mandibulares y un diente aislado. El espécimen más completo, MACN A 52-451, posee los alvéolos de los c-p1 y los p2-m3, y los incisivos están perdidos. Basado en dicho ejemplar y en las sinonimias establecidas (ver secciones 5.17 y 5.18), los caracteres 5–11, 18, 20–22, 27, 29, 32–47 se codifican como datos faltantes. Por otro lado, los caracteres referidos a los incisivos inferiores se codifican siguiendo la descripción y la ilustración originales (Ameghino, 1897: fig. 11).

- ***Prosotherium garzoni***: En un estudio previo (Seoane *et al.*, 2017) se codificó *Pt. garzoni* teniendo en cuenta el material tipo (MACN A 52-455 y 52-456), ya que la asignación taxonómica de los especímenes referidos a esta especie era dudosa y requería un estudio detallado. El estudio realizado en esta tesis (ver sección 5.16) permite codificar gran parte de los caracteres considerados entonces como datos faltantes, excepto los caracteres 34, 37, 42 y 45 que se mantienen como tales.

Con respecto a las matrices de Cerdeño y Reguero (2015) y Kramarz y Bond (2017), en esta tesis se realizan dos cambios. En relación con el proceso postorbital, los autores mencionados lo codificaron como poco pronunciado y cercano o posterior al extremo posterior del frontal (24[1]), mientras que en esta tesis no se pudo observar un cráneo con la superficie dorsal preservada que permita interpretar la condición de este carácter, por lo que se codificó como dato faltante (24[?]). Por otro lado, los autores indicaron que esta especie carece de cresta sagital (25[2]), pero en ACM 3731 (Fig. II.17A) se observa una cresta sagital baja, en forma de Y, limitada por los surcos temporales (25[1]).

Con respecto a la matriz de Kramarz y Bond (2017), también se cambió la codificación de los caracteres 38, 42 y 45. Los autores indican que el maxilar sobrepasa la extremidad más posterior de los nasales (38[1]), pero, en ACM 3731, se observa que el maxilar contacta con el frontal en el mismo nivel que la sutura nasofrontal (Fig. II.17A), por lo que se recodifica el carácter como ausente (38[0]). Los caracteres 42 y 45, grado de desarrollo de la *crista meatus* y presencia o ausencia de la apófisis paraoccipital, respectivamente, no se pudieron reconocer en los especímenes referidos a *Prosotherium*, con lo que se recodifican como datos faltantes (42[?] y 45[?]).

Por otro lado, Reguero y Prevosti (2010) codificaron el P4 como bilobulado (21[3]), pero el material asignado a esta especie, como ACM 3731 (Figs. II.15G–J; II.16I;

II.17E–F), permite reconocer que el P4 es subtriangular, por lo que el carácter se recodifica en este sentido (21[1]).

- ***Sallatherium altiplanense***: Reguero y Prevosti (2010) codificaron la morfología del P3 como subrectangular y del P4 como subtriangular. Sin embargo, Reguero y Cerdeño (2005: p. 675) indicaron que los P3–M3 de *Sallatherium* son ovoides, por lo que ambos caracteres se recodifican en dicho sentido (20[2] y 21[2]), modificando a su vez la codificación de Seoane y Cerdeño (2019). En cuanto a la fusión de tibia y fíbula, Cerdeño y Reguero (2015) y Kramarz y Bond (2017) indicaron un dato faltante, mientras que Seoane *et al.* (2017) la codificaron como corta y ancha (46[1]). Sin embargo, siguiendo la descripción original (Reguero y Cerdeño, 2005), se reconoce nuevamente como dato faltante (46[?]) (Seoane y Cerdeño, 2019).

- ***Tremacyllus impressus***: Sostillo *et al.* (2018) propusieron la sinonimia entre *T. impressus* y *T. incipiens*. Al aceptar la sinonimia, el tamaño relativo del P2 debe codificarse como variable (6[01]), ya que era la única diferencia entre estas especies (Seoane *et al.*, 2017). Adicionalmente, las autoras indican que la superficie oclusal posee la banda central de esmalte, con lo que se recodifica este carácter (17[1]), reflejando así una diferencia con la matriz de Cerdeño y Reguero (2015) y Kramarz y Bond (2017). De acuerdo con el estudio de Ercoli *et al.* (2018), la relación trigónido/talónido en el p3 se codifica como mayor a 1 (24[1]) (Seoane y Cerdeño, 2019).

6.4.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

La matriz de caracteres se analizó con el programa TNT (versión 1.5; Goloboff *et al.*, 2008) bajo pesos iguales. El soporte de los nodos se calculó mediante la herramienta de Bremer y Jackknife (diferencias de frecuencia, GC), indicándose cada valor por encima y debajo de las ramas previas a los nodos, respectivamente (Fig. II.21A). Los números de

los nodos se indican a la derecha de la bifurcación de cada nodo. El análisis resultó en seis AMPs, con un consenso estricto de 155 pasos, Índice de Consistencia, CI: 0,47 e Índice de Retención, RI: 0,71. El consenso estricto y las dos resoluciones alternativas del nodo 13 se muestran en la Figura II.21.

La familia Hegetotheriidae (Fig. II.21A; nodo 5) resultó monofilética y se recuperó la misma agrupación definida por Reguero y Prevosti (2010), pero al tratarse de grupos fósiles, puede definirse de tipo *stem-node* para incluir futuras especies que resulten basales a dicho nodo. De esta forma, Hegetotheriidae se define como el clado más inclusivo que contiene a *Prohegetotherium*, *Paedotherium*, su ancestro común y todos sus descendientes, pero no a *Mesotherium*. El clado está soportado por cinco sinapomorfias no ambiguas, de las cuales, una es una homoplasia (12[1]): M3 más corto que M2 (9[1]); i1 con longitud mesiodistal al menos 25% más larga que la del i2 (12[1]); premolares y molares con banda central de esmalte (17[1]); metacrística ausente en los molares (28[1]); m1–2 con forma regular a través del desgaste, con lóbulos labialmente redondeados (31[1]). Además, un carácter se optimizó como una ambigüedad: cara lingual de los premolares y molares recta y plana (13). Este carácter podría recuperarse como una sinapomorfia de acuerdo con cómo se codifique en *Trachytherus* y *Mesotherium*, actualmente como datos faltantes. Si la condición en estos taxones es como la ancestral (estado 0: ausente), entonces el cambio se reflejaría en el nodo 5 y el carácter 13[1] (presente) se recuperaría como una sinapomorfia de Hegetotheriidae.

Los hegetotéridos, históricamente, se consideraron conformando dos subfamilias, Hegetotheriinae y Pachyrukhinae. Sin embargo, en este análisis, la tradicional subfamilia Hegetotheriinae no se recupera como un clado, ya que *Hegetotherium novum* no se agrupa con los restantes taxones considerados hegetoterinos, al contrario que en análisis de Seoane *et al.* (2017). Por otro lado, Kramarz y Paz (2013) obtuvieron un resultado similar

al de esta tesis y consideraron que Hegetotheriinae podría considerarse monofilética si se excluye a *Hegetotherium novum* y *Hegetotheriopsis sulcatus* de dicho clado. Teniendo en cuenta dicha similitud, podemos considerar que Hegetotheriinae es monofilética (Fig. II.21A; nodo 6) si se define como el clado más inclusivo que contiene a *Sallatherium altiplanense*, *Hemihegetotherium achataleptum*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes, pero no a *Pachyrukhos moyani* (definición *stem-based* sensu de Queiroz y Gauthier, 1990, 1992), lo que dejaría por fuera de la subfamilia a *Hegetotherium novum*, la cual debería ser transferida de género.

El mencionado clado, definido como Hegetotheriinae, agrupa a todas las especies de los géneros *Prohegetotherium*, *Hemihegetotherium* y *Sallatherium*, como también a las especies *Hegetotherium mirabile* y *Hegetotherium cerdasensis* (Fig. II.21A; nodo 6), clado soportado por dos sinapomorfias no ambiguas, siendo una de ellas una homoplasia (8[1]): ángulo formado por el ectolofos y la cara distal del M1 aproximadamente igual a 90° (8[1]) y surco posterolingual del m3 como un punto de inflexión, alrededor de 90° (16[1]). *Sallatherium altiplanense* es la especie más basal del clado y el resto de las especies forman dos grupos hermanos (Fig. II.21A; nodo 7), compartiendo tres sinapomorfias no ambiguas, todas homoplásicas: extremo posterolingual en m1–2 no proyectado (15[1]), trigónido del p3 < al talónido (24[2]) y placa cigomática (enfrente de la órbita) presente (41[1]). Uno de los clados agrupa en una politomía a todas las especies de *Prohegetotherium* junto con *Hegetotherium cerdasensis* (Fig. II.21A; nodo 8). Este agrupamiento está soportado por dos sinapomorfias no ambiguas, ambas homoplasias: P3–4 triangulares (20[1] y 21[1]). Este resultado imposibilita determinar la monofilia del género *Prohegetotherium*, así como las relaciones de las especies que lo componen. Hay que tener en cuenta que una de las soluciones alternativas de este clado considera a *Hegetotherium cerdasensis* como grupo hermano de las tres especies de

Prohegetotherium, resultando este género monofilético. El otro grupo, soportado por dos sinapomorfias no ambiguas: longitud mesiodistal del I1 \geq 20% más grande que la del M1 (5[1]) y longitud del p2 menor al 80% de la longitud del p3 (30[1]), incluye a *Hegetotherium mirabile* como taxón basal a todas las especies del género *Hemihegetotherium* (Fig. II.21A; nodo 9). De acuerdo con la posición de *Hegetotherium mirabile*, *Hegetotherium novum* y *Hegetotherium cerdasensis*, *Hegetotherium* resulta un género polifilético. Teniendo en cuenta la posición filogenética de *Hegetotherium novum* y la definición de Hegetotheriidae propuesta en esta tesis, esta especie no tendría que considerarse dentro de la subfamilia como se hizo en el Capítulo V, Sistemática Paleontológica. Sin embargo, la condición polifilética de *Hegetotherium* evidencia la necesidad de revisar el género, pero así también los géneros *Sallatherium* y *Prohegetotherium*, incluyendo el material excluido de *Ph. sculptum* por Kramarz y Bond (2017) antes de tomar una decisión taxonómica.

A diferencia del resultado obtenido por Vera (2019), cuyo análisis es el único que incluye a todas las especies de *Hemihegetotherium*, el género resulta monofilético. Vera (2019) obtuvo a *Hm. tantillum* agrupado con *Hm. trilobus*, por un lado, y a *Hm. torresi* con *Hm. achataleptum* y la muestra de La Pampa (*Hm. achataleptum* en Cerdeño y Montalvo, 2002), por otro. En cambio, el presente análisis muestra a todas las especies de *Hemihegetotherium* en un clado (Fig. II.21A; nodo 10) soportado por cuatro sinapomorfias no ambiguas, todas homoplásicas: cemento presente como una capa gruesa (0[1]), raíz del C labial al P1 del p1 labial al p2 (4[1]), muesca en cara distal del M3 ausente (11[0]) y surco posterolingual del m3 ancho y somero (16[0]). *Hemihegetotherium tantillum* es la especie más basal, seguida por *Hm. torresi* como grupo hermano del clado que reúne a *Hm. achataleptum* y *Hm. trilobus* (Seoane y Cerdeño, 2019). Esta posición de *Hm. torresi* (Fig. II.21A; nodo 11) está soportada por

cuatro sinapomorfias no ambiguas, siendo tres de ellas homoplásicas (6[1], 15[0] y 20[1]): longitud del P2 menor al 80% de la longitud del P3 (6[1]), M3 semicircular (10[3]), extremo posterolingual de los m1–2 no proyectado (15[0]) y P3 subtriangular (20[1]). A su vez, *Hm. trilobus* y *Hm. achataleptum* comparten dos sinapomorfias no ambiguas, ambas homoplásicas (Fig. II.21A; nodo 12): P4 y M1–2 ovoides (21[2] y 22[1], respectivamente).

El otro clado (Fig. II.21A; nodo 13) muestra una politomía que incluye a *Hegetotheriopsis sulcatus*, *Hegetotherium novum* y Pachyrukhinae, soportada por una única sinapomorfia no ambigua homoplásica: la ausencia de la muesca en la cara distal del M3 (11[0]). Como se mencionó más arriba, los AMPs muestran la posición alternativa de *Hegetotherium novum* o *Hegetotheriopsis sulcatus* como la especie más basal del clado (Fig. II.21B–C). La posición de *Hegetotheriopsis* difiere con respecto al resultado de Kramarz y Bond (2017), donde aparece como el taxón más basal de Hegetotheriidae, compartiendo con Pachyrukhinae la ausencia de I2/i3. Al recodificar el carácter referido a la presencia de i3 (Kramarz y Paz, 2013: i3 en MACN PV CH2011–2012), *Hegetotheriopsis sulcatus* se recupera como el grupo hermano de Pachyrukhinae (Fig. II.21B), posición soportada por una sinapomorfia ambigua: longitud del P4 al menos un 80% de la longitud del M1 (29[0]). Por otro lado, Kramarz y Bond (2017) optimizaron los caracteres sobre el árbol consenso en lugar de utilizar los siete AMPs que obtuvieron, resultando así en una optimización diferente, con sinapomorfias no ambiguas que, en realidad, están basadas en caracteres ambiguos, lo que es considerado un error metodológico por Goloboff *et al.* (2008). Es por ello que los autores obtuvieron nodos bien soportados, como el de Pachyrukhinae, con 11 sinapomorfias no ambiguas, cuando en realidad solo tres (caracteres 17, 28 y 31 en dicho análisis) son verdaderamente no ambiguas.

Kramarz y Paz (2013) fueron los primeros en incluir a *Hegetotherium novum* en un análisis filogenético como un taxón terminal, concluyendo que la especie debería ser transferida a un género diferente, ya que no resultó anidada con *Hegetotherium mirabile*. En el análisis posterior de Kramarz y Bond (2017), *Hegetotherium novum* resultó agrupado con *Prohegetotherium sculptum*, por lo que transfirieron *H. novum* al género *Prohegetotherium*. Por su parte, Seoane *et al.* (2017) obtuvieron a *Hegetotherium novum* separado tanto de *Hegetotherium mirabile* como de *Prohegetotherium sculptum*. El análisis actual revela que *H. novum* está más cercanamente relacionada con Pachyrukhinae que con *Hegetotherium* o *Prohegetotherium* (Seoane y Cerdeño, 2019), en contra de los análisis previos mencionados. Cuando *H. novum* se recupera como el grupo hermano de Pachyrukhinae (Fig. II.21C), su posición está soportada por una sinapomorfia ambigua: la ausencia de metastilo en el M3 (27[0]), resultado que proviene de la nueva codificación de *Prohegetotherium sculptum*, *Prosotherium garzoni* y *Propachyrukos smithwoodwardi*, junto con la inclusión de nuevas unidades terminales, como *Pachyrukhos politus* y *Hegetotherium cerdasensis* (ver sección 6.3.4). Aunque la posición de *H. novum* no apoya su relación con *Hegetotherium mirabile*, tampoco sostiene su inclusión en *Prohegetotherium*, lo que soporta la diferenciación taxonómica entre *Hegetotherium novum* y *Prohegetotherium sculptum* propuesta en la sección 5.5, aunque sus afinidades no estén bien resueltas actualmente.

Pachyrukhinae (Fig. II.21A; nodo 14) resultó un grupo monofilético, como en la mayoría de las filogenias previas (Croft y Anaya, 2006; Reguero y Prevosti, 2010; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2017), pero está relacionado con *Hegetotheriopsis sulcatus* y *Hegetotherium novum* debido a la gran cantidad de datos faltantes en especies como *Propachyrukos smithwoodwardi*, que resultó ser el taxón más basal del clado, coincidiendo con Cerdeño y Reguero (2015). La

subfamilia Pachyrukhinae (nodo 14) no está soportada por sinapomorfías no ambiguas. Cuando *Hegetotheriopsis sulcatus* se recupera como el grupo hermano de Pachyrukhinae, este grupo comparte dos sinapomorfías ambiguas: m3 trilobulado con tercer lóbulo redondeado (14[1]) y m1–2 con forma regular a través del desgaste con lóbulos labialmente angulados (31[2]) (Fig. II.21B). Por otro lado, cuando *Hegetotherium novum* se recupera como el grupo hermano, Pachyrukhinae comparte una sinapomorfía ambigua: P3–4/p3–4 no molarizados (19[0]) (Fig. II.21C). Es posible que si pudiese codificarse la gran cantidad de datos faltantes presentes en *Hegetotherium novum*, *Hegetotheriopsis sulcatus* y *Propachyrucos smithwoodwardi*, caracteres como el tamaño relativo del I1 (5), tamaño relativo del M3 (9), la forma del m3 (14), la molarización de los P3–4/p3–4 (19), m1–2 con forma regular a través del desgaste (31), el proceso postorbital (34), el foramen infraorbital sobre los molares (40), la placa cigomática (41) y el proceso descendente del maxilar enfrente del foramen infraorbital (43), la cantidad de forámenes accesorios en el maxilar (44) y la extensión lameliforme de la parte ventral de la bulla (45), podrían convertirse en sinapomorfías no ambiguas.

El resto de los paquiruquinos (excepto *Propachyrucos smithwoodwardi*) forman un clado soportado por dos sinapomorfías no ambiguas, ambas homoplásicas (Fig. II.21A; nodo 15): C/c ausente (2[1]) y diastema anatómico presente (26[2]). A su vez, el nodo 15 está conformado por dos clados. Uno de ellos agrupa a *Medistylus dorsatus* y *Prosotherium garzoni* (Fig. II.21A; nodo 16) y comparte cuatro sinapomorfías no ambiguas, dos de ellas homoplásicas (20[1] y 21[1]): molares superiores con un único surco lingual profundo (7[2]), P3 subtriangular (20[1]), P4 subtriangular (21[1]), M1–2 bilobulados (22[2]). El otro, nodo 17 (Fig. II.21A), agrupa a los paquiruquinos más recientes, *Pachyrukhos*, *Paedotherium* y *Tremacyllus*, que comparten seis sinapomorfías no ambiguas, tres de ellas homoplásicas (3[1], 8[1] y 16[0]): P1/p1 ausente (3[1]), ángulo

formado por el ectolofó y la cara distal del M1 aproximadamente igual a 90° (8[1]), M3 triangular, agudo posteriormente (10[1]), surco posterolingual del m3 ancho y somero (16[0]), órbita muy agrandada (39[2]) y tibia y fibula con fusión larga y estrecha (46[2]). La posición de *Propachyrucos smithwoodwardi*, *Medistylus dorsatus* y *Prosotherium garzoni* difiere de la obtenida por Vera (2019), quien mantuvo la codificación empleada por Kramarz y Bond (2017) y no tuvo en cuenta lo propuesto por Seoane y Cerdeño (2019).

Las dos especies de *Pachyrukhos*, *P. moyani* y *P. politus*, resultaron agrupadas con *Paedotherium kakai* en una politomía (Fig. II.21A; nodo 18) soportada por una sinapomorfia no ambigua homoplásica: P3–4/p3–4 molarizados (19[2]). Hay que tener en cuenta que *Paedotherium kakai* fue definida sobre un único fragmento mandibular con la serie p4–m3 (Reguero *et al.*, 2015) y que, según Sinclair (1909), Cerdeño y Bond (1998) y esta tesis, no se puede encontrar ningún carácter en la serie p4–m3 que permita reconocer, sin dudas, que esa serie dental pertenece a *Paedotherium*. La única característica mencionada por Cerdeño y Bond (1998) en la diagnosis de *Paedotherium*, relativa a la serie p4–m3, es la forma triangular del tercer lóbulo del m3. De acuerdo con Reguero *et al.* (2015), el tercer lóbulo del m3 en *Paedotherium kakai* es más similar a *Pachyrukhos* que a *Paedotherium*. Otro rasgo mencionado por los autores es la ausencia de cemento en los molariformes de *Paedotherium kakai*, lo cual también es más similar a *Pachyrukhos* que a *Paedotherium*, ya que en el primero, el cemento suele estar ausente o en una capa delgada. Por último, el índice de hipsodoncia estimado por Reguero *et al.* (2015) es un tercio más pequeño que en *Paedotherium typicum* y *Paedotherium bonaerense*, pero solo un cuarto más pequeño que en *Pachyrukhos* (Reguero *et al.*, 2015: tabla 2). Sin embargo, el índice de hipsodoncia varía con la abrasión producida por el sedimento y/o la disponibilidad de pasto, por lo que no es un buen parámetro para realizar

comparaciones interespecíficas dentro de un género (Kubo y Yamada, 2014). Teniendo en cuenta lo anteriormente expresado, *Paedotherium kakai* podría pertenecer a *Pachyrukhos*, lo cual es coherente con el resultado filogenético obtenido (Fig. II.21A). Esta interpretación implica que *Pachyrukhos* estaría presente en el Mioceno tardío, lo cual ya fue propuesto por Cerdeño y Bond (1998), a partir de unos restos provenientes de Arroyo Chasicó. La corroboración de esta hipótesis requiere estudios más detallados del material de *Paedotherium kakai*, así como ejemplares más completos, pero parece claro que la inclusión de esta especie en el género *Paedotherium* no está totalmente justificada. Si se considera que *Paedotherium kakai* pertenece a *Pachyrukhos*, tanto este género como *Paedotherium* son monofiléticos (Fig. II.21A; nodo 18 y nodo 20, respectivamente).

Con dicha consideración sobre *Pd. kakai*, *Tremacyllus* resulta ser el grupo hermano de *Paedotherium* (Fig. II.21A; nodo 19), compartiendo dos sinapomorfias no ambiguas, una de ellas homoplásica (0[1]): cemento como una capa gruesa (0[1]) y metápodos con una quilla gruesa (47[1]). Este resultado es distinto al obtenido por Ercoli *et al.* (2018), quienes no incluyeron en el análisis las especies más antiguas de Pachyrukhinae.

La monofilia del clado formado por las tres especies de *Paedotherium*, *Pd. bonaerense*, *Pd. typicum* y *Pd. minor*, está sustentada por tres sinapomorfias no ambiguas, dos de ellas homoplásicas (17[2] y 19[1]): m3 trilobulado con tercer lóbulo triangular (14[2]), ausencia de rasgos morfológicos en la superficie oclusal (17[2]), P3–4/p3–4 poco molarizados (19[1]). *Paedotherium minor* es la especie más basal, grupo hermano de *Pd. bonaerense* y *Pd. typicum*, este clado soportado por una sinapomorfia no ambigua homoplásica (Fig. II.21A; nodo 21): trigónido y talónido del p3 subiguales (24[0]).

En cuanto a la relación de la filogenia con el registro estratigráfico, el resultado es muy concordante, con el único desfasaje en *Hegetotheriopsis sulcatus* y *Hegetotherium*

novum (Fig. II.22). El clado que agrupa a *Prohegetotherium*, *Sallatherium*, *Hemihegetotherium*, *H. mirabile* y *H. cerdasensis* (nodo 6; Fig. II.21A), indica que el origen de este clado se remonta a la EMS Deseadense (Oligoceno Tardío), edad en la que se registran *Prohegetotherium* y *Sallatherium*, los taxones más antiguos de este clado. El grupo hermano de este nodo es el clado que agrupa a *Hegetotheriopsis sulcatus*, *Hegetotherium novum* y Pachyrukhinae (nodo 13; Fig. II.21A). Dado que los nodos 6 y 13 son grupos hermanos, tuvieron que originarse en el mismo momento, lo que implica un linaje fantasma para *Hegetotheriopsis sulcatus*, como propusieron Kramarz y Paz (2013), y *Hegetotherium novum* (Seoane *et al.*, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019). En ambos casos resultó un linaje de, al menos, 4 Ma, mientras que el cladograma calibrado (Fig. II.22) obtenido muestra un linaje fantasma de, aproximadamente, 10 Ma.

CAPÍTULO VII

ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO

7.- ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO

Este capítulo se basa en el análisis paleobiogeográfico realizado en una fase inicial de la tesis (Seoane *et al.*, 2017), el único existente sobre la familia Hegetotheriidae. Desde la publicación de dicho estudio, a la actualidad, se produjeron varias modificaciones en el conocimiento de los hegetotéridos. Por un lado, se describieron especies nuevas (Croft *et al.*, 2016; Vera, 2019), se registraron nuevos hallazgos en nuevas localidades, (Bostelmann *et al.*, 2016), se establecieron nuevas sinonimias (Seoane y Cerdeño, 2019; Seoane *et al.*, 2019; Capítulo V de esta tesis) y se produjeron modificaciones en las relaciones filogenéticas de los hegetotéridos (Kramarz y Bond, 2017; Seoane y Cerdeño, 2019; Vera, 2019; Capítulo VI de esta tesis). Por tales motivos, es necesario realizar un nuevo estudio paleobiogeográfico, con el fin de evaluar todas las novedades y analizar como impactaron con respecto al estudio previo.

7.1.- INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

Históricamente, la familia Hegetotheriidae se estudió desde un punto de vista sistemático (Ameghino 1889, 1894a, 1897; Lydekker, 1894; Sinclair, 1909; Simpson, 1945a; Chaffee, 1952; entre otros). Hace unos 25 años, se comenzó a estudiar desde un punto de vista filogenético (Cifelli, 1993; Cerdeño y Bond, 1998; Reguero, 1999; Croft y Anaya, 2006; Kramarz y Paz, 2013; entre otros). Últimamente, surgieron diversos estudios sobre esta familia de mamíferos, como tafonómicos y paleohistológicos (Tomassini *et al.*, 2014, 2017), biomecánicos (Elissamburu, 2004), ecomorfológicos (Sosa y García-López, 2018; Ercoli *et al.*, 2019) y de reemplazo dental (Cerdeño *et al.*, 2017; Sostillo *et al.*, 2018). Sin embargo, no existe un estudio paleobiogeográfico del grupo, lo que llevó a realizar uno en una etapa temprana de la tesis (Seoane *et al.*, 2017).

En ese estudio, basado en el registro fósil de los hegetotéridos y mediante la interpretación de los distintos eventos tectónicos, climáticos y marinos publicados, se definieron las áreas ancestrales de cada especie analizada. Esto permitió asegurar que las áreas interpretadas estaban delimitadas por barreras geográficas (por ejemplo: levantamientos tectónicos, transgresiones marinas, climas regionalizados) y que no existía continuidad terrestre entre ellas. Como se trataba de un lapso grande, se separó en dos períodos: Oligoceno Tardío–Mioceno Temprano y Mioceno Medio–Plioceno.

Una vez definidas las áreas ancestrales, con la filogenia obtenida previamente (ver Seoane *et al.*, 2017), se realizó el análisis paleobiogeográfico con el software RASP 3.2 (método Bayesiano —BMM) y se pudo reconstruir la historia paleobiogeográfica de los Hegetotheriidae. Se reconocieron 33 eventos dispersivos (aunque solo 19 tienen sentido biogeográfico), nueve eventos vicariantes y dos extinciones. Se reconoció el área de la Cuenca de San Jorge (provincia de Chubut) como el área de origen tanto para la familia como para ambas subfamilias. En el estudio, también se trató de demostrar los errores intrínsecos del RASP, los cuales pueden alterar las probabilidades de determinadas áreas si no se tienen en cuenta a la hora de analizar los resultados (ver Seoane *et al.*, 2017: App. 4).

Ahora, se repite el análisis, incorporando los cambios filogenéticos (Seoane y Cerdeño, 2019; Capítulo VI) y las modificaciones o novedades taxonómicas (Croft *et al.*, 2016; Kramarz y Bond, 2017; Ercoli *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018; Seoane y Cerdeño, 2019; Seoane *et al.*, 2019; Vera, 2019; Capítulo V).

7.2.- METODOLOGÍA

El programa RASP 4.2 requiere la filogenia y la distribución de los taxones involucrados como datos de entrada. Como la nueva versión del programa acepta árboles

con politomías, se cargó el consenso estricto de los seis AMPs obtenidos. Por otro lado, se cargó la distribución de los taxones bajo estudio, para lo que se utilizaron las mismas áreas definidas previamente (Seoane *et al.*, 2017). Se asigna una letra por cada área en la que se halló el taxón analizado, generando la distribución de los taxones (Tabla II.8). Se tuvieron en cuenta los especímenes que están asignados a un taxón, descartándose asignaciones de tipo confer o tentativa, como tampoco se tuvieron en cuenta los especímenes muy fragmentarios. Se aplicó este criterio con el fin de establecer la distribución de los taxones mediante especímenes con el menor grado de incertidumbre taxonómica.

Se llevó a cabo un análisis bayesiano binario (método BBM), con el propósito de realizar un estudio lo más similar posible al anterior. Se aplicó una búsqueda de 50.000 ciclos, con 100 cadenas y 10 áreas por nodo (el máximo número de áreas).

7.3.- DELIMITACIÓN DE LAS ÁREAS ANCESTRALES

Varios estudios que analizan las distribuciones de taxones recientes seleccionan las áreas ancestrales asignándolas a eco-regiones (Díaz Gomez, 2009; Ojeda *et al.*, 2013), o cuando los estudios son a escala global, usan directamente los continentes (Sanmartín y Ronquist, 2004; Almeida *et al.*, 2012; Ezcurra y Agnolín, 2012). En el caso de los organismos fósiles, se aplicó el último método y se consideraron los continentes sin tener en cuenta los aspectos paleobiogeográficos (Alberdi *et al.*, 2007). En esa oportunidad, las áreas se delimitaron considerando la edad de cada localidad y las condiciones paleobiogeográficas de cada momento particular, intentando establecer si las localidades constituían un área continua o si existían rasgos paleobiogeográficos que permitieran asumir el aislamiento entre las localidades. Dado que la historia paleobiogeográfica de los hegetotéridos es muy larga (Oligoceno Tardío–Pleistoceno), se analizaron las áreas

de procedencia teniendo en cuenta dos períodos de tiempo: Oligoceno Tardío–Mioceno Temprano y Mioceno Medio–Pleistoceno.

Oligoceno Tardío–Mioceno Temprano

En este período de tiempo, la mayor parte de Patagonia estaba sumergida bajo el mar Patagónico, producto de la transgresión marina del océano Atlántico, lo que delimitó pequeñas regiones emergidas (Uliana y Biddle, 1988; Aragón *et al.*, 2011; Quattrocchio *et al.*, 2011; Cuitiño *et al.*, 2012) donde se hallan los fósiles. Por otro lado, el Altiplano Norpatagónico de 1.200 m de altura, cuya formación había comenzado en el Eoceno, se convirtió en una barrera topográfica, no solo entre los océanos Atlántico y Pacífico, sino entre la Patagonia meridional y el resto del continente (Aragón *et al.*, 2011).

Desde el Eoceno en adelante, el levantamiento del Altiplano Boliviano causó la separación entre las localidades del noroeste y sudeste de Bolivia (Lamb y Hoke, 1997).

Entre el Oligoceno Tardío y el Mioceno hubo un período de clima cálido, el cual permitió la expansión de la flora meso y megatermal a latitudes medias de Patagonia (Barreda y Palazzesi, 2007). En el Mioceno Temprano, la provincia paleofitogeográfica Transicional ocupó América del Sur desde el paralelo 30 hacia el sur, limitando al sur y al oeste con la provincia *Nothofagidites* (Barreda *et al.*, 2007; Fig. II.23A). Después del comienzo del Mioceno, debido al enfriamiento de la Antártida, ocurrió una transición estructural desde una flora dominada por bosques a una donde los arbustos y las hierbas se volvieron predominantes (Barreda *et al.*, 2007). En lo que es hoy el norte de Argentina (las regiones de los Valles Calchaquies y Mesopotamia), se estableció la provincia paleofitogeográfica Neotropical (Fig. II.23A–B), muy similar al actual Dominio Chaqueño; en el sudoeste, la provincia paleofitogeográfica *Nothofagidites* se desarrolló

de forma similar a la actual provincia Subantártica, pero más expandida (Barreda *et al.*, 2007; Iglesias *et al.*, 2011; Quattrocchio *et al.*, 2011).

Durante este período se registraron siete áreas, las cuales se indican en la Figura II.23 junto con sus correspondientes registros fósiles:

Área A (Fig. II.24; Tabla II.8)—Las localidades fósiles de Scarritt Pocket (Chubut), Cabeza Blanca (Chubut), La Flecha y Deseado (NE de la provincia de Santa Cruz) corresponden a los depósitos del Oligoceno Tardío de la cuenca de San Jorge, mientras que Gaiman y Colhué Huapí (Chubut) son depósitos del Mioceno Temprano de la misma cuenca. En el Oligoceno Tardío, se registran *Prohegetotherium sculptum*, *Propachyrucos smithwoodwardi*, *Prosotherium garzoni* y *Medistylus dorsatus* (Reguero *et al.*, 2007; Kramarz y Bond, 2017; Capítulo V). En el Mioceno Temprano, se registran *Hegetotherium novum*, *Hegetotheriopsis sulcatus* y *Pachyrukhos politus* (Kramarz y Paz, 2013; capítulo V). El área estuvo aislada del resto hacia el norte por el desarrollo del Altiplano Norpatagónico, el cual actuaba como una barrera topográfica entre los océanos Atlántico y Pacífico, y entre Patagonia y el resto de América y hacia el sur por el mar Patagónico (Uliana y Biddle, 1988; Pindell y Tabbutt, 1995; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Aragón *et al.*, 2011).

Área B (Fig. II.24; Tabla II.8)—Localizada en las cercanías de Malargüe (provincia de Mendoza), norte de la cuenca de Neuquén; se recuperaron restos de *Prohegetotherium schiaffinoi*, *Prohegetotherium malalhuense* y *Prosotherium garzoni* (Cerdeño y Reguero, 2015; Capítulo V). Esta área estuvo bastante aislada por el Altiplano Norpatagónico al sur, el mar Patagónico al norte y al este (Pindell y Tabbutt, 1995; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006) y por el desarrollo de los proto-Andes al oeste (Aragón *et al.*, 2011).

Área C (Fig. II.24; Tabla II.8)—Esta área corresponde a los terrenos altos de la región de Mesopotamia (noreste de Argentina, provincias de Entre Ríos y Corrientes) y el sudoeste de Uruguay. Los depósitos del Oligoceno Tardío con restos de *Prohegetotherium schiaffinoi* (Kraglievich, 1932; Reguero y Cerdeño, 2005), presentes en ambos países, corresponden a diferentes afloramientos de la Formación Fray Bentos (Kraglievich, 1932; Bond *et al.*, 1998; Cerdeño *et al.*, en preparación). El área estuvo aislada del resto de la Argentina por el mar Patagónico (Cuitiño *et al.*, 2012), pero permaneció unida con el resto de América del Sur y, a pesar de esto, aun no se encontraron hegetotéridos en Brasil y Paraguay.

Área D (Fig. II.24; Tabla II.8)—Corresponde a los depósitos del Oligoceno Tardío de Salla, en el centro oeste de Bolivia, donde se halló *Sallatherium altiplanense* y *Prohegetotherium schiaffinoi* (Reguero y Cerdeño, 2005). Esta área estaba en el norte del Altiplano Boliviano, el cual pudo haber funcionado como una barrera topográfica entre las localidades al sur y al norte de éste, dado que, en este período geológico, el Altiplano tenía más de 1 km de altura, producto del primer estadio de sedimentación (Eoceno a Oligoceno), y había desarrollado un arco volcánico en el centro (Lamb y Hoke, 1997).

Área E (Fig. II.24; Tabla II.8)—Localizada en la cuenca Neuquén, reconocida en los depósitos del Mioceno Temprano de Barda Negra (Neuquén) y Paso Córdoba (Río Negro), donde se registra *Hegetotheriopsis sulcatus* (Kramarz y Paz, 2013). Estuvo aislada de las áreas del norte por la transgresión marina del Mioceno Temprano (Uliana y Biddle, 1988; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006) y de las áreas del sur por el Altiplano Norpatagónico (Aragón *et al.*, 2011).

Área F (Fig. II.24; Tabla II.8)—Localizada en la cuenca Magallanes, se reconoce por los depósitos del Mioceno Temprano de la Formación Santa Cruz, en la provincia homónima. Se recuperaron los restos de *Hegetotherium mirabile* y *Pachyrhinos moyani*

(Capítulo V). Esta área estuvo aislada de las demás áreas por la transgresión marina del Mioceno Temprano (Uliana y Biddle, 1988; Pindell y Tabbutt, 1995; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Área G (Fig. II.24; Tabla II.8)—Localizada en el norte de la provincia de Mendoza, se reconoce en los depósitos de la Formación Mariño en Divisadero Largo (Mendoza). El hegetotérido *Ethegotherium carettei* se identificó como *Prohegetotherium schiaffinoi* (Reguero y Cerdeño, 2005) y procedente de dicha formación y no de la Formación Divisadero Largo a la que fue asignado originalmente (Minoprio, 1947; Simpson *et al.*, 1962; López y Manasero, 2008; Cerdeño *et al.*, 2008). La Formación Mariño se considera Mioceno Temprano (EMS Santracruzense; Cerdeño, 2007; Cerdeño y Vucetich, 2007; Cerdeño *et al.*, 2018), con una edad máxima de depositación de $19,2 \pm 0,26$ Ma (Buelow *et al.*, 2018). Esta área estuvo aislada del resto por la transgresión marina del Mioceno Temprano (Uliana y Biddle, 1988; Pindell y Tabbutt, 1995; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Mioceno Medio–Pleistoceno

Durante el Mioceno Temprano, el mar Patagónico se retiró y, posteriormente, durante el Mioceno Medio–Tardío, ocurrió una nueva transgresión marina desde el océano Atlántico, denominada mar Paranaense (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Esta transgresión marina no ocupó una gran parte de la Patagonia, sino la mayor parte del noreste y centro norte de Argentina y el noroeste de América del Sur (Uliana y Biddle, 1988; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Donato, 2006; Fig. II.25).

El desarrollo de hielo, junto con la regresión marina en la mayoría de la Patagonia (Uliana y Biddle, 1988; Pindell y Tabbutt, 1995; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006), causó el enfriamiento y la aridez en la Patagonia extra-andina, lo que resultó en el

reemplazo de la provincia paleofitogeográfica Transicional por la provincia Proto Espinal/Estepa (Barreda *et al.*, 2007; Quattrocchio *et al.*, 2011; Fig. II.23B). Durante este intervalo, se identificó una expansión de elementos arbustivos, los cuales coinciden con la desaparición de los elementos megatermales hacia el Mioceno Tardío en Patagonia (Barreda y Palazzesi, 2007; Barreda *et al.*, 2007; Quattrocchio *et al.*, 2011).

La subducción de la placa de Nazca bajo la placa Sudamericana, que comenzó en el Mioceno Temprano, causó el levantamiento de los Andes. Esta cadena montañosa comenzó a funcionar como una barrera topográfica desde el Mioceno Tardío, bloqueando los vientos del Pacífico y dejando la humedad sobre el lado oeste de los Andes (Aragón *et al.*, 2011; Compagnucci, 2011). Esto incrementó la sequedad en Patagonia, favoreciendo la expansión de los elementos arbustivos, agrupando el bosque de elementos mesotermiales (principalmente *Nothofagus*) en la región más occidental de los Andes patagónicos (Barreda *et al.*, 2007).

Durante el Plioceno, el levantamiento de los Andes centrales (Argentina y Chile) y de los sistemas orográficos orientales, como la Puna, las regiones Pampeana y Mesopotamia de Argentina (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006), provocaron la retirada del mar Paranaense (Uliana y Biddle, 1988). El levantamiento de los Andes centrales y de la región Pampeana fue determinante en el desarrollo de las condiciones xéricas actualmente presentes entre estas cadenas montañosas (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Durante el Plioceno Tardío, la comunicación entre los océanos Pacífico y Atlántico se cerró con el levantamiento del Istmo de Panamá (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Debido al desplazamiento hacia el norte de América del Sur y la apertura del pasaje de Drake, se estableció definitivamente la Corriente Circumpolar Antártica, lo que generó la formación de hielo permanente en la Antártida y la disminución del nivel del mar (Nullo y Combina, 2011). Como resultado de estos cambios, el Plioceno fue

relativamente más frío que el Mioceno, con una marcada estacionalidad y subdivisión ambiental (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006), pero en el Plioceno medio hubo un clima global más cálido que el actual (Compagnucci, 2011). Respecto a la flora, durante el Plioceno, se mantuvieron las provincias paleofitogeográficas Neotropical, *Nothofagidites* y ProtoEspinal/Estepa, aunque no hay evidencia directa de las últimas dos (Barreda *et al.*, 2007).

Durante este período, se reconocen cinco áreas, las cuales se indican en la Figura II.24 junto con sus correspondientes registros fosilíferos:

Área E (Fig. II.25; Tabla II.8)—Esta área se reconoció en el período anterior con los registros de *Hegetotheriopsis sulcatus* en el Mioceno Temprano (ver arriba). En este período se consideran los registros de *Hemihegetotherium tantillum*, *Hegetotherium mirabile* y *Pachyrukhos moyani* en Formación Collón Curá, en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (Vera, 2019; Capítulo V). En este período, el área se encontraba separada de las demás al norte y al este por el mar Paranaense (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006), al sur por el Altiplano Norpatagónico (Aragón *et al.*, 2011) y al oeste por el levantamiento de los Andes (Aragón *et al.*, 2011).

Área G (Fig. II.25; Tabla II.8)—Esta área se reconoció en el período anterior únicamente en el norte de la provincia de Mendoza (ver arriba). En este período se consideran las localidades de Huayquerías de San Carlos (provincia de Mendoza), Puchuzum (provincia de San Juan) y varios sitios en la provincia de La Pampa (ver Cerdeño y Montalvo, 2002; Sostillo *et al.*, 2018; Sostillo *et al.*, en prensa). Los restos de hegetotéridos recuperados corresponden a *Hemihegetotherium achataleptum* (Cerdeño y Contreras, 2000; Cerdeño y Montalvo, 2002; Sostillo *et al.*, en prensa), *Hemihegetotherium torresi* (Sostillo *et al.*, en prensa), *Tremacyllus impressus* (Sostillo *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018; Sostillo *et al.*, en prensa) y *Paedotherium minor* (Cerdeño

y Bond, 1998; Ercoli *et al.*, 2018; Sostillo *et al.*, en prensa). El área estuvo aislada en el sur y el este por el mar Paranaense y en el norte por la cadena montañosa Pampeana (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Área H (Fig. II.25; Tabla II.8)—Localizada en el noroeste de Argentina, noreste de Chile y sur de Bolivia, se reconoce por los registros fósiles en las formaciones Corral Quemado, Chiquimil y El Morterito (provincia de Catamarca), Formación Palo Pintado (provincia de Salta), Formación Huaylas (Chile) y en los depósitos de Quebrada Honda (Bolivia). Los hegetotéridos hallados en esta región corresponden a *Hegetotherium cerdasensis* (Bostelmann *et al.*, 2016; Croft *et al.*, 2016), *Hemihegetotherium trilobus* (Croft y Anaya, 2006); *Paedotherium kakai* (Reguero *et al.*, 2015), *Hemihegetotherium achataleptum* (Rovereto, 1914) y *Tremacyllus impressus* (Sostillo *et al.*, 2018). Esta región estuvo aislada en el este por el mar Paranaense (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006) y en el oeste por el levantamiento de los Andes (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Aragón *et al.*, 2011).

Área I (Fig. II.25; Tabla II.8)—Esta área se reconoce por los depósitos de Arroyo Chasicó, Mar del Plata, Chapadmalal, Monte Hermoso y Quequén Grande (región Pampeana, provincia de Buenos Aires). Se hallaron *Hemihegetotherium torresi* (Cabrera y Kraglievich, 1931), *Paedotherium minor*, *Paedotherium typicum*, *Paedotherium bonaerense* (Cerdeño y Bond, 1998; Vera y Ercoli, 2018; Ercoli *et al.*, 2018) y *Tremacyllus impressus* (Cerdeño y Bond, 1998; Sostillo *et al.*, 2018). En esta área se hallaron los restos de hegetotéridos más recientes, referidos a la EMS Marplatense (Pleistoceno Temprano) (Cerdeño y Bond, 1998; Beilinson y Taglioretti, 2013). Esta región corresponde a una isla formada en la provincia de Buenos Aires en el Mioceno Medio–Tardío debido a la transgresión marina del mar Paranaense (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Área J (Fig. II.25; Tabla II.8)—Esta área se reconoce por los registros de las formaciones Cura Brochero (provincia de Córdoba) y Río Quinto (San Luis). Se recuperaron los restos de *Paedotherium typicum*, *Paedotherium bonaerense* y *Tremacyllus impressus* (Prado *et al.*, 1998; Cerdeño y Bond, 1998; Cruz, 2011; Vera y Ercoli, 2018). Durante el Mioceno Tardío, el área estuvo aislada del resto por el mar Paranaense, excepto en su margen occidental (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). La cadena montañosa Pampeana comenzó a elevarse durante el límite Mioceno–Plioceno, provocando el aislamiento de las áreas ubicadas del lado occidental y la regresión del mar Paranaense (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

7.4.- RESULTADO DEL ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO

El análisis Bayesiano en RASP realiza dos corridas por defecto y el resultado es una combinación de ambas (Fig. II.26A). El resultado mostró que la dispersión (36) fue el evento que dominó la historia paleobiogeográfica de los Hegetotheriidae, seguido de la vicarianza (9). No se encontraron eventos de extinción (Tabla II.9). El resultado, teniendo en cuenta la inclusión de una nueva área, de nuevos taxones y distribuciones, es muy similar al obtenido previamente (Seoane *et al.*, 2017), el cual reconoció 33 eventos dispersivos, nueve vicariantes y dos extinciones.

El análisis reconoció al área A, la cuenca de San Jorge (provincia de Chubut), como el área ancestral para la familia Hegetotheriidae (nodo 40, 92,20%) y las subfamilias Pachyrukhinae (nodo 38, 99,27%) y Hegetotheriinae (en cuanto al resultado filogenético: nodo 30, 49,40%) (Fig. II.26A–B).

Hay que tener en cuenta que el análisis Bayesiano en RASP presenta un problema metodológico cuando dos áreas tienen la misma probabilidad de ser el área ancestral, ya que el programa incrementa la probabilidad de la letra que está primera en el alfabeto

(Seoane *et al.*, 2017: app. 4; ver Información Suplementaria II.5A para una explicación más detallada). Teniendo en cuenta este problema, se llevó a cabo la optimización a mano de los tres nodos basales del cladograma. Las Tablas II.10, II.11 y II.12 muestran el resultado de la optimización mediante el Análisis del Área Ancestral Ponderada (Hausdorf, 1998) para la familia Hegetotheriidae (nodo 40) y ambas subfamilias, Pachyrukhinae y Hegetotheriinae (nodos 39 y 30, respectivamente). La optimización es idéntica a la obtenida con el método Bayesiano para los nodos 40 y 38, diferenciándose en el nodo 30 (Tabla II.12), donde el área D tiene la probabilidad más alta (IP = 0,893) y el área A se encuentra entre las áreas con menor probabilidad (IP = 0,133).

Analizando el resultado del RASP en detalle se observó que, de los 36 eventos dispersivos globales, 14 de ellos no pueden justificarse biogeográficamente, lo que se considera como otro problema metodológico del RASP (ver Información Suplementaria II.5B para una explicación más detallada). El análisis indica dos eventos dispersivos para el nodo 33 y uno para el nodo 25 (Tabla II.9). En ambos nodos, la distribución ancestral es igual a la de un taxón hijo, mientras que el otro tiene una distribución más restringida, pero en las mismas áreas; por lo tanto, como no hay ninguna dispersión a una nueva área, no debería haber ningún evento dispersivo. Ocho eventos dispersivos ocurren en nodos que poseen una sola área asignada y donde uno de los taxones hijos o nodos hijos estuvo en la misma área y el otro en un área diferente, con lo que se requiere un evento dispersivo por nodo (nodos 39, 30, 29 y 27; Tabla II.9). De los eventos dispersivos, cuatro no están biogeográficamente justificados. De forma similar, se dan siete eventos dispersivos en nodos que tienen una sola área asignada y donde uno de los taxones hijos o nodos hijos estuvo en la misma área y el otro se dispersó a más de una nueva área (dos nuevas áreas en nodo 36 y tres en nodo 32; Tabla II.9). Esto implica tres eventos dispersivos en el nodo 32 y dos dispersiones en el nodo 36, con lo que dos de ellos no tienen sentido

biogeográfico. Los nodos 35 y 34 poseen las áreas G e I como ancestrales y el análisis determinó cuatro eventos dispersivos para el primero y tres para el último. En ambos casos, un taxón o nodo hijo posee la misma distribución, pero el otro se dispersó a nuevas áreas (H y J en nodo 35 y J en nodo 34; Tabla II.9). Por lo tanto, solo están justificados, biogeográficamente, dos eventos dispersivos en el nodo 35 y uno en el nodo 36, por lo que hay cuatro eventos que no tienen justificación biogeográfica. Finalmente, el análisis indicó que en el nodo 24 hubo siete eventos dispersivos (Tabla II.9). De este nodo surge una politomía con cuatro taxones terminales, de los cuales uno mantuvo la misma área ancestral, mientras que los otros tres representan dispersiones a nuevas áreas (B, C, D, G y H). Dada la politomía, existen varias maneras de resolver la historia biogeográfica de este nodo, la cual está ligada a la resolución filogenética. El análisis determinó que hubo seis eventos dispersivos desde A hacia B, C, D, G y H, ocurriendo dos hacia B. Posteriormente, hubo tres eventos vicariantes que aislaron a los cuatro taxones, uno en A, otro en H, otro en B y el último en BCDG. Por lo tanto, un evento dispersivo no está biogeográficamente justificado.

Consecuentemente, solo 22 de los 36 eventos dispersivos globales tienen sentido biogeográfico, los cuales coinciden con los indicados como Dispersión entre áreas (*Dispersal between areas*) en la Información Global (*Global information*) brindada por el programa (Tabla II.13) y se comentan a continuación.

Desde el área A tuvieron lugar 15 dispersiones (Tablas II.9 y II.13). Dentro de Hegetotheriinae, hubo ocho dispersiones, primero al área E, región centro-oeste, luego al área D (*Sallatherium altiplanense*) y finalmente a las áreas B (*Prohegetotherium malalhuense*), B, C, D, G (*Prohegetotherium schiaffinoi*) y H (*Hegetotherium cerdasensis*). En el nodo basal a Pachyrukhinae (nodo 39), ocurrió una dispersión hacia E (*Hegetotheriopsis sulcatus*). Las restantes seis dispersiones ocurrieron dentro de

Pachyrukhinae, en un principio a G e I, región centro-oeste y centro-este (nodo 35) y a B (*Prosotherium garzoni*). Luego a las áreas E y F (*Pachyrukhos moyani*) y H (*Paedotherium kakai*). La segunda área en número de dispersiones es G (Tablas II.9 y II.13), con dos eventos en el nodo 26, uno hacia I y otro hacia H. En el nodo 35 pudo ocurrir un evento dispersivo desde G hacia H y otro hacia J o pudieron ocurrir desde I, por lo que tienen un valor de 0,5 cada uno de ellos. Lo mismo ocurre en el nodo 34, donde pudo haber un evento desde G a J o desde I a J, por lo que tiene un valor de 0,5. Esto deja al área I como la cuarta área en cantidad de dispersiones (Tablas II.9 y II.13). Finalmente, desde el área E ocurrieron dos eventos dispersivos (Tablas II.9 y II.13), ambos hacia el área F, en los nodos 28 y 32 (*Hegetotherium mirabile* y *Pachyrukhos moyani*, respectivamente).

Todos estos eventos dispersivos muestran al área A, la región central de Patagonia, como la más importante tanto en número de dispersiones como en procesos de especiación simpátrica. Coincidiendo con el estudio realizado previamente (Seoane *et al.*, 2017), el área A resultó ser el origen tanto de Hegetotheriidae como de ambas subfamilias.

La reconstrucción histórica de la subfamilia Hegetotheriinae (Fig. II.27A) muestra que desde A hubo dispersiones a casi todas las áreas, excepto F, I y J. El análisis refleja que hubo una dispersión desde A hacia E (nodo 28), luego de E a F y G, y por último de G a I y H. Con respecto al estudio anterior (Seoane *et al.*, 2017: fig. 7A), el resultado actual indica que hubo una migración desde A hacia las áreas más al norte y este (C y D) y que la dispersión al área F ocurrió desde E y no desde A. Adicionalmente, en esta oportunidad se puede apreciar que desde B no ocurren eventos dispersivos, como si ocurren desde el área E.

La reconstrucción histórica de la subfamilia Pachyrukhinae (Fig. II.27B) muestra que, desde el área de origen, A, hubo dispersiones a casi todas las áreas, excepto C, D y

J. Luego, de las áreas G e I se registran dispersiones hacia H y J. Con respecto al estudio previo (Seoane *et al.*, 2017: fig. 7B), los paquiruquinos muestran una historia paleobiogeográfica distinta, lo que está relacionado con los cambios producidos en este clado, como la inclusión de un nuevo taxón (*Pachyrukhos politus*), la recodificación de *Propachyrucos smithwoodwardi* y *Prosotherium garzoni*, la sinonimia entre *Tremacyllus incipiens* y *Tremacyllus impressus*, y los cambios en la distribución de *Prosotherium garzoni*, *Pachyrukhos moyani*, *Tremacyllus impressus*, *Paedotherium minor* y *Paedotherium typicum*.

Con respecto a los eventos vicariantes, estos ocurren luego de un proceso de dispersión desde un área única a otra (nodos 30, 29 y 27) o después de una dispersión desde un área única a más de un área (nodos 32 y 24). En este último caso, las vicarianzas coinciden con los nodos politómicos de la filogenia (Figs. II.21A; II.26A).

7.5.- DISCUSIÓN DEL ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO

El presente análisis muestra que los hegetotéridos se habrían originado en Patagonia durante el Oligoceno Tardío, específicamente en la cuenca San Jorge (área A), en un ambiente subtropical con una vegetación dominada por elementos meso y megatermales (ver sección 7.3). Esta interpretación es lógica, ya que la mayoría de los hegetotéridos más antiguos, como la mayoría del grupo externo (*Archaeohyrax suniensis*, *Archaeohyrax patagonicus*, *Trachytherus alloxus* y *Trachytherus spegazzinianus*), se encontraron en esta área. En cambio, Ercoli *et al.* (2019) propusieron que el origen de Hegetotheriidae debió ser previo al Oligoceno Tardío, basados en la gran diversidad del grupo al momento de su aparición y el desarrollo avanzado de ciertas estructuras en especímenes basales (por ejemplo: la placa cigomática en *Medistylus* y *Prosotherium*). Como justificación a esta interpretación, indicaron que Reguero (1993) mencionó un

material fragmentario de un probable paquiruquino del Oligoceno Temprano de Cañadón Blanco (provincia de Chubut) que, posteriormente (Reguero, 1999) definió *Archaeopachyrucos ulianai*. Sin embargo, Cerdeño *et al.* (2010) lo reinterpretaron como un Archaeohyracidae del género *Protarchaeohyrax* y, debido a que *Archaeopachyrucos ulianai* se había descrito en una tesis no publicada, el nombre pasó a ser *nomen nudum*. No obstante, es evidente que el surgimiento de la familia Hegetotheriidae tuvo que ser previo al Oligoceno Tardío, momento en que ya se encuentran ampliamente diversificados taxonómicamente y distribuidos geográficamente, pero su determinación requiere de estudios taxonómicos y filogenéticos ampliamente inclusivos, teniendo en cuenta a todos los Typotheria y todas las fuentes de información (caracteres cráneo-mandibulares, dentarios, postcraneanos, histológicos, paleobiológicos, etcétera). Sin embargo, la información de la que se dispone actualmente solo permite establecer que el origen de los hegetotéridos ocurrió en el Oligoceno Tardío.

El análisis de las dispersiones indica que los hegetotéridos migraron hacia el norte, coincidiendo con los cambios climáticos que produjeron condiciones más frías y secas, posterior a la culminación del Óptimo Climático del Mioceno Medio. Los hegetotéridos se originaron en Patagonia (área A) en el Oligoceno Tardío (aunque su origen, estrictamente, es anterior) y para el Mioceno Tardío solamente se registran en latitudes medias y bajas (áreas G, H, I y J), con la particularidad de que durante el Mioceno Medio solo se registraron en latitudes bajas (área H), con la excepción de los registros en la Formación Collón Curá (área E). Durante el Mioceno Medio ocurrieron repetidas transgresiones marinas conocidas, en conjunto, como el mar Paranaense, coincidiendo con el óptimo climático del Mioceno Medio. Posteriormente, a fines del Mioceno Medio, hubo una significativa glaciación en el oeste de Antártida, culminando en el Mioceno Tardío con una glaciación en el este de Antártida, volviéndose la Patagonia más fría y

seca (Uliana y Biddle, 1988; Pindell y Tabbutt, 1995; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Asimismo, durante este período, en Patagonia ocurrió una expansión de los elementos arbustivos junto con la desaparición de los elementos megatermales, indicando un cambio florístico y climático en esta región (Barreda *et al.*, 2007; Quattrocchio *et al.*, 2011).

Los hegetotéridos muestran cambios adaptativos a ambientes de pastizal, tales como los dientes euhipsodontes, incisivos grandes y procumbentes y grandes áreas de anclaje para los músculos masetéricos, similares a los roedores caviomorfos o los marsupiales vombátidos (Cassini *et al.*, 2011; Sosa y García-López, 2018). Sin embargo, Ercoli *et al.* (2019) concluyeron que los paquiruquinos son semejantes a los roedores esciuromorfos, los cuales poseen hábitos alimenticios diferentes a los anteriores, ya que alimentan de frutos secos. Estos autores proponen que la especialización alimenticia de los paquiruquinos pudo condicionar la evolución de estos organismos y sugieren que la historia evolutiva de los paquiruquinos estuvo ligada al desarrollo de las plantas que producen frutos secos, como *Nothofagus*, las Podocarpaceae y Araucariaceae, pero no indican como fue el desarrollo de éstas. Por un lado, esta interpretación no encaja con la coexistencia de los paquiruquinos con especies claramente representantes de espacios abiertos (Cassini *et al.*, 2012) y su ausencia de registro en localidades dominadas por bosques de *Nothofagus*, como todo el sector oeste de Patagonia (Fig. II.22). Por otro, la falta de integración de los datos puede sugerir resultados engañosos, ya que McCoy y Norris (2012), analizando el cráneo juntamente con el postcráneo, concluyeron que *Hegetotherium mirabile* pudo ser insectívoro, ya que comparte muchas características morfológicas con los mamíferos “*woodpecker*” actuales (Beck, 2009). Sin embargo, para refutar o validar la interpretación propuesta por Ercoli *et al.* (2019) debe realizarse un estudio paleoecológico entre Hegetotheriidae y Pachyrukhinae con estos grupos de plantas, con el propósito de determinar si existió una interacción biótica entre ellos.

No obstante, más allá de las adaptaciones a los cambios florísticos, los hegetotéridos desaparecieron de todas las localidades durante el Pleistoceno. El Plioceno y el Pleistoceno Temprano están caracterizados por ser más fríos que el Mioceno, incrementando la sequedad. Aunque estos cambios ambientales pudieron modificar los patrones de distribución de la familia, existieron ecosistemas apropiados, como pastizales o bosques de *Nothofagus*. Quizá, además de estos cambios, se deben considerar los posibles efectos de competencia producto de la migración de mamíferos del Hemisferio Norte cuando se estableció el Istmo de Panamá.

CAPÍTULO IIX

CONCLUSIONES

8.- CONCLUSIONES

8.1.- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

El estudio taxonómico llevado a cabo en esta tesis cumple con el primer objetivo planteado al comienzo, el cual proponía revisar la taxonomía de los géneros y especies de los Hegetotheriidae cenozoicos, con hincapié en los correspondientes a las EMS Colloncurensis y Colhuehuapense, mediante la revaluación de los materiales conocidos y la descripción de restos inéditos. Teniendo en cuenta la cantidad de especímenes analizados en esta tesis y los examinados con fines comparativos, se estudiaron aproximadamente 750 ejemplares entre todas las colecciones visitadas, de los cuales 550 son referidos en esta tesis y solo 47 corresponden a especímenes previamente publicados.

La revisión directa de los materiales tipo de las especies determinadas por Ameghino, Roth y Bordas, la revisión bibliográfica y/o mediante moldes de las especies creadas por Simpson y Chaffee, incluidas en la familia Hegetotheriidae, junto con la comparación directa de numerosos especímenes (muchos inéditos) y los antecedentes de distintos estudios taxonómicos (Sinclair, 1909; Reguero, 1999; entre otros), permitió llegar a las siguientes conclusiones taxonómicas, las cuales se detallaron en el Capítulo V y se resumen a continuación:

- Se dan a conocer 503 especímenes inéditos, incrementando significativamente el número de ejemplares referidos a *Hegetotherium mirabile*, *Pachyrukhos moyani*, *Pachyrukhos politus* y al género *Pachyrukhos*.
- Se amplían las diagnósis de las especies *Hegetotherium mirabile*, *Hegetotherium novum*, *Pachyrukhos moyani*, *Pachyrukhos politus*, *Prosotherium garzoni* y *Propachyrucos smithwoodwardi*.

- Se reconocen tres especies conformando el género *Hegetotherium*: *H. mirabile*, *H. novum* y *H. cerdasensis*. *Hegetotherium mirabile* es la única especie del género que vivió durante el Mioceno Temprano–Medio (EMS Santacrucense–Colloncureense) en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut. Se validan las sinonimias previamente establecidas de *H. costatum*, *H. cuneatum*, *H. strigatum*, *Selatherium pachymorphum* y *Selatherium remissum* con *H. mirabile*. Además, se proponen las sinonimias de *H. anceps*, *H. andinum*, *H. convexum*, *H. minum* y *Getohetherium tournoueri* con *H. mirabile*. Se reasignan los ejemplares tipo de las especies *H. cuneatum*, *H. strigatum* y *Selatherium pachymorphum*. *Hegetotherium novum* se reconoce como la única especie que vivió durante el Mioceno Temprano (EMS Colhuehuapense) en la provincia de Chubut, siendo la más antigua del género. *Hegetotherium cerdasensis* vivió durante el Mioceno Medio temprano (posiblemente, EMS Colloncureense) en el sur de Bolivia y norte de Chile.

Se reconoce al espécimen MLP 79-XII-17-2, identificado como *Hegetotherium* sp., como representante de una posible especie diferente de *Hegetotherium*, morfológicamente afín a *H. mirabile*, pero con un tamaño notablemente mayor.

- Se descarta la pertenencia a la familia Hegetotheriidae y, por ende, al género *Hegetotherium*, del material descrito como *Hegetotherium arctum*.

- En el género *Pachyrukhos* se reconocen dos especies: *P. moyani* y *P. politus*. *Pachyrukhos moyani* vivió durante el Mioceno Temprano–Medio (EMS Santacrucense y Colloncureense) en las provincias de Neuquén, Río Negro y Santa Cruz. Se validan las sinonimias previamente establecidas de *P. absis* y *P. teres* con *P. moyani*. Además, se propone la sinonimia de *P. naevius* y *P. trivius* con *P. moyani*. Se reasignan los especímenes tipo de las especies *P. absis*, *P. moyani*, *P. teres* y *P. trivius*. *Pachyrukhos*

politus se reconoce como una especie válida y la más antigua del género, hallándose en sedimentos del Mioceno Temprano (EMS Colhuehuapense) de la provincia de Chubut.

Se propone la existencia de una tercera especie de *Pachyrukhos*, a partir de nueve especímenes provenientes de la Formación Collón Curá de las provincias de Neuquén y Río Negro: *Pachyrukhos* sp. 1.

El material tipo de *Propachyrucos depressus* y *Propachyrucos medianus* se interpreta como *Pachyrukhos*, pero ambos nombres constituyen *nomina dubia*. En el caso de *Pr. medianus*, los sintipos se asemejan a los premolares identificados como *Pachyrukhos* sp. 1, sin que sea posible asegurar la identidad entre ambos taxones.

- El género *Prosotherium* se reconoce como monoespecífico, con *Pt. garzoni* como la única especie válida, presente en el Oligoceno Tardío (EMS Deseadense) de las provincias de Chubut y Mendoza. Se validan las sinonimias establecidas en un estudio inédito (Reguero, 1999), interpretándose a *Pt. quartum*, *Pt. robustum*, *Pt. triangulidens*, *Propachyrucos ameghinorum* y *Propachyrucos simpsoni* como sinónimos de *Pt. garzoni*. Se postula la sinonimia de los especímenes de Mendoza referidos como *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi* con *Pt. garzoni*. Se reubica el material tipo de *Pt. quartum* MACN A 52-462, erróneamente etiquetado como MACN A 52-467.

Se reconoce la ausencia de reemplazo de los dientes DI2–DI3–DC y di3–dc–dp1 por los correspondientes dientes definitivos, lo que produce un gran diastema superior e inferior entre los I1 y P1, e i2 y p2, respectivamente. Asimismo, se establece una serie ontogenética para la dentición inferior, donde los dc–dp1 se caen y los alvéolos se reabsorben en sentido anterior-posterior, de di3 a dp1. Se determina el patrón de erupción de los premolares inferiores en sentido posterior-anterior, de p4 a p2.

- El estudio del espécimen tipo de *Propachyrucos aequilatus*, MACN A 52-454, no permite reconocer características genéricas ni específicas que fundamenten su asignación

a *Propachyrucos*, *Prosotherium*, *Hegetotherium* o *Pachyrukhos*, por lo que se considera como *nomen dubium*. El análisis detallado de los especímenes excluidos de *Prohegetotherium sculptum* por Kramarz y Bond (2017), así como el referido a las especies de *Prohegetotherium*, es necesario para tratar de determinar la posición taxonómica de este espécimen.

- Se rechaza la atribución de *Propachyrucos robustus* a *Hemihegetotherium* cf. *Hm. tantillum* (erróneamente señalado como sinónimo). El espécimen tipo de *Pr. robustus*, MLP 12-3161, no revela características suficientes que permitan su asignación a *Propachyrucos*, *Pachyrukhos*, *Hegetotherium*, *Prosotherium* ni *Hemihegetotherium*. Se considera a *Pr. robustus* como *nomen dubium*, resaltándose su similitud con *Hegetotherium mirabile*.

- El estudio de los sintipos de *Propachyrucos crassus*, MACN A 52-448–52-450, indica la existencia de características propias diferentes a las de los especímenes referidos a *Propachyrucos*, *Prosotherium*, *Hegetotherium*, *Pachyrukhos* y *Prohegetotherium*, por lo que se confirma como una especie válida, pero sin una asignación genérica precisa.

- El género *Propachyrucos* resulta monoespecífico, con *Pr. smithwoodwardi* como la única especie válida, presente en el Oligoceno Tardío (EMS Deseadense) de la provincia de Chubut. El estudio de los especímenes referidos a esta especie permite reconocer a MACN A 52-451 como el holotipo y a los especímenes MACN A 52-452–52-453 como material referido.

8.2.- ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Uno de los objetivos principales de la tesis era reconstruir la filogenia de Hegetotheriidae para establecer las relaciones de parentesco dentro de la familia y respecto a otros grupos de notoungulados Typotheria (Archaeohyracidae y

Mesotheriidae). Para ello, se relevó un gran número de caracteres, principalmente dentarios; la mayoría tomados de la bibliografía y modificados, mientras que otros son nuevos, generados en el marco de esta tesis.

Los resultados obtenidos demuestran que la familia Hegetotheriidae es monofilética y constituye el grupo hermano de Mesotheriidae, siendo Archaeohyracidae el grupo más basal, coincidiendo con lo publicado por Reguero y Prevosti (2010), pero diferenciándose de lo indicado por Billet (2011). Este resultado permitió validar la hipótesis general de esta tesis, la cual propone que la familia Hegetotheriidae posee caracteres que permiten reconocerla como un grupo natural dentro de los notoungulados tipoterios. Los hegetotéridos se caracterizan por tener el M3 más corto que M2, el i1 con la longitud mesiodistal al menos 25% más larga que la del i2, los premolares y molares con banda central de esmalte, metacrística ausente en los molares y los m1–2 con forma regular a través del desgaste, con los lóbulos labialmente redondeados.

La subfamilia Pachyrukhinae también se recupera como un clado, resultado avalado por todos los estudios filogenéticos previos. En esta oportunidad, dado que el clado resultó como grupo hermano de la politomía que contiene a *Hegetotheriopsis sulcatus* y *Hegetotherium novum*, la optimización del nodo no obtuvo ninguna sinapomorfía no ambigua. Este resultado permite validar la segunda hipótesis auxiliar que postulaba que Pachyrukhinae posee caracteres que la definen como un grupo monofilético.

El resultado más novedoso del análisis fue la obtención de un clado que agrupa a todas las especies de los géneros *Hemihegetotherium*, *Prohegetotherium*, *Sallatherium* y a las especies *Hegetotherium mirabile* y *Hegetotherium cerdasensis*. Dado que las especies *Hegetotherium novum* y *Hegetotheriopsis sulcatus* no se obtuvieron anidadas en este agrupamiento, sino como basales a Pachyrukhinae, no se lo puede considerar como

la subfamilia Hegetotheriinae *sensu stricto*. Sin embargo, este clado puede definirse filogenéticamente como Hegetotheriinae mediante una definición *stem-based* como el clado más inclusivo que contiene a *Sallatherium altiplanense*, *Hemihegetotherium torresi*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes, pero no a *Pachyrukhos moyani*, considerando que *Hegetotheriopsis sulcatus* y *Hegetotherium novum* no forman parte de ninguna subfamilia. Este resultado obliga a rechazar la primera hipótesis auxiliar, la cual propone que Hegetotheriinae constituye un clado dentro de la familia Hegetotheriidae. El clado se caracteriza por poseer el ángulo formado por el ectolofa y la cara distal del M1 aproximadamente igual a 90° y el surco posterolingual del m3 como un punto de inflexión, alrededor de 90°.

A nivel genérico, solo *Hemihegetotherium* se recupera como monofilético. Por otro lado, si consideramos la propuesta de que *Paedotherium kakai* correspondería al género *Pachyrukhos*, ambos géneros, *Pachyrukhos* y *Paedotherium*, resultan monofiléticos. En cuanto a *Prohegetotherium*, las tres especies que lo conforman resultan en una politomía junto a *Hegetotherium cerdasensis*, lo que no permite determinar la condición del género ni las relaciones entre las especies. Por último, *Hegetotherium* resulta polifilético, siendo que las tres especies aparecen en nodos distintos. La revisión de los especímenes excluidos de *Prohegetotherium sculptum* por Kramarz y Bond (2017) y de las especies de *Prohegetotherium*, con el fin de resolver sus relaciones de parentesco, es el paso previo obligatorio para poder resolver las relaciones de las especies de *Hegetotherium* y *Prohegetotherium*.

La condición polifilética de *Hegetotherium* obliga a rechazar la tercera hipótesis alternativa propuesta, que planteaba la existencia de un clado integrado por las especies de *Hegetotherium* y *Hemihegetotherium*, más relacionadas entre sí que con aquellas del género *Prohegetotherium*. Sin embargo, una futura revisión de las especies

Hegetotherium cerdasensis y *Hegetotherium novum* y el género *Prohegetotherium* podría recuperar esta hipótesis, dada la posición de *Hegetotherium mirabile* como grupo hermano de *Hemihegetotherium*.

Por último, la posición de *Tremacyllus* como grupo hermano de *Paedotherium* y, a su vez ambos como grupo hermano de *Pachyrukhos*, permite rechazar la cuarta hipótesis auxiliar, la cual propone que las especies de Pachyrukhinae del Mioceno Temprano y Medio están más relacionadas con el género *Tremacyllus* que con *Paedotherium*.

8.3.- ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO

Una vez obtenidas las relaciones filogenéticas de la familia Hegetotheriidae, se analizó su historia paleobiogeográfica, alcanzando el tercer objetivo propuesto, el cual propone precisar las distribuciones biogeográficas de los Hegetotheriidae en el contexto de la evolución de las faunas cenozoicas sudamericanas, estableciendo áreas ancestrales, procesos dispersivos, vicariantes y de extinción. El análisis indica que tanto la familia Hegetotheriidae como las subfamilias Hegetotheriinae y Pachyrukhinae se originaron en la zona de la cuenca San Jorge, en las provincias de Chubut y Santa Cruz, durante el Oligoceno Tardío. Los procesos que dominaron la historia paleobiogeográfica fueron los dispersivos, mientras que los eventos vicariantes fueron secundarios.

Por un lado, los hegetoterinos se dispersaron desde el centro de Patagonia durante el Oligoceno Tardío–Mioceno Temprano, ocupando diversas áreas, como el sur y norte de la provincia de Mendoza, el litoral argentino (provincias de Entre Ríos y Corrientes) en conjunto con el oeste de Uruguay, el sur y centro-oeste de Bolivia, el norte de Chile y el este de Río Negro junto con el este de Neuquén. De esta última zona, se dispersaron al sureste de Patagonia (provincia de Santa Cruz) y a una zona central ocupada por la provincia de La Pampa, el centro y norte de la provincia de Mendoza y el sudoeste de la

provincia de San Juan. Por último, de esta zona central, se dispersaron hacia el sudeste de la provincia de Buenos Aires, el noroeste de Argentina (provincia de Catamarca) y al sur de Bolivia.

Por otro lado, los paquiruquinos se dispersaron desde el área de origen, la zona central de Patagonia, hacia el sur de la provincia de Mendoza, el sureste de Patagonia (provincia de Santa Cruz), al norte en la provincia de Salta y a la zona central mencionada previamente, en conjunto con el sureste de la provincia de Buenos Aires. Finalmente, desde un área conformada por la zona central junto con el sureste de la provincia de Buenos Aires, se dispersaron hacia el noroeste de Argentina (provincia de Catamarca) y a una zona ocupada por el oeste de la provincia de Córdoba junto con el este de la provincia de San Luis.

La tendencia observada, en conjunto, es una migración hacia el norte durante el Mioceno Tardío, momento caracterizado por un enfriamiento global. Posterior al límite Oligoceno–Mioceno, caracterizado por ser un período cálido que permitió la expansión de la flora termal hacia latitudes medias junto a la distribución de los hegetotéridos por el cono sur de América del Sur, el enfriamiento climático del Mioceno Medio–Superior produjo la migración de los hegetotéridos hacia el norte. A partir del Mioceno Medio, no hay registros de hegetotéridos más al sur que la provincia de La Pampa. Dicha migración hacia el norte pudo ser un evento exclusivamente dependiente del clima o pudo deberse a la restricción de nicho, producto de la disminución de la flora meso y megatermal. Independientemente de si se vieron afectados por el clima mientras el ambiente de pastizal estaba disponible o si se vieron afectados por la restricción de nicho, se extinguen definitivamente durante el Plioceno, lo que puede deberse a la competencia por los recursos con organismos que emigraron del Hemisferio Norte cuando se estableció definitivamente el Istmo de Panamá, como los lagomorfos.

CAPÍTULO IX

BIBLIOGRAFÍA

9.- BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, M. T., Prado, J. L., Ortiz-Jaureguizar, E. Posadas, P. y Donato, M. 2007. Historical biogeography of Trilophodont Gomphotheres (Mammalia, Proboscidea) reconstructed applying Dispersion-Vicariance análisis. En Díaz-Martínez, E. y Rábano, I. (eds.), *4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America*, Cuadernos del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, p. 9–14.
- Almeida, E. A. B., Pie, M. R., Brady, S. G. y Danforth, B. N. 2012. Biogeography and diversification of colletid bees (Hymenoptera: Colletidae): emerging patterns from the southern end of the world. *Journal of Biogeography* 39: 526–544.
- Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 8: 5–207.
- Ameghino, F. 1887a. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de Monte Hermoso existentes en el Museo La Plata. *Boletín del Museo La Plata* 1(1): 1–20.
- Ameghino, F. 1887b. Observaciones generales sobre el orden de mamíferos extinguidos sudamericanos llamados toxodontes (Toxodontia) y sinopsis de los géneros y especies hasta ahora conocidos. *Anales del Museo de La Plata* 1: 1–66.
- Ameghino, F. 1887c. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo La Plata* 1(2): 1–26.
- Ameghino, F. 1888. *Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno Superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidas*. Pablo E. Coni, Buenos Aires, 21 pp.

- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–1027; Atlas: 98 láminas.
- Ameghino, F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1(3): 129–167.
- Ameghino, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1(4): 240–259.
- Ameghino, F. 1891c. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia austral. Especies nuevas adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1(5): 289–328.
- Ameghino, F. 1894a. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259–445.
- Ameghino, F. 1894b. Sur les ongulés fossiles de l'Argentine (Examen critique de l'ouvrage de R. Lydekker: A study of the extinct ungulates of Argentina). *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Ayres* 2: 193–224; 225–256; 257–288; 289–303.
- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine (Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 18: 406–521.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. *II Censo de la República Argentina* I: 112–255.
- Ameghino, F. 1901. Notices préliminaires sur des ongulés crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 16: 349–426.
- Ameghino, F. 1902. Première contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 17: 71–

138.

- Ameghino, F. 1903–1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 56: 193–208; 57: 162–175, 327–341; 58: 35–41, 56–71, 182–192, 225–240, 241–291.
- 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.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 343–428.
- Aragón, E., Goin, F. J., Aguilera, Y. E., Woodburne, M. O., Carlini, A. A. y Roggiero, M. F. 2011. Palaeogeography and palaeoenvironments of northern Patagonia from the Late Cretaceous to the Miocene: the Palaeogene Andean gap and the rise of the North Patagonian High Plateau. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 305–315.
- Armella, M. 2018. *Sistemática, bioestratigrafía y paleobiogeografía de los notoungulados del Neógeno del Noroeste Argentino*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo – Universidad Nacional de Tucumán, 507 pp.
- Bapst, D. W. 2012. paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 803–807.
- Barreda, V. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene–Early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* 73: 31–50.
- Barreda, V., Anzótegui, M., Prieto, A., Aceñolaza, P. M., Bianchi, M., Borrromei, A. M., Brea, M., Caccavari, M., Cuadrado, G. A., Garralla, S., Grill, S., Guerstein, G. R., Lutz, A., Mancini, M. V., Mautino, L. R., Ottone, E. G., Quattrocchio, M. E.,

- Romero, E. J., Zamalao, M. C. y Zucol, A. 2007. Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 11: 173–191.
- Beck, R. M. D. 2009. Was the Oligo-Miocene Australian metatherian *Yalkaparidon* a ‘mammalian woodpecker’? *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 1–17.
- Beilinson, E. y Taglioretti, M. 2013. Análisis icnológico y paleoambiental de la aloformación Punta San Andrés (Plio–Pleistoceno), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 50: 153–165.
- Belloso, E. S. 2010a. Physical stratigraphy of the Sarmiento Formation (middle Eocene–lower Miocene) at Gran Barranca, central Patagonia. En: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca - Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 19–31.
- Belloso, E. S. 2010b. Loessic and fluvial sedimentation in Sarmiento Formation pyroclastics, middle Cenozoic of central Patagonia. En: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca - Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 278–292.
- Billet, G. 2010. New observations on the skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and new phylogenetic hypotheses on South American ungulates. *Journal of Mammal Evolution* 17: 21–59.
- Billet, G. 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Palaeontology* 9: 481–497.
<http://doi:10.1080/14772019.2010.528456>.
- Billet, G., Muizon, C. de y Mamani Quispe, B. 2008. Late Oligocene mesotheriids

- (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 152: 153–200.
- Billet, G., Patterson, B. y Muizon, C. de. 2009. Craniodental anatomy of late Oligocene archaeohyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypothesis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 458–509.
- Bond, M., López, G., Reguero, M. A., Scillato-Yané, G. J. y Vucetich, M. G. 1998. Los mamíferos de la Formación Fray Bentos (edad mamífero deseadeense, Oligoceno superior?) de las provincias de Corrientes y Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 5: 41–50.
- Bonini, R. A. 2014. *Bioestratigrafía y diversidad de los mamíferos del Neógeno de San Fernando y Puerta de Corral Quemado (Catamarca, Argentina)*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 337 pp.
- Bordas, A. F. 1939. Diagnósis de algunos mamíferos de las capas con *Colpodon* del Valle del Río Chubut (República Argentina). *Physis* 14: 413–433.
- Bostelmann, E., Moreno, K y Croft, D. 2016. *Hegetotherium cerdasensis* (Mammalia, Notoungulata, Hegetotheriidae) in the early late Miocene of Northern Chile. *V Simposio de Paleontología de Chile*, Concepción, p. 149.
- Brandoni, D., Schmidt, G. I., Candela, A. M., Noriega, J. I., Brunetto, E. y Fiorelli, L. E. 2012. Mammals from the Salicas Formation (late Miocene), La Rioja Province, Northwestern Argentina: paleobiogeography, age, and paleoenvironment. *Ameghiniana* 49: 375–387.
- Brandoni, D., González Ruiz, L., Reato, A. y Martín, G. 2019. Chronological implications

- of the nothrotheriid '*Xyophorus*' (Mammalia, Xenarthra) from the Collón Curá Formation (Miocene of Patagonia, Argentina). *Historical Biology* 31: 879–887.
- Bucher, J., Milanese, F. N., López, M., García, M., D'Elia, L., Bilmes, A., Naipauer, M., Sato, A. M., Funes, D., Rapalini, A., Valencia, V. A., Ventura Santos, R., Hauser, N., Cruz Vieira, L. y Franzese, J. 2019. U-PB geochronology and magnetostratigraphy of a north Patagonian synorogenic Miocene succession: Tectono-stratigraphic implications for the foreland system configuration. *Tectonophysics* 766: 81–93.
- Buelow, E. K., Suriano, J., Mahjoney, J. B. Kimbrough, D. L., Mescua, J. F., Giambiagi, L. B. y Hoke, G. D. Sedimentologic and stratigraphic evolution of the Cacheuta basin: Constraints on the development of the Miocene retroarc foreland basin, south-central Andes. *Lithosphere, GSA*. <http://doi.org/10.1130/L709.1>.
- Burmeister, C. V. 1888. Relación de un viaje a la Gobernación de Chubut. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 175–252.
- Cabrera, A. 1937. Notas sobre el suborden "Tyotheria". *Notas del Museo de La Plata* 2: 17–43.
- Cabrera, A. y Kraglievich, L. 1931. Diagnósis previas de los ungulados fósiles del arroyo Chasicó. *Notas Preliminares del Museo de La Plata* 1: 107–113.
- Cassini, G. H., Mendoza, M., Vizcaíno, S. F. y Bargo, S. 2011. Inferring habitat and feeding behaviour of early Miocene notoungulates from Patagonia. *Lethaia* 44: 153–165.
- Cassini, G. H., Cerdeño, E., Villafañe, A. L. y Muñoz, N. A. 2012. Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata: Astrapotheria, Litopterna and Notoungulata). En: Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz*

- Formation*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 243–286.
- Castellanos, A. 1944. Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral* 23: 5–47.
- Castellanos, A. 1958. Nota preliminar sobre nuevos restos de mamíferos en el Brocherense del Valle de los Reartes (provincia de Córdoba, Argentina). *Congreso Geológico Internacional, Paleontología, Taxonomía y Evolución*, México (1956), p. 217–233.
- Cerdeño, E. 2005. La colección de Paleontología del Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “J. C. Moyano” (Mendoza) y sus ejemplares tipo. *Contribuciones del MACN* 2: 5–61.
- Cerdeño, E. 2007. Systematic position of the Mesotheriidae (Notoungulata) from the Mariño Formation (Miocene) in Divisadero Largo, Mendoza, Argentina. *Geobios* 40: 767–773.
- Cerdeño, E. 2011. Quebrada Fiera (Mendoza), an important paleobiogeographic center in the South American late Oligocene. *Estudios Geológicos* 67: 375–384.
- Cerdeño, E. y Bond, M. 1998. Taxonomic revision and phylogeny of *Paedotherium* and *Tremacyllus* (Pachyrukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the late Miocene to Pleistocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 799–811.
- Cerdeño, E. y Contreras, V. H. 2000. El esqueleto postcraneal de *Hemihegetotherium* (Hegetotheriidae, Notoungulata) del Mioceno superior de Puchuzum, San Juan, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15: 171–179.
- Cerdeño, E. y Montalvo, C. I. 2002. Los Hegetotheriinae (Hegetotheriidae, Notoungulata) del Mioceno superior de la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista del Museo*

- Argentino de Ciencias Naturales* 4: 35–43.
- Cerdeño, E. y Reguero, M. 2015. The Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) assemblage from the late Oligocene of Mendoza, central-western Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: e907173 (14 pp.).
- Cerdeño, E. y Sánchez, B. 2000. Intraspecific variation and evolutionary trends of *Alicornops simorreense* (Rhinocerotidae) in Spain. *Zoologica Scripta* 29: 275–305.
- Cerdeño, E. y Schmidt, G. I. 2013. Milk molars or extra premolars in Mesotheriinae (Mesotheriidae, Notoungulata): new insights into an old controversy. *Geobios* 46: 195–202.
- Cerdeño, E. y Vera, B. 2017. New anatomical data on *Pyrotherium* (Pyrotheriidae) from the late Oligocene of Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 54: 290–306.
- Cerdeño, E. y Vucetich, M. G. 2007. The first rodent from the Mariño formation (Miocene) at Divisadero Largo (Mendoza, Argentina) and its biochronological implications. *Revista Geológica de Chile* 34: 199–207.
- Cerdeño, E., López, G. M. y Reguero, M. 2008. Biostratigraphic considerations of the Divisaderan faunal assemblage. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 574–577.
- Cerdeño, E., Reguero, M. A. y Vera, B. 2010. Taxonomic reinterpretation of a Notoungulata Typotheria from the early Oligocene of Cañadón Blanco (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 47: 401–405.
- Cerdeño, E., Montalvo, C. I. y Sostillo, R. 2017. Deciduous dentition and eruption pattern in late Miocene Pachyrukhinae (Hegetotheriidae, Notoungulata) from La Pampa Province, Argentina. *Historical Biology* 29: 359–375.
- Cerdeño, E., Vera, B. y Combina, A. M. 2018. A new early Miocene Mesotheriidae (Notoungulata) from the Mariño Formation (Argentina): Taxonomic and biostratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 88: 118–

131.

- Cerdeño, E., Vera, B., Schmidt, G. I., Pujos, F. y Mamaní Quispe, B. 2012. An almost complete skeleton of a new Mesotheriidae (Notoungulata) from the late Miocene of Casira, Bolivia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10: 341–360.
- Chaffe, R. G. 1952. The deseadan vertebrate fauna of the Scarritt Pocket, Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 98: 503–562.
- Ciancio, M. R. y Carlini, A. A. 2008. Identificación de ejemplares tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 10: 221–237.
- Cifelli, R. L. 1985. South American ungulate evolution and extinction. En: Stehli F. G. y Webb S. D. (eds.), *The Great American interchange*. Plenum Press, Nueva York, p. 249–266.
- Cifelli, R. L. 1993. The phylogeny of the native South American ungulates. En: Szalay F. S. y McKenna M. C. (eds), *Mammal Phylogeny*, Springer-erlag, New York, p. 195–216.
- CINZ. 1999. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. International Commission on Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature. <http://www.iczn.org/iczn/index.jsp>.
- Cione, A. L., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L. H. y Tonni E. P. 2015. The Great American Biotic Interchange. A South American Perspective. En: Lohmann, G., Mysak, L. A., Notholt, J., Rabassa, J. y Unnithan, V. (eds.), *Springer Briefs in Earth System Sciences*. Springer, Dordrecht Heidelberg New York London, 97 pp.
- Combina, A. M. y Nullo, F. 2011. Ciclos tectónicos, volcánicos y sedimentarios del Cenozoico del sur de Mendoza-Argentina (35°-37°S y 69°30'W). *Andean Geology* 38: 198–218.

- Compagnucci, R. H. 2011. Atmospheric circulation over Patagonia from the Jurassic to present: a review through proxy data and climatic modelling scenarios. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 229–249.
- Croft, D. A. y Anaya, F. 2006. A new Middle Miocene hegetotheriid (Notoungulata: Typotheria) and a phylogeny of the Hegetotheriidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 387–399.
- Croft, D. A., Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 2004. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Fieldiana Geology* 50: 1–52.
- Croft, D. A., Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 2008. The Tinguiririca fauna of Chile and the early stages of “modernization” of South American mammal faunas. *Arquivos do Museu Nacional* 66: 191–211.
- Croft, D. A., Bond, M., Flynn, J. J., Reguero, M. y Wyss, A. R. 2003. Large Archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from Central Chile and Patagonia, including a revision of *Archaeotypotherium*. *Fieldiana: Geology* 49: 1–38.
- Croft, D. A., Carlini, A. A., Ciancio, M. R., Brandoni, D., Drew, N. E., Engelman, R. K. y Anaya, F. 2016. New mammal faunal data from Cerdas, Bolivia, a middle-latitude Neotropical site that chronicles the end of the middle Miocene climatic optimum in South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36: e1163574 (17 pp.).
- Cruz, L. E. 2011. *La megafauna del Pleistoceno - Holoceno temprano de la Provincia de Córdoba y su comparación con la de Buenos Aires. Sistemática, Bioestratigrafía y Dinámica Faunística*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 226 pp.
- Cuitiño, J. I., Pimentel, M. M., Ventura Santos, R. y Scasso, R. A. 2012. High resolution isotopic ages for the early Miocene “Patagoniense” transgression in Southwest

- Patagonia: stratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 38: 110–122.
- de Carles, E. 1913. Ensayo geológico descriptivo de las Guayquerías del Sur de Mendoza (Departamento de San Carlos). *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 25: 77–95.
- de Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.
- de Queiroz, K. y Gauthier, J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology* 39: 307–322.
- de Queiroz, K. y Gauthier, J. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 449–480.
- Deschamps, C. M. 2005. Late Cenozoic mammal bio-chronostratigraphy in southwestern Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana* 42: 733–750.
- Díaz Gómez, J. M. 2009. Historical biogeography of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Andean and Patagonian South America. *Zoologica Scripta* 38: 1–7.
- Donato, M. 2006. Historical biogeography of the family Tristiridae (Orthoptera: Acridomorpha) applying dispersal–vicariance analysis. *Journal of Arid Environments* 66: 421–434.
- Dozo, T., Reguero, M. y Cerdeño, E. 2000. *Medistylus dorsatus* (Ameghino, 1903), un Hegetotheriidae Pachyrukhinae (Mammalia, Notoungulata) del Deseadense de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 37: 24R
- Elissamburu, A. 2004. Análisis morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana* 41: 363–380.
- Elissamburu, A. 2012. Estimación de la masa corporal en géneros del orden Notoungulata. *Estudios Geológicos* 68: 91–111.

- Ercoli, M. D., Candela, A. M., Rasia, L. L. y Ramírez, M. A. 2018. Dental shape variation of Neogene Pachyrukhinae (Mammalia, Notoungulata, Hegetotheriidae): systematics and evolutionary implications for the late Miocene *Paedotherium* species. *Journal of Systematic Palaeontology* 16: 1073–1095.
- Ercoli, M. D., Álvarez, A. y Candela, A. M. 2019. Sciuromorphy outside rodents reveals an ecomorphological convergence between squirrels and extinct South American ungulates. *Communications Biology* 202: 1–11.
- Ezcurra, M. D. y Agnolín, F. L. 2012. A new global palaeobiogeographical model for the Late Mesozoic and Early Tertiary. *Systematic Biology* 61: 553–566.
- Fernández, M., Fernicola, J. C., Cerdeño, E. y Reguero, M. 2018. Identification of type materials of the species of *Protypotherium* Ameghino, 1885 and *Patriarchus* Ameghino, 1889 (Notoungulata: Interatheriidae) erected by Florentino Ameghino. *Zootaxa* 4387: 473–498.
- Fernicola, J. C. 2011. Implicancias del conflicto Ameghino-Moreno sobre la colección de mamíferos fósiles realizada por Carlos Ameghino en su primera exploración al río Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 13: 41–57.
- Fleagle, J. G., Bown, T. M., Swisher III, C. C. y Buckley, G. A. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* pp. 129–135.
- Folguera, A. y Zárate, M. 2009. La sedimentación neógena continental en el sector extrandino de Argentina central. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64: 692–712.
- Forasiepi, A. M., Martinelli, A. G., de la Fuente, M. S., Dieguez, S. y Bond, M. 2011. Paleontology and stratigraphy of the Aisol Formation (Neogene), San Rafael,

- Mendoza. En: Salfity, J. A. y Marquillas, R.A. (eds.), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*. SCS Publisher, Salta, p. 135-154.
- Gabbert, S. L. 2004. The basicranial and posterior cranial anatomy of the families of the Toxodontia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 285: 177–190.
- Garrido, A., Kramarz, A., Forasiepi, A. y Bond, M. 2012. Estratigrafía, mamíferos fósiles y edad de las secuencias volcanosedimentarias eoceno-miocenas de la sierra de Huantraico-sierra Negra y cerro Villegas (provincia del Neuquén, Argentina). *Andean Geology* 39: 482–510.
- Garrido, A. C., Turazzini, G. F., Bond, M., Aguirrezabla, G. y Forasiepi, A. M. 2014. Estratigrafía, vertebrados fósiles y evolución tectosedimentaria de los depósitos neógenos del Bloque de San Rafael (Mioceno-Plioceno), Mendoza, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 26: 133–164.
- Gelfo, J. N., Goin, F. J., Woodburne, M. O. y Muizon, C. de. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American paleogene mammalian faunas. *Paleontology* 52: 251–269.
- Goloboff, P. 1995. Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics* 11: 91–104.
- Goloboff, P., Farris, J. S. y Nixon, K. 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available from the authors, at www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/.
- Goloboff, P., Farris, J. S. y Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Gomes Rodrigues, H., Lefebvre, R., Fernández-Monescillo, M., Mamani Quispe, B. y Billet, G. 2017. Ontogenetic variations and structural adjustments in mammals evolving prolonged to continuous dental growth. *Royal Society Open Science* 4:

- 170494, <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.170494>.
- Gorroño, R., Pascual, R. y Pombo, R. 1979. Hallazgo de mamíferos eógenos en el sur de Mendoza. Su implicancia en las dataciones de los «rodados lustrosos» y del primer episodio orogénico del Terciario en esa región. *VII Congreso Geológico Argentino*, Neuquén, p. 475–487.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.
- Hausdorf, B. 1998. Weighted area analysis and a solution of the redundant distribution problem. *Systematic Biology* 47: 445–456.
- Hernández Del Pino, S., Fernández, M., Cerdeño, E. y Fernicola, J. C. 2019. Anatomy and systematics of *Notohippus toxodontoides* Ameghino 1891 (Mammalia, Notoungulata) from the Miocene of Santa Cruz Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, doi:10.1080/02724634.2019.1577870, e1577870 (20 pages).
- Iglesias, A., Artabe, A. E. y Morel, E. M. 2011. The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 409–422.
- Janis, C. M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. En: Damuth J. y MacFadden, B. J. (eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, New York, p. 255–299.
- Koenigswald, W. v. 2011. Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions – construction and classification. *Palaeontographica, Abt. A: Palaeozoology – Stratigraphy* 294: 63–94.

- Koenigswald, W. v., Martin, T. y Billet, G. 2015. Enamel microstructure and mastication in *Pyrotherium romeroi* (Pyrotheria, Mammalia). *Paläontologische Zeitschrift* 89: 593–609. DOI 10.1007/s12542-014-0241-5.
- Kraglievich, L. 1926. Sobre el conducto humeral en las vizcachas y paquirucos chapadmalenses con descripción del *Paedotherium imperforatum*. *Anales del Museo de Historia Natural Bernardino Rivadavia* 34: 45–88.
- Kraglievich, L. 1931. Cuatro notas paleontológicas. (Sobre *Octomyiodon aversus* Amegh., *Argyrolagus palmeri* Amegh., *Tetrastylus montanus* Amegh. y *Muñizia paranensis* n. gen. n. sp.). *Physis* X: 242–266.
- Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Obras de geología y paleontología* 3: 29–91.
- Kraglievich, L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. El Siglo Ilustrado, Montevideo, 168 pp.
- Kramarz, A. G. y Bond, M. 2017. Systematics and stratigraphical range of the hegetotheriids *Hegetotheriopsis sulcatus* and *Prohegetotherium sculptum* (Mammalia: Notoungulata). *Journal of Systematic Palaeontology* 15: 1027–1036.
- Kramarz, A. G. y Paz, E. R. 2013. Un Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) basal del Mioceno temprano de Patagonia. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30: 186–195.
- Kramarz, A. G., Forasiepi, A. M. y Bond, M. 2011. Vertebrados Cenozoicos. En: Leanza, H. A., Arregui, C., Carbone, O., Danieli, J. C. y Vallés, J. M. (eds.), *Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino*, Neuquén, p. 557–572.
- Kramarz, A. G., Vucetich, M. G., Carlini, A. A., Ciancio, M. R., Abello, M. A., Deschamps, C. M. y Gelfo, J. V. 2010. A new mammal fauna at the top of the Gran

- Barranca sequence and its biochronological significance. En: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca - Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 264–277.
- Krapovickas, J. M., Tauber, A. A. y Rodriguez, P. E. 2008. Nuevo registro de *Protypotherium australe* Ameghino, 1887: implicancias bioestratigráficas en la Formación Santa Cruz. *Actas del XVII Congreso Geológico Argentino* 3: 1020–1021.
- Kubo, M. O. y Yamada, E. 2014. The inter-relationship between dietary and environmental properties and tooth wear: comparisons of mesowear, molar wear rate, and hypsodonty index of extant sika deer populations. *PLoS ONE* 9: e90745.
- Lamb, S. y Hoke, L. 1997. Origin of the high plateau in the Central Andes, Bolivia, South America. *Tectonics* 16: 623–649.
- Leanza, H. A. y Hugo, C. A. 2001. Hoja geológica 3966–III, Villa Regina. Provincia de Río Negro. *SEGEMAR*, Boletín 309: 1–53.
- Loomis, F. B. 1914. *The Deseado Formation of Patagonia*. Amherst and The Rumford Press, Concord, 232 pp.
- López, G. 2002. Redescrición de *Ethegotherium carettei* (Notoungulata, Hegetotheriidae) de la Formación Divisadero Largo de la provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 39: 295–306.
- López, G. y Manassero, M. 2008. Revision of the stratigraphic provenance of *Ethegotherium carettei* (Notoungulata, Hegetotheriidae) by sedimentary petrography. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 248: 1–9.
- López, G., Bond, M. y Pérez, M. E. 2018. Pachyrukhinae (Mammalia, Notoungulata,

- Hegetotheriidae) from the early–middle Miocene of Patagonia, Argentina. *VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* p. 48–49.
- Lydekker, R. 1894. Contribuciones al conocimiento de los vertebrados fósiles de la Argentina. Estudio sobre los ungulados argentinos extinguidos. *Anales del Museo de La Plata* 2: 1–91.
- MacFadden, B. J., Campbell, K. E., Cifelli, R. L., Siles, O., Johnson, N. M., Naeser, C. W. y Zeitler, P. K. 1985. Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the deseadan (late Oligocene-early Miocene) Salla beds of Northern Bolivia. *The Journal of Geology* 93: 223–250.
- Madden, R. H., Kay, R. F., Vucetich, M. G. y Carlini, A. A. 2010. Gran Barranca: a 23-million-year record of middle Cenozoic faunal evolution in Patagonia. En: Madden, R. H., Carlini, A. A. Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca - Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 423–439.
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versión 3.51 <http://www.mesquiteproject.org>.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Montpellierm Mém. Extr.*, 1–93.
- McCoy, D. E. y Norris, C. A. 2012. The cranial anatomy of the Miocene notoungulate *Hegetotherium mirabile* (Notoungulata, Hegetotheriidae) with preliminary observations on diet and method of feeding. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53: 355–374.
- McKenna, M. C. 1975. Toward a Phylogenetic Classification of the Mammalia. En:

- Luckett, W. P. (ed.), *Phylogeny of the Primates*. Plenum Press, Nueva York, p. 21–46.
- McKenna, M. y Bell, S. K. 1997. *Classification of Mammals above the species level*. Columbia Univ. Press, New York. 631 pp.
- Minoprio, J. L. 1947. Fósiles de la Formación del Divisadero Largo. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 146: 365–378.
- Miquel, S. E. y Bellosi, E. S. 2010. Middle Eocene – Oligocene gastropods of the Sarmiento Formation, central Patagonia. En: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 61–68.
- Mones, A. 1982. An equivocal nomenclatura: What means hypsodonty? *Palaeontographica Zeitschrift* 56: 107–111.
- Mones, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliografía. *Courier Forschungsinstitute Senckenberg* 82: 1–625.
- Moreno, F. P. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo La Plata durante el primer semestre de 1888. *Boletín del Museo La Plata (provincia de Buenos Aires)* p. 1–35.
- Nowak, R. M. 1991. *Walker's Mammals of the World*. 5ª edición. John Hopkins Univ. Press, New York, Vol. 2, p. 643–1629.
- Nullo, F. y Combina, A. M. 2011. Patagonian continental deposits (Cretaceous-Tertiary). *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 289–304.
- Oiso, Y. 1991. New land mammal locality of middle Miocene (Colloncuran) age from Nazareno, Southern Bolivia. En: Suárez-Soruco, R. (ed.), *Fósiles y Facies de*

- Bolivia—Vol. I Vertebrados*. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, Santa Cruz, Bolivia, p. 653–672.
- Ojeda, A. A., Novillo, A., Ojeda, R. A. y Roig-Juñent, S. 2013. Geographical distribution and ecological diversification of South American octodontid rodents. *Journal of Zoology* 289: 285–293.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498–532.
- Pascual, R., Bondesio, P., Scillato Yane, G. J., Vucetich, M. G. y de Gasparini, Z. B. 1978. Vertebrados. *Geología y Recursos Naturales del Neuquén, VII Congreso Argentino*, p. 177–185.
- Patterson, B. 1952. *Catálogo de los mamíferos del Deseadiano y Colhuehapiano*. Buenos Aires: Informe Sección Paleozoológica Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘Bernardino Rivadavia’ (Inédito).
- Patterson, B. 1977. A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the Early Tertiary of Northwestern Venezuela. *Fieldiana, Geology* 33: 397–422.
- Perkins, M. E., Fleagle, J. G., Heizler, M. T., Nash, B., Bown, T. M., Tauber, A. A. y Dozo, M. T. 2012. En: Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, S. (eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 23–40.
- Pindell, J. L. y Tabbutt, K. D. 1995. Mesozoic-Cenozoic Andean paleogeography and regional controls on hydrocarbon system. En: Tankard, A. J., Suárez, R. S. y Welsink, H. J. (eds.), *Petroleum Basins of South America*. AAPG Memoir, p. 101–128.
- Poblete, F., Arriagada, C., Roperch, P., Astudillo, N., Hervé, F., Kraus, S. y Le Roux, J. P. 2011. Paleomagnetism and tectonics of the South Shetland Islands and the

- northern Antarctic Peninsula. *Earth and Planetary Science Letters* 302: 299–313.
- Prado, J. L., Chiesa, J., Tognelli, G., Cerdeño, E. y Strasser, E. 1998. Los mamíferos de la Formación Río Quinto (Plioceno), provincia de San Luis (Argentina). Aspectos bioestratigráficos, zoogeográficos y paleoambientales. *Estudios Geológicos* 54: 153–160.
- Quattrocchio, M. E., Volkheimer, W., Borromei, A. M. y Martínez, M. A. 2011. Changes of the palynobiotas in the Mesozoic and Cenozoic of Patagonia: a review. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 380–396.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ré, G. H., Geuna, S. E. y Vilas, J. F. 2010. Paleomagnetism and magnetostratigraphy of Sarmiento Formation (Eocene–Miocene) at Gran Barranca, Chubut, Argentina. En: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 32–45.
- Reguero, M. A. 1993. Los Typotheria y Hegetotheria (Mammalia: Notoungulata) eocenos de la localidad Cañadón Blanco, Chubut. *Ameghiniana* 30 (3): 336.
- Reguero, M. A. 1999. *El problema de las relaciones sistemáticas y filogenéticas de los Typotheria y Hegetotheria (Mammalia, Notoungulata): análisis de los taxones de Patagonia de la edad-mamífero Deseadense (Oligoceno)*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, 350 pp.
- Reguero, M. y Cerdeño, E. 2005. New Late Oligocene Hegetotheriidae (Mammalia,

- Notoungulata) from Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 674–684.
- Reguero, M. y Prevosti, F. J. 2010. Rodent-like notoungulates (Typotheria) from Gran Barranca, Chubut Province, Argentina. En: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 152–169.
- Reguero, M., Dozo, M. T. y Cerdeño, E. 2007. A poorly known rodenlike mammal (Pachyrukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Deseadan (late Oligocene) of Argentina. Paleocology, biogeography, and radiation of the rodentlike ungulates in South America. *Journal of Paleontology* 81: 1301–1307.
- Reguero, M., Candela, A. D., Galli, C. I., Bonini, R. y Voglino, D. 2015. A new hypsodont notoungulate (Hegetotheriidae, Pachyrukhinae) from the late Miocene of the Eastern Cordillera, Salta Province, Northwest of Argentina. *Andean Geology* 42: 56–70.
- Reguero, M., Goin, F., Acosta Hospitaleche, C., Dutra, T. y Marensi, S. 2013. Late Cretaceous/Paleogene West Antarctica Terrestrial Biota and its Intercontinental Affinities. En: Lohmann, G., Mysak, L. A., Notholt, J., Rabassa, J. y Unnithan, V. (eds.), *Springer Briefs in Earth System Sciences*. Springer, Dordrecht Heidelberg New York London, 120 pp.
- Riggs, E. S. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of late Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina). With notes on the faunae. *Physis* 14: 143–162.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. P. 2003. MrBayes3: Bayesian phylogenetic inference undermixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.

- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1–247.
- Roth, S. 1899. Apuntes sobre la geología y la paleontología de los Territorios de Río Negro y Neuquén (diciembre de 1895 á junio de 1896). *Revista del Museo de La Plata* 9: 141–197.
- Roth, S. 1903. Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles del Cretáceo superior y Terciario inferior de la Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 11: 133–158.
- Rusconi, C. 1946. Presencia de mamíferos terciarios en San Juan. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral* 25: 5–11.
- Sanmartín, I. y Ronquist, F. 2004. Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53: 216–243.
- Scott, K. M. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. En: Damuth, J. y MacFadden, B. J. (eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, New York, p. 301–335.
- Scott, W. B. 1904. The Miocene Ungulates of Patagonia. *Report of the Seventy-Fourth Meeting of the British Association for the Advancement of Science* 589–590.
- Scott, W. B. 1913. *A history of land mammals in the western hemisphere*. The Macmillan Company, Nueva York, 693 pp.
- Seoane, F. D. y Cerdeño, E. 2019. Systematic revision of *Hegetotherium* and *Pachyrukhos* (Hegetotheriidae, Notoungulata) and a new phylogenetic analysis of Hegetotheriidae. *Journal of Systematic Palaeontology* 17: 1415–1443. DOI:

- 10.1080/14772019.2018.1545146.
- Seoane, F., Roig Juñent, S. y Cerdeño, E. 2017. Phylogeny and paleobiogeography of Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata). *Journal of Vertebrate Paleontology* 37: e1278547 (13 pp.).
- Seoane, F. D., Cerdeño, E. y Singleton, H. 2019. Re-assessment of the Oligocene genera *Prosotherium* and *Propachyrucos* (Hegetotheriidae, Notoungulata). *Comptes Rendus Palevol* 18: 643–662.
- Sereno, P. C. 2005. The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology* 54: 595–619.
- Simpson, G. G. 1945a. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum Natural History* 85: 1–350.
- Simpson, G. G. 1945b. A Deseado Hegetothere from Patagonia. *American Journal of Science* 243: 550–564.
- Simpson, G. G. 1967. The beginning of the age of mammals in South America. Part 2. *Bulletin of the American Museum Natural History* 137: 1–352.
- Simpson, G. G. 1978. Early mammals in South America: Fact, controversy, and mystery. *Proceedings of the American Philosophical Society* 122: 318–328.
- Simpson, G. G. 1980. *Splendid isolation. The curious history of South American mammals*. Yale University Press, New Haven y Londres, 266 pp.
- Simpson, G. G., Minoprio, J. L. y Patterson, B. 1962. The mammalian fauna of the Divisadero Largo Formation, Mendoza, Argentina. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 127: 239–293.
- Sinclair, W. J. 1909. Mammalia of the Santa Cruz Beds. En: Scott, W. B. (ed.), *Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1896–1899. Volume VI, Paleontology. Part I, Typotheria*. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart,

- p. 1–110.
- Sosa, L. M. y García-López, D. A. 2018. Structural variation of the masseter muscle in Typotheria (Mammalia, Notoungulata). *Serie Correlación Geológica* 34: 53–70.
- Sostillo, R., Cerdeño, E. y Montalvo, C. I. 2018. Taxonomic implications from a large sample of *Tremacyllus* (Hegetotheriidae: Pachyrukhinae) from the late Miocene Cerro Azul Formation of La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 55: 407–422.
- Sostillo, R., Montalvo, C. I., Cerdeño, E., Schmidt, G. I., Folguera, A. y Cardonatto, M. C. En prensa. Updated knowledge on the Notoungulata (Mammalia) from the late Miocene Cerro Azul Formation, La Pampa Province, Argentina. *Historical Biology* doi: 10.1080/08912963.2019.1689239.
- Stirton, R. A. 1952. *Medistylus*, new name for *Phanophilus* Ameghino, not Sharp. *Journal of Paleontology* 26: 351.
- Tauber, A. A. 1997. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34: 413–426.
- Tomassini, R. L., Montalvo, C. I., Manera, T. y Visconti, G. 2014. Mineralogy, geochemistry and paleohistology of pliocene mammals from the Monte Hermoso Formation (Argentina). *Paedotherium bonaerense* (Notoungulata, Hegetotheriidae) as a case study. *Ameghiniana* 51: 385–395.
- Tomassini, R. L., Garrone, M. C. y Montalvo, C. I. 2017. New light on the endemic South American pachyrukhine *Paedotherium* Burmeister, 1888 (Notoungulata, Hegetotheriidae): Taphonomic and paleohistological análisis. *Journal of South American Earth Sciences* 73: 33–41.
- Uliana, M. y Robbiano, J. A. 1974. Pseudoplicues de la Formación Collón Cura, en Cañadón Quiñi Huao (puesto Vidondo) y Piedra del Águila (cerro Bayo), provincia de Río Negro y Neuquén. *Asociación Geológica Argentina, Revista*, 29:

- 213–222.
- Uliana, M. A. y Biddle, K. T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociências* 18: 172–190.
- Vera, B. 2013. *Sistemática, filogenia y paleoecología de los Notopithecinae (Interatheriidae, Notoungulata) del Paleógeno de Argentina*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, 540 pp.
- Vera, B. 2019. A new species and the record of *Hemihegetotherium* (Notoungulata, Hegetotheriidae) in the Middle to Late Miocene of Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 93: 23–35.
- Vera, B. y Ercoli, M. D. 2018. Systematic and morphogeometric analyses of Pachyrukhinae (Mammalia, Hegetotheriidae) from the Huayquerías, Mendoza (Argentina): biostratigraphic and evolutionary implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 38: e1473410, DOI: 10.1080/02724634.2018.1473410.
- Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, S. 2012. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 370.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F., Fariña, R. A., Di Giacomo, M., Perry, J. M. G., Prevosti, F. J., Toledo, N., Cassini, G. H. y Fernicola, J. C. 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late–early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292: 507–519.
- Vucetich, M. G., Mazzoni, M. M. y Pardiñas, U. F. J. 1993. Los roedores de la Formación Collón Curá (Mioceno Medio), y la ignimbrita Pilcaniyeu. Cañadón del Tordillo,

- Neuquén. *Ameghiniana* 30: 361–381.
- Woodburne, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245–264.
- Yu, Y., Harris, A. J., Blair, C. y He, X. J. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 87: 46–49.
- Zetti, J. 1972a. Los mamíferos fósiles de edad huayqueriense (Plioceno medio) de la región pampeana. Tesis doctoral inédita, Universidad de La Plata, 86 pp., 14 láminas.
- Zetti, J. 1972b. Observaciones sobre los Pachyrukhinae (Notoungulata) del Plioceno argentino. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 2: 41–52.
- Zetti, J. 1972c. Un nuevo paquiruquino de la región pampeana. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 2: 53–56.
- Zittel, K. A. 1893. *Handbuch der Palaeontologie, I. Palaeozoologie. IV, Vertebrata (Mammalia)*. R. Oldenbourg, Munich, 799 pp.



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

**Revisión sistemática y filogenética de la familia Hegetotheriidae
(Notoungulata, Mammalia) del Cenozoico argentino**

TOMO II

Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en
el área de Ciencias Geológicas

Lic. Federico Damián Seoane

Directora de tesis: Dra. María Esperanza Cerdeño Serrano

Director Asistente: Dr. Marcelo Alfredo Reguero

Consejera de Estudios: Dra. Claudia Alicia Marsicano

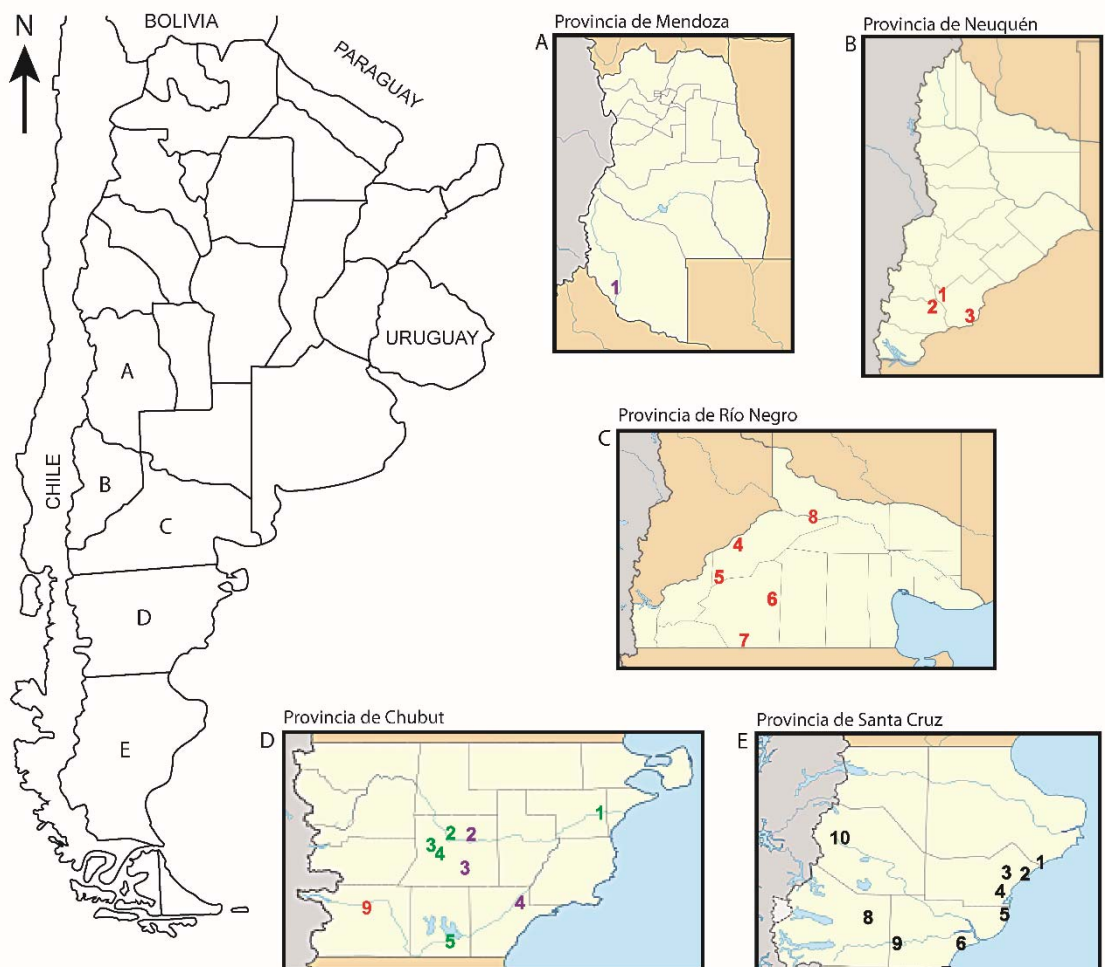
Lugar de trabajo: Instituto de Estudios Andinos Don Pablo Groeber, Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Buenos Aires, 2019

Fecha de defensa: 17 de marzo de 2020

FIGURAS

Figura II.1: Mapa de la República Argentina, indicando los afloramientos de las formaciones mencionadas en el texto, con sus respectivas localidades. **A**, provincia de Mendoza, localidad de Quebrada Fiera (1); Formación Agua de la Piedra (EMS Deseadense). **B**, provincia de Neuquén, localidades Estancia Collón Curá (1), Collón Curá (2) y Cañadón del Tordillo (3); Formación Collón Curá (EMS Colloncureense). **C**, provincia de Río Negro, localidades Estancia El Castillo (4), Estancia El Criado (5), Comallo (6), Río Chico (7) y Cerro Mesa de Trapalcó (8); Formación Collón Curá (EMS Colloncureense). **D**, provincia de Chubut, localidades Las Cascadas (2), Scarritt Pocket (3) y Cabeza Blanca (4); Formación Sarmiento, Miembro Puesto Almendra Superior (EMS Deseadense); Gaiman (1), El Pajarito (2), Estancia Paso de Indios (3), Laguna de la Bombilla (4) y Barranca Sur del lago Colhué Huapí (5); Formación Sarmiento, Miembro Colhué Huapí (EMS Colhuehuapense); Río Senguer (9); Formación Collón Curá (EMS Colloncureense). **E**, provincia de Santa Cruz, localidades Monte León (1), La Cueva (2), Yegua Quemada (3), Las Vacas (4), Monte Observación (5), Estancia La Costa (6), Puesto Estancia La Costa (7), Sehuen (8), Barrancas del río Santa Cruz (9) y Anfiteatro del Guanaco (10); Formación Santa Cruz (EMS Santacrucense).



- 1 Fm. Agua de la Piedra (EMS Deseadense)
- 2 - 4 Fm. Sarmiento, Miembro Puesto Almendra Superior (EMS Deseadense)
- 1 - 5 Fm. Sarmiento, Miembro Colhué Huapi (EMS Collhuehuapense)
- 1 - 10 Fm. Santa Cruz (EMS Santacruzense)
- 1 - 9 Fm. Collón Curá (EMS Colloncurensis)

Figura II.2: Fragmentos craneales y mandibulares de *Hegetotherium mirabile*. **A, B**, original y esquema de MACN A 631 (holotipo de *H. mirabile*) en vista ventral. Fragmento craneal con I1–M3 (alvéolos de I2–3 y P1 roto) derechos y con I1, alvéolos de I2–3 y C roto del lado izquierdo. **C, D**, original y esquema de MACN A 632 (holotipo de *H. mirabile*) en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de i3–c–p1 y p2–m3. **E, F**, original y esquema de MACN A 536–539 (holotipo de *H. strigatum*) en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con p3–m3. **G, H, I**, original (G), esquema (H) y detalle (I) de MLP 12-2914a (holotipo de *H. andinum*) en vista ventral. Fragmento craneal con I1–M3 (I2, C y P1 rotos; I3 ausente) derechos y P3–M3 izquierdos. Notar la presencia de esmalte (es) rodeando la superficie oclusal del I1 y la ausencia del I3, cuya ubicación coincide con la veta de resina epoxi (re). **J, K**, original y esquema de MACN A 1745 (holotipo de *H. convexum*) en vista ventral. Fragmento de paladar con M2–3 derechos e izquierdos. **L**, fragmento de maxilar izquierdo con P1–M3, MACN A 3333 (catalogado como *H. convexum*) en vista oclusal.

Abreviaturas: **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis; **cm**, cresta masetérica (o mandibular); **e**, ectoflécido; **en**, entoflécido; **es**, esmalte; **fpm**, foramen palatino mayor; **m**, maxilar; **ma**, margen alveolar; **mu**, muesca distal; **pa**, parastilo; **pp**, proyección palatina; **ppl**, proyección posterolingual; **pt**, palatino; **px**, premaxilar; **re**, resina epoxi; **sim**, sutura intermaxilar; **smp**, sutura maxilopalatina; **smy**, sutura maxiloyugal; **spa**, surco parastilar; **spl**, surco posterolingual; **spxm**, sutura premaxilar-maxilar; **st**, surco labial del talónido; **y**, yugal. Escala = 1 cm.

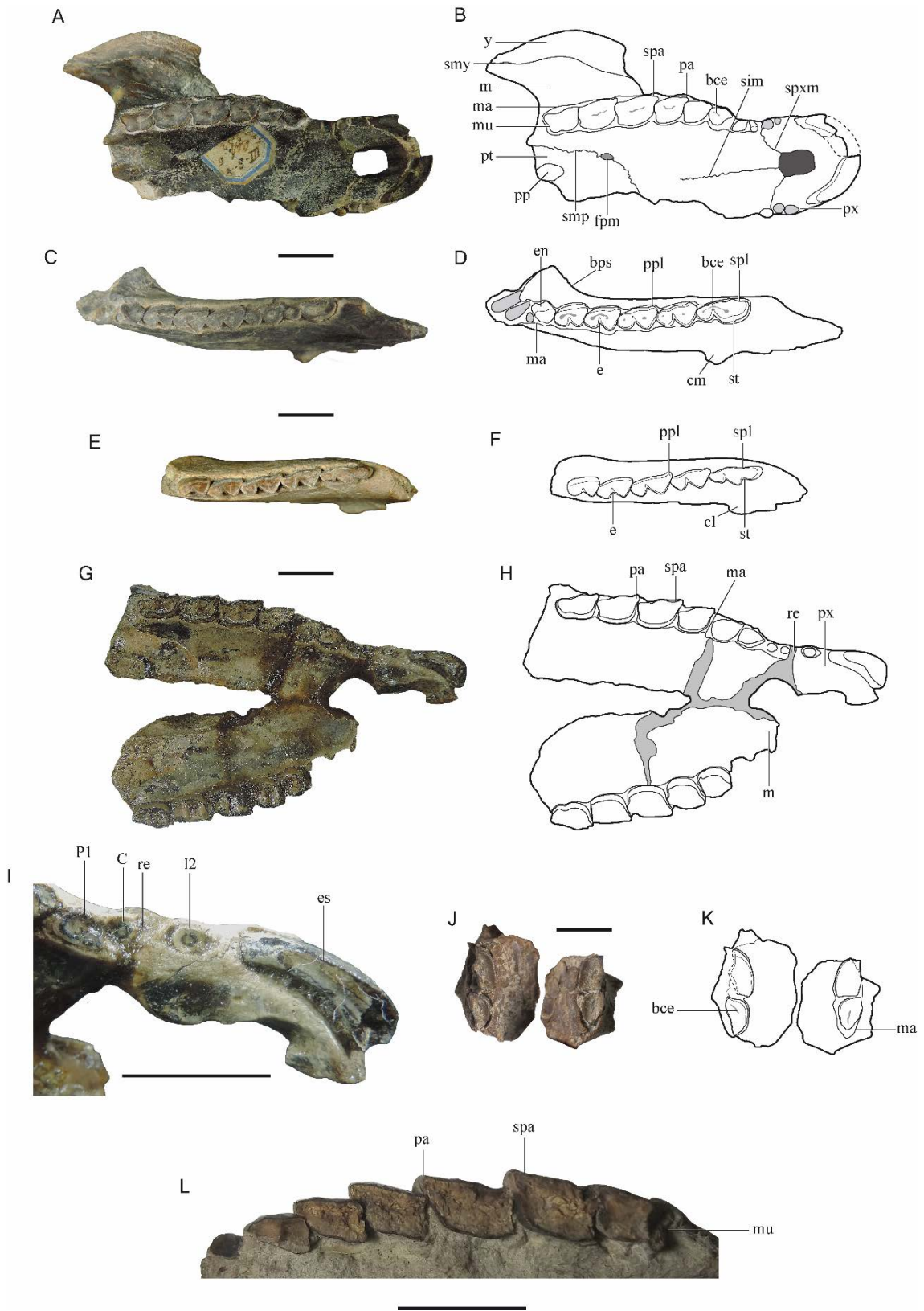


Figura II.3: Especímenes craneales y mandibulares de *Hegetotherium mirabile*. **A, B**, original y esquema de MACN A 3336 (holotipo de *H. anceps*) en vista ventral. Fragmento craneal con I1–2, C–M3 derechos y con I1–M3 (alvéolo de I3 y los I1–2 y P2 rotos) izquierdos. **C, D**, original y esquema de MACN A 3337 (holotipo de *H. anceps*) en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con i2–m3 (alvéolo de c). **E, F**, original y esquema de MACN A 3344 (sintipo de *H. cuneatum*), fragmento craneal en vista dorsal. **G, H**, original y esquema de MACN A 3345 (sintipo de *H. cuneatum*) en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con alvéolo de p2 y p3–m3. **I, J**, original y esquema de MACN A 3347 (holotipo de *H. costatum*) en vista ventral. Fragmento de paladar con P4–M3 izquierdos. **K, L**, original y esquema de MACN A 3348 (holotipo de *H. costatum*) en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con m1–3. **M, N**, original y esquema de MACN A 3370 (holotipo de *H. minum*) en vista oclusal. Fragmento mandibular derecho con sínfisis, alvéolo de i2, p1–3 y m1–2.

Abreviaturas: **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis; **cf**, cuña del frontal; **cl**, cresta masetérica; **e**, ectofléxido; **en**, entofléxido; **f**, frontal; **fso**, foramen supraorbital; **ft**, fosa temporal; **l**, lacrimal; **lt**, línea temporal; **m**, maxilar; **ma**, margen alveolar; **mu**, muesca distal; **n**, nasal; **p**, parietal; **pa**, parastilo; **pp**, proyección palatina; **ppl**, proyección posterolingual; **re**, resina epoxi; **s**, sedimento; **si**, sínfisis; **sif**, sutura interfrontales; **spa**, surco parastilar; **spl**, surco posterolingual; **spxm**, sutura premaxilar-maxilar; **sso**, surco supraorbital; **st**, surco labial del talónido. Escala = 1 cm.

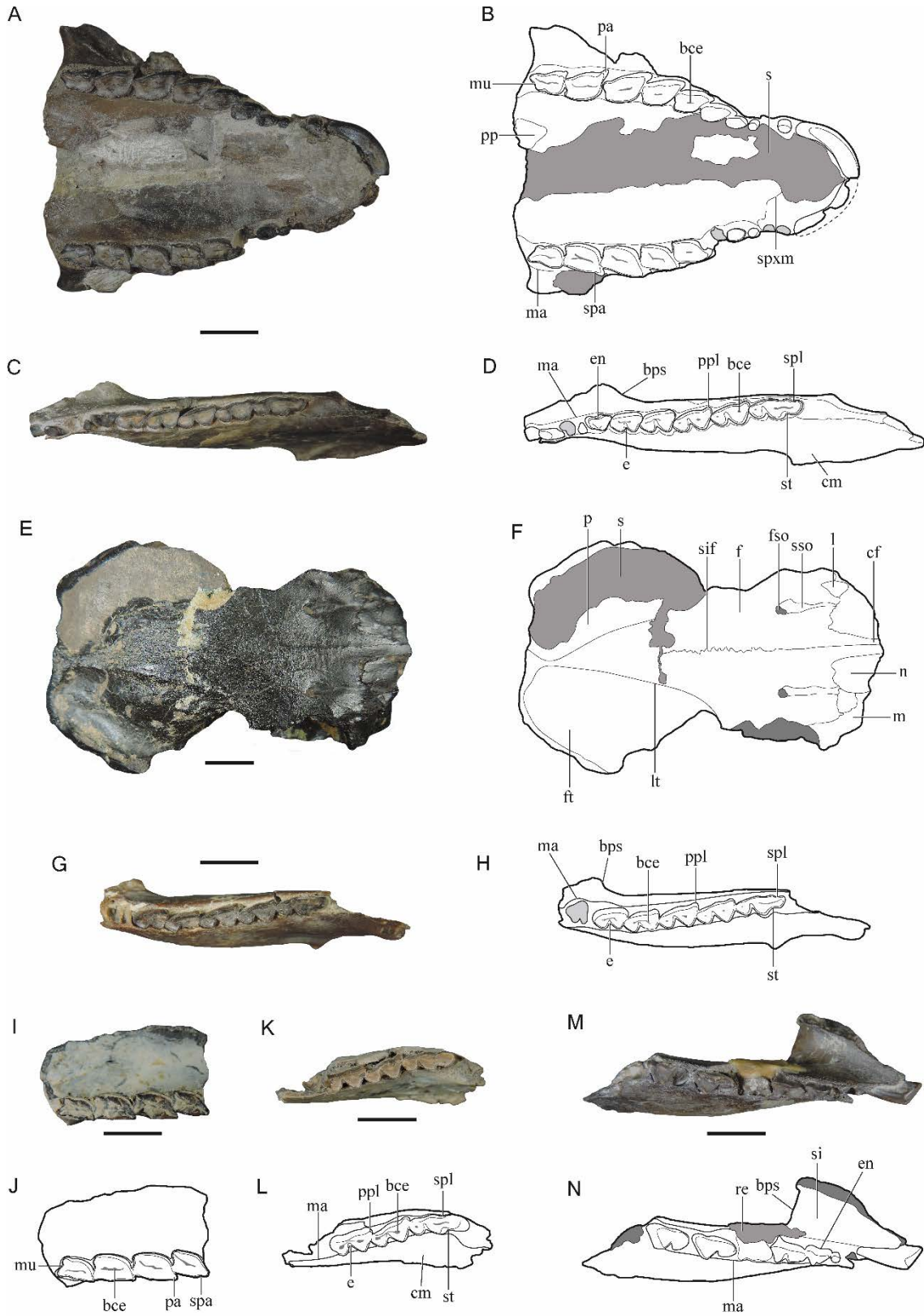


Figura II.4: Fragmentos mandibulares de *Hegetotherium mirabile*. **A**, MACN A 3384 (sintipo de *S. pachymorphum*) en vista oclusal. Fragmento mandibular derecho con i2–p4, sin canino. **B, C**, MACN A 11181 (catalogado como *S. pachymorphum*) en vista oclusal y lateral. Fragmento mandibular con i1–m3 izquierdos e i2–c, p2–m1 y m3 (i2–3 y p2 rotos). **D**, MACN A 11178 (sintipo de *S. pachymorphum*) en vista oclusal. Fragmento mandibular con p3–m3 izquierdos y p2 (pegado con la raíz como superficie oclusal), p4–m2 derechos. Alvéolos de los dientes anteriores rotos y poco delimitados. **E, F, G**, original y esquema de MACN A 11196 (holotipo de *G. tournoueri*) en vista oclusal (E, F) y vista lingual (G). Fragmento mandibular izquierdo con m1–2. **H, I, J**, detalle de MACN A 9943 (catalogado como *H. convexum*). Fragmento mandibular izquierdo mostrando los p1–4 en vista oclusal (H). Detalle del p3 en vista lingual (I) y distolingual (J). **Abreviaturas:** **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis; **c**, canino; **cm**, cresta masetérica; **e**, entoflécido; **en**, entoflécido; **es**, esmalte; **ppl**, proyección posterolingual; **sal**, surco anterolingual; **spl**, surco posterolingual; **st**, surco labial del talónido; **su**, surco posterolingual (distinto al del m3). Escala = 1 cm.

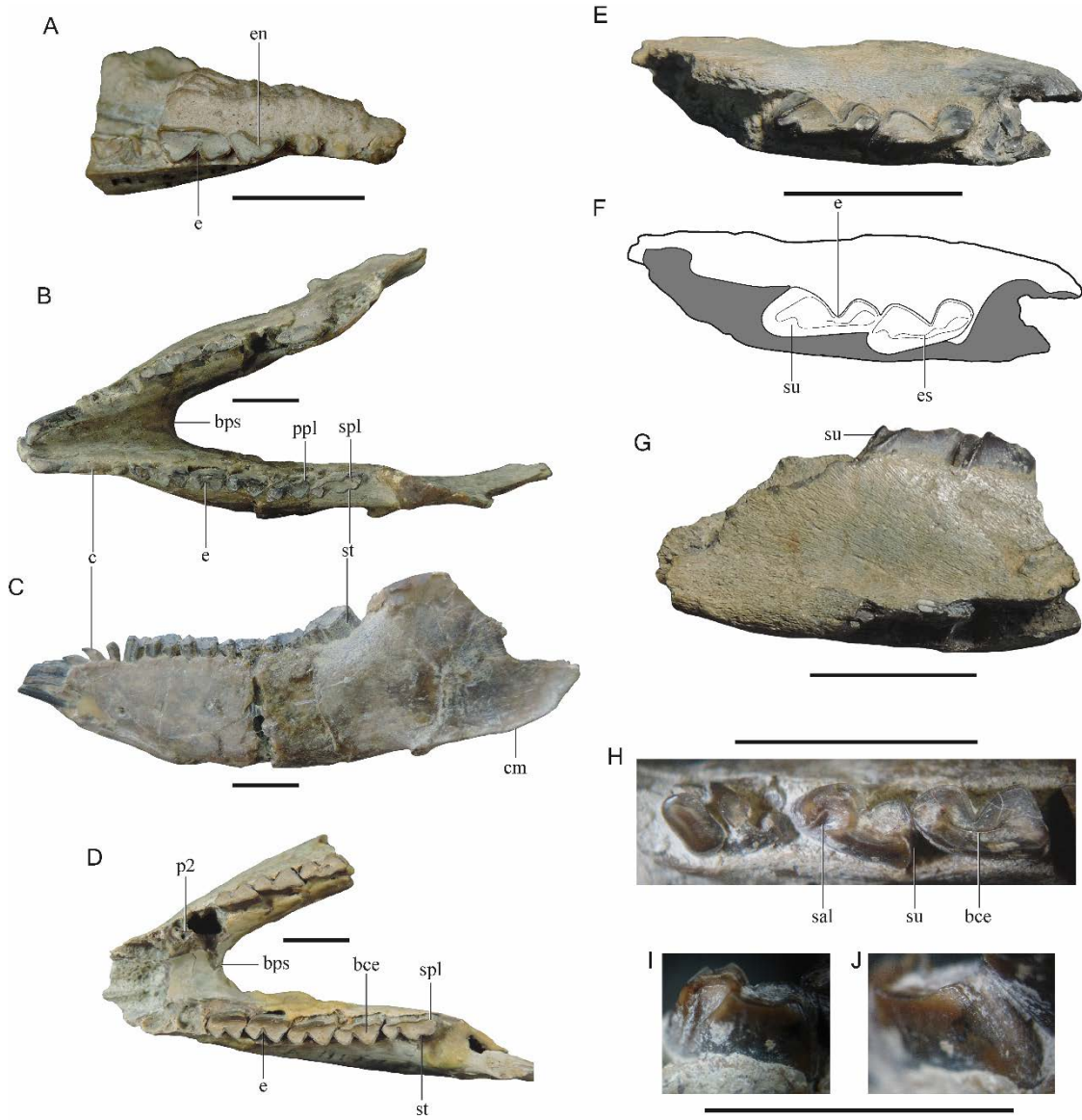


Figura II.5: Fragmentos craneales de *Hegetotherium mirabile*. **A, B**, MPEF-PV 1337 en vista dorsal y lateral izquierda. Cráneo casi completo con I1–M3 (alvéolos de I2 y C) izquierdos e I1, alvéolos de I2–3, C–P2 rotos a nivel alveolar, P3–4, M1–3 rotos dentro del alvéolo, derechos. **C, D**, MACN A 9947, en vista dorsal y ventral. Fragmento de cráneo con alvéolos de los I1–3, C roto a nivel alveolar, P1–M2 derechos y alvéolos de I1–3, C–P2 rotos a nivel alveolar, P3–M1 y M3 izquierdos. **E, F**, MACN A 9910 en vista dorsal y ventral. Fragmento de cráneo con C–P1 rotos a nivel alveolar, P2–M3 izquierdos e I1 roto, alvéolos de I2–3, C–P2 rotos a nivel alveolar, P3–4 y M2–3 derechos. **G, H, I, J**, detalle de la sutura nasofrontal en MACN A 9928 (G), MACN A 9910 (H), MACN A 9914 (I) y MACN A 11198 (J). Escala = 1 cm.

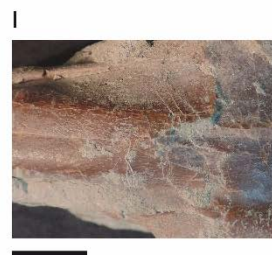
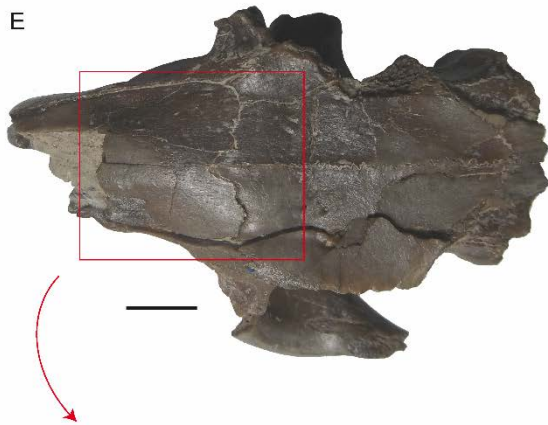


Figura II.6: Especímenes de *Hegetotherium mirabile*. **A**, MPEF-PV 1337 en vista occipital. **B**, MACN A 11198 en vista ventral. Cráneo casi completo con ambas series I1–M3. **C**, MACN A 9894 en vista lateral derecha. Fragmento mandibular con m3, cóndilo y parte del proceso coronoides. **D**, MACN A 1743 en vista oclusal. Detalle de ambos I1 donde se aprecia el esmalte rodeando la superficie oclusal de los dientes. **E**, MACN A 9952 en vista lingual. Detalle de los i12 derechos donde se aprecia el esmalte en las caras labial y lingual. **F**, MACN A 1744 en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con i2–p3. Se aprecia la presencia de esmalte en la cara lingual del i2.

Abreviaturas: **bt**, bulla timpánica; **cla**, cresta lambdoidea; **cm**, cresta masetérica; **co**, cóndilo; **csa**, cresta supraoccipital; **e**, ectoflécido; **en**, entoflécido; **es**, esmalte; **fom**, foramen magnum; **ms**, muesca sigmoidea. Escala = 1 cm.

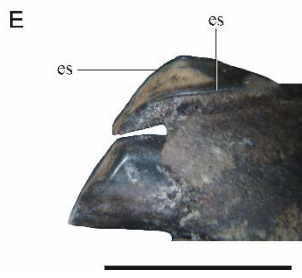
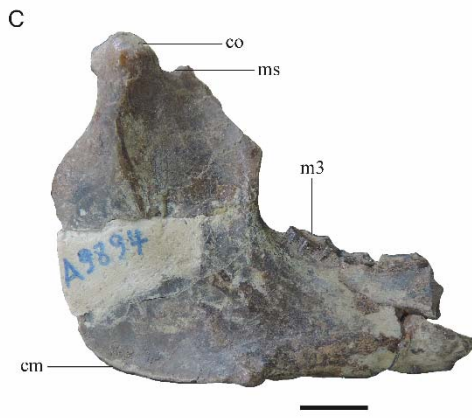
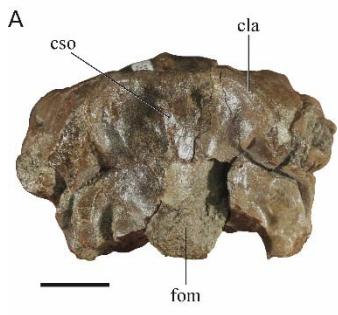


Figura II.7: Especímenes de *Hegetotherium novum* y *Prohegetotherium sculptum*. **A, B, C**, MACN A 11749, holotipo de *H. novum*, en vista dorsal (A), ventral (B) y lateral derecha (C). Fragmento de cráneo con I1 roto, I2, C–M3 izquierdos e I1 roto, I3–M3 derechos. **D**, esquema de MACN A 11749 en vista ventral. **E, F**, original y esquema de MACN A 11751, referido a *H. novum*, en vista oclusal. Fragmento de maxilar izquierdo con M1–3 rotos. **G, H**, original y esquema de MACN A 11750, referido a *H. novum*, en vista ventral. Fragmento anterior de cráneo con alvéolo de I1, I2–P1 rotos, P2–4 derechos e I1, alvéolos de C–P1, P2–4 rotos. **I, J**, original y esquema de MACN A 52-443, lectotipo de *Ph. sculptum*, en vista oclusal. Fragmento de maxilar izquierdo con alvéolo de C, P1–3. **Abreviaturas:** **aC**, alvéolo de C; **bce**, banda central de esmalte; **d**, diastema; **fin**, foramen incisivo; **pa**, parastilo; **s**, sedimento; **spa**, surco parastilar; **ye**, yeso. Escala = 1 cm.

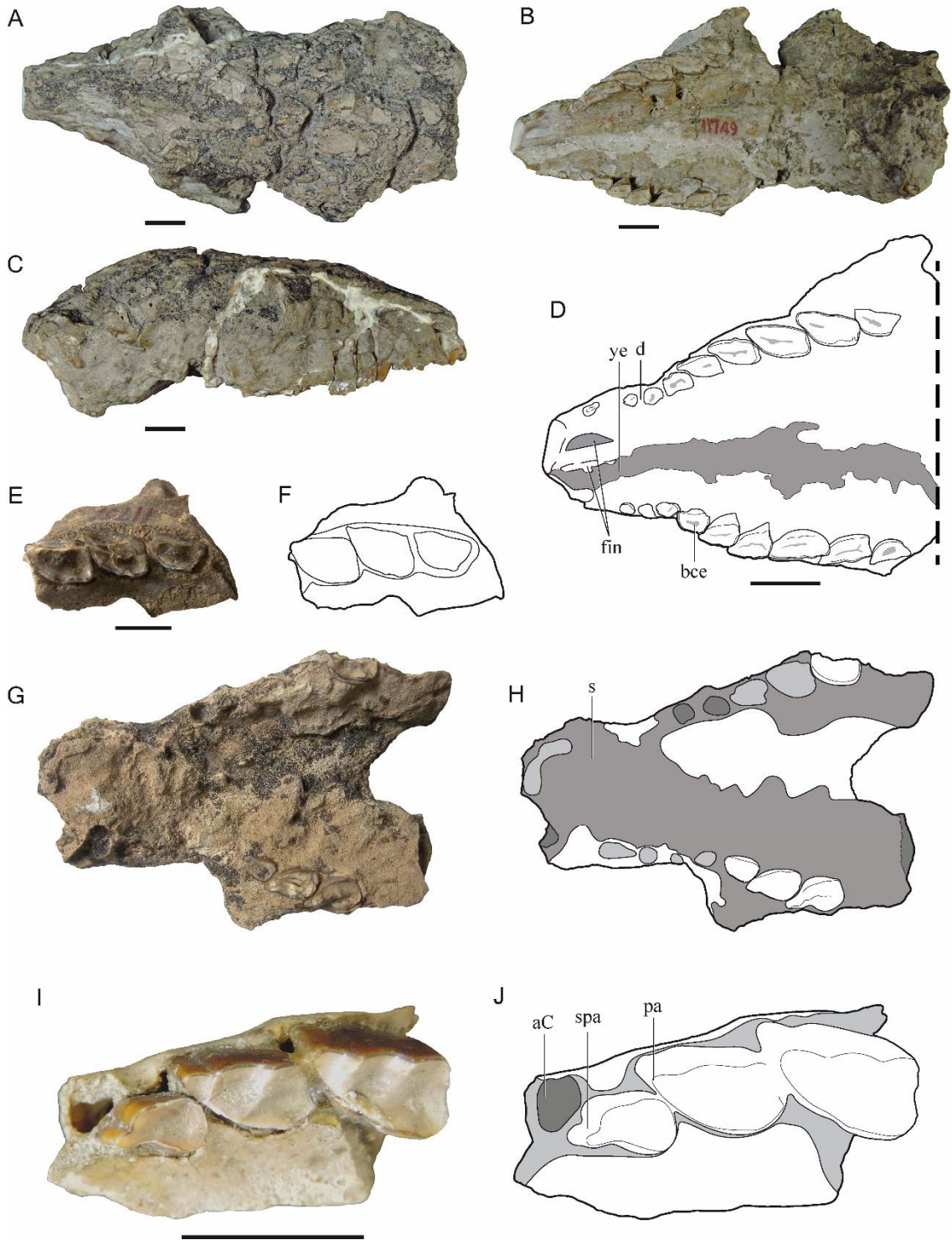


Figura II.8: *Hegetotherium* sp. MLP 79-XII-17-2, m3 izquierdo. **A, B**, original y esquema en vista lingual. **C, D**, original y esquema en vista labial. **E, F**, original y esquema en vista oclusal. **Abreviaturas:** **e**, ectoflécido; **sls**, surco lingual somero; **spl**, surco posterolingual; **st**, surco labial del talónido. Escala = 1 cm.

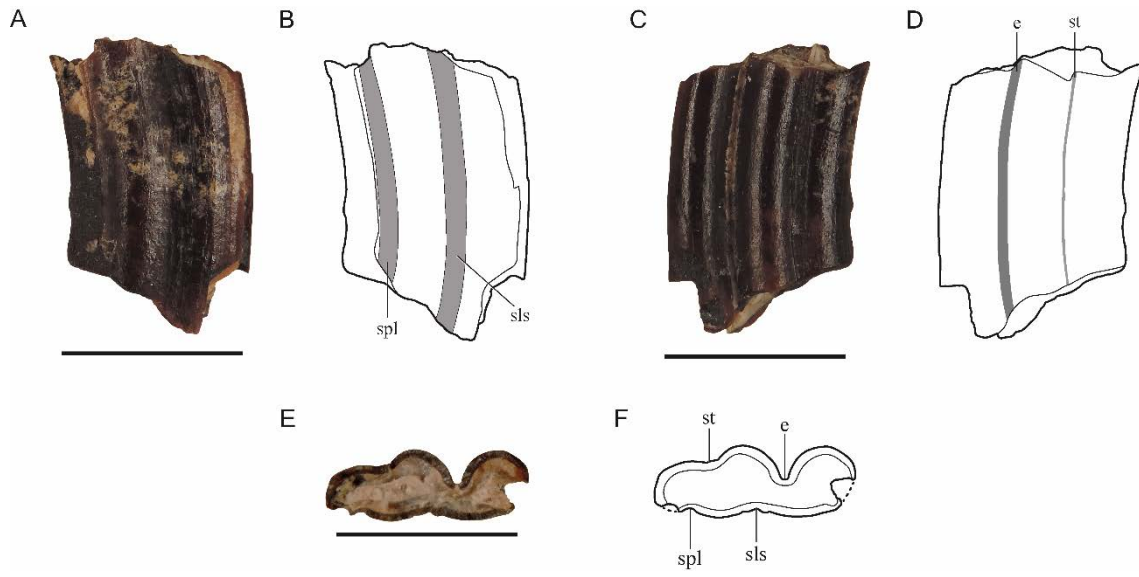


Figura II.9: Especímenes referidos a *Pachyrukhos moyani*. **A**, MACN A 322 (catalogado como *P. trivius*), en vista lateral. Fragmento mandibular izquierdo (visto como derecho) con p2–m1. **B**, MACN A 9958, en vista lateral derecha. Fragmento mandibular con ambas series completas, excepto el m3 derecho. **C**, MLP 12-2036, en vista lateral. Fragmento mandibular derecho con alvéolo de p2, p3–m1 y m2 roto. **D**, MLP 12-2123, en vista lateral. Fragmento mandibular derecho con p2–m1, solo completo el p3. Escala = 1 cm.

A



B



C



D



Figura II.10: Especímenes referidos a *Pachyrukhos moyani*. **A, B**, original y esquema de MACN A 279–296 (erróneamente catalogado como tipo de *P. moyani*), vista oclusal. Fragmento mandibular con p2–3 derechos y p2 izquierdo roto. **C, D**, original y esquema de MLP 12-2830, vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con p2–m3. **E, F**, original y esquema de MACN A 279–296 (erróneamente catalogado como tipo de *P. moyani*), vista palatal. Fragmento de paladar con ambas series P2–M3, excepto P3 izquierdo. **G, H**, original y esquema de MACN A 3313 (erróneamente catalogado como tipo de *P. absis*), vista oclusal. Fragmento mandibular derecho con p2–m2. **I, J**, original y esquema de MACN A 326 (sintipo de *P. absis*), vista oclusal. Fragmento mandibular derecho con p2–m1. **K, L**, MACN A 327 (sintipo de *P. absis*), vista oclusal. Fragmento de sínfisis con i1–p3 derechos e i1–p2 izquierdos. **M, N**, original y esquema de MACN A 278 (holotipo de *P. naevius*), vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con p2–m3. **O, P**, original y esquema de MACN A 297 (sintipo de *P. teres*), vista palatal. Fragmento de paladar con ambas series P2–M3. **Q, R**, original y esquema de MACN A 262 (erróneamente catalogado como tipo de *P. teres*), vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con p2–m2. **S**, MACN A 277 (sintipo de *P. teres*), vista oclusal. Fragmento de sínfisis con ambos i1 rotos, i2 izquierdo roto y p2–3. **T, U**, original y esquema de MACN A 3308 (sintipo de *P. teres*), vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con p2–m3. **V, W, X, Y**, original y esquema de MACN A 324 (sintipo de *P. trivius*), vista lateral (V–W) y oclusal (X–Y). Fragmento mandibular derecho con p2–m2. **Abreviaturas:** **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis, **cm**, cresta masetérica; **d**, diastema; **e**, ectoflécido; **fin**, foramen incisivo; **fm**, foramen mandibular; **fpm**, foramen palatino mayor; **ma**, margen alveolar; **pa**, parastilo; **ppl**, proyección posterolingual; **re**, resina epoxi; **si**, sínfisis; **sl**, surco lingual; **spa**, surco parastilar; **spl**, surco posterolingual; **st**, surco lingual del talónido. Escala = 1 cm.

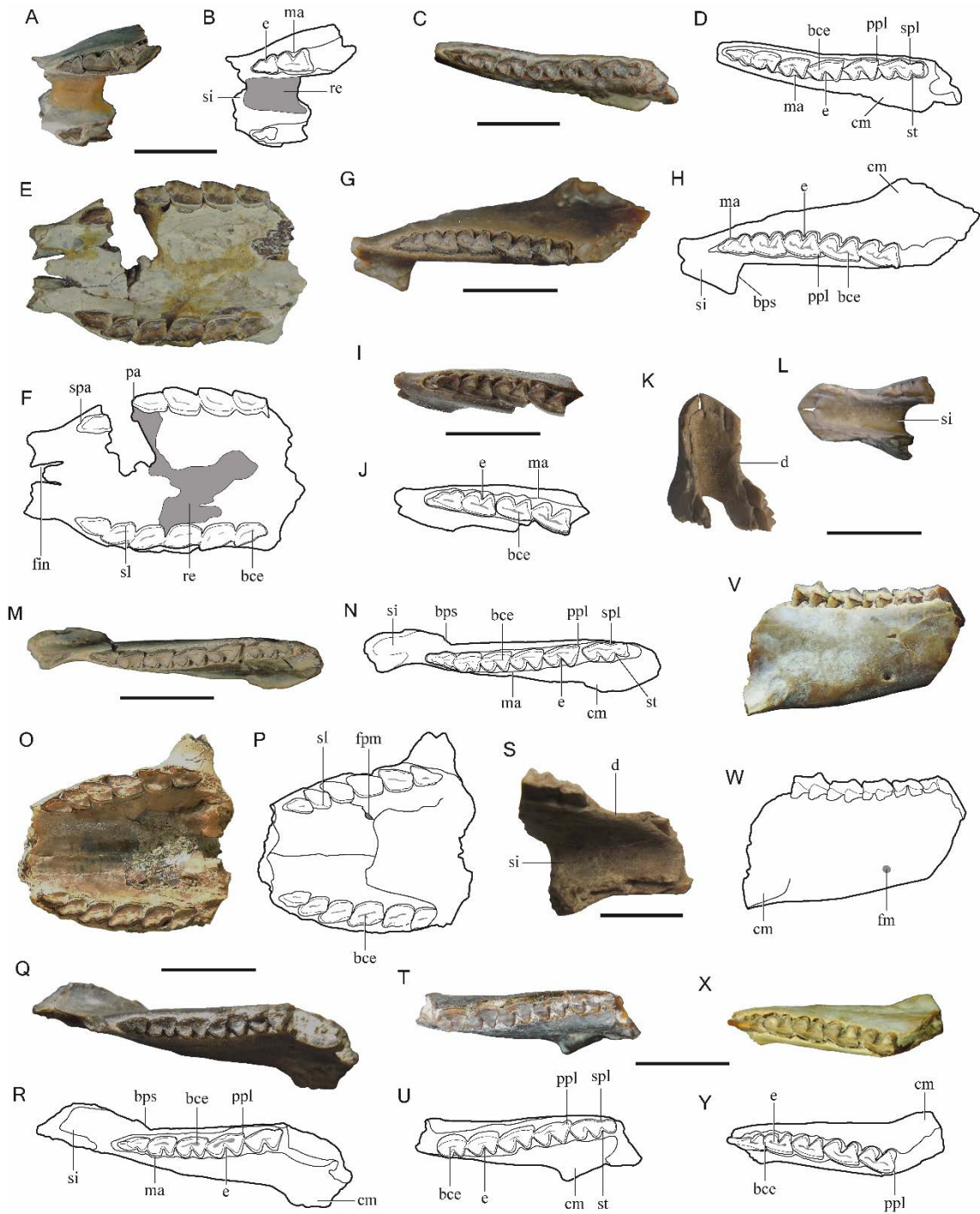


Figura II.11: Especímenes craneanos y mandibulares referidos a *Pachyrukhos*. **A–D**, *Pachyrukhos* sp.; **E–G**, *Pachyrukhos moyani*. **A**, MLP 12-2086, en vista anterolateral. Fragmento de cráneo con P2–M3 izquierdos y P2–M1, M2 roto derechos. **B**, MLP 91-V-1-110, en vista lateral izquierda. Fragmento craneano, mal preservado, con P4–M3 izquierdos y P3, M1–3 derechos. **C**, **D**, MLP 12-2086, en vista dorsal y palatal. **E**, MACN A 9957, en vista palatal. Fragmento craneano con ambos I1 y P2–M1 derechos. **F**, MACN A 9958, en vista oclusal. Fragmento mandibular con ambas series i1–m3 completas, excepto m3 derecho. **G**, MACN A 330-335, en vista oclusal. Fragmento mandibular derecho (visto como izquierdo), con alvéolo de p2 y p3–m1. **Abreviaturas:** **bce**, banda central de esmalte; **d**, diastema; **e**, ectoflécido; **f**, frontal; **fao**, forámenes anteorbitales; **fin**, foramen incisivo; **fo**, foramen infraorbital; **fpm**, foramen palatino mayor; **l**, lacrimal; **m**, maxilar; **n**, nasal; **pa**, parastilo, **pao**, proceso anteorbital; **pp**, proyección palatina; **px**, premaxilar; **smp**, sutura maxilopalatina; **sl**, surco lingual; **spa**, surco parastilar; **spl**, surco posterolingual; **spxm**, sutura premaxilar-maxilar; **st**, surco labial del talónido. Escala = 1 cm.

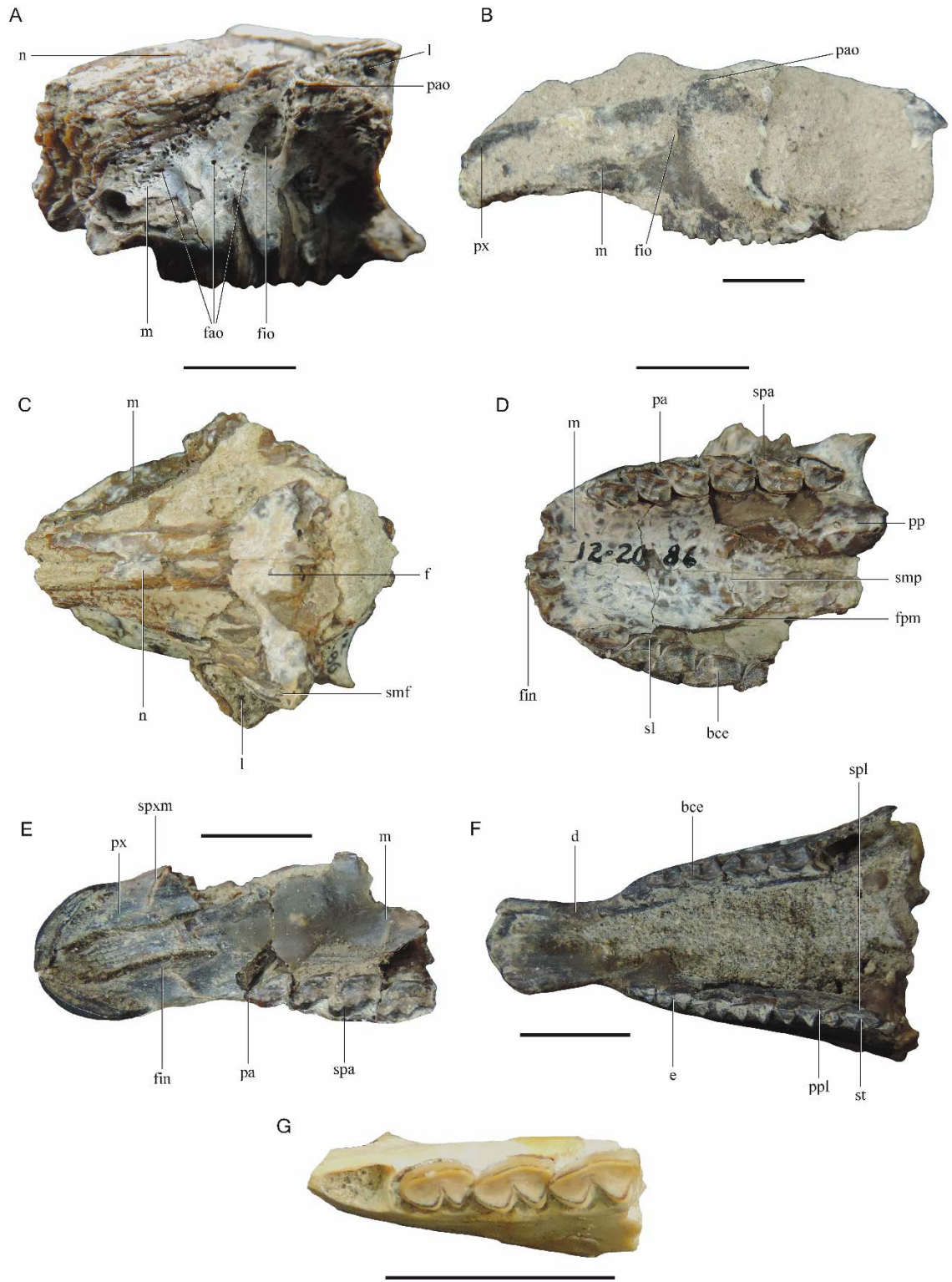


Figura II.12: Especímenes referidos a *Pachyrukhos politus*. **A, B**, original y esquema de MACN A 52-438 (lectotipo de *P. politus*), en vista oclusal. Fragmento mandibular derecho con p2–m3. **C, D**, original y esquema de MACN A 52-439 (paralectotipo de *P. politus*), en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con p2–m2. **E, F**, MACN A 52-440 (erróneamente catalogado como tipo de *P. politus*), referido con dudas a esta especie. Il izquierdo en vista lingual (E) y labial (F). **G, H**, original y esquema de MLP 85-V-2-107, en vista oclusal. Fragmento mandibular derecho con p2–m3. **I, J**, original y esquema de MLP 85-VII-3-28, en vista oclusal. Fragmento mandibular derecho con p2–3. **K**, MACN A 52-438, en vista lateral. **L**, MACN A 52-439, en vista lateral.

Abreviaturas: **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis; **cm**, cresta masetérica; **d**, diastema; **e**, ectofléxido; **en**, entofléxido; **fm**, foramen mentoniano; **ma**, margen alveolar; **ppl**, proyección posterolingual; **si**, sínfisis; **st**, surco labial del talónido. Escala = 1 cm.

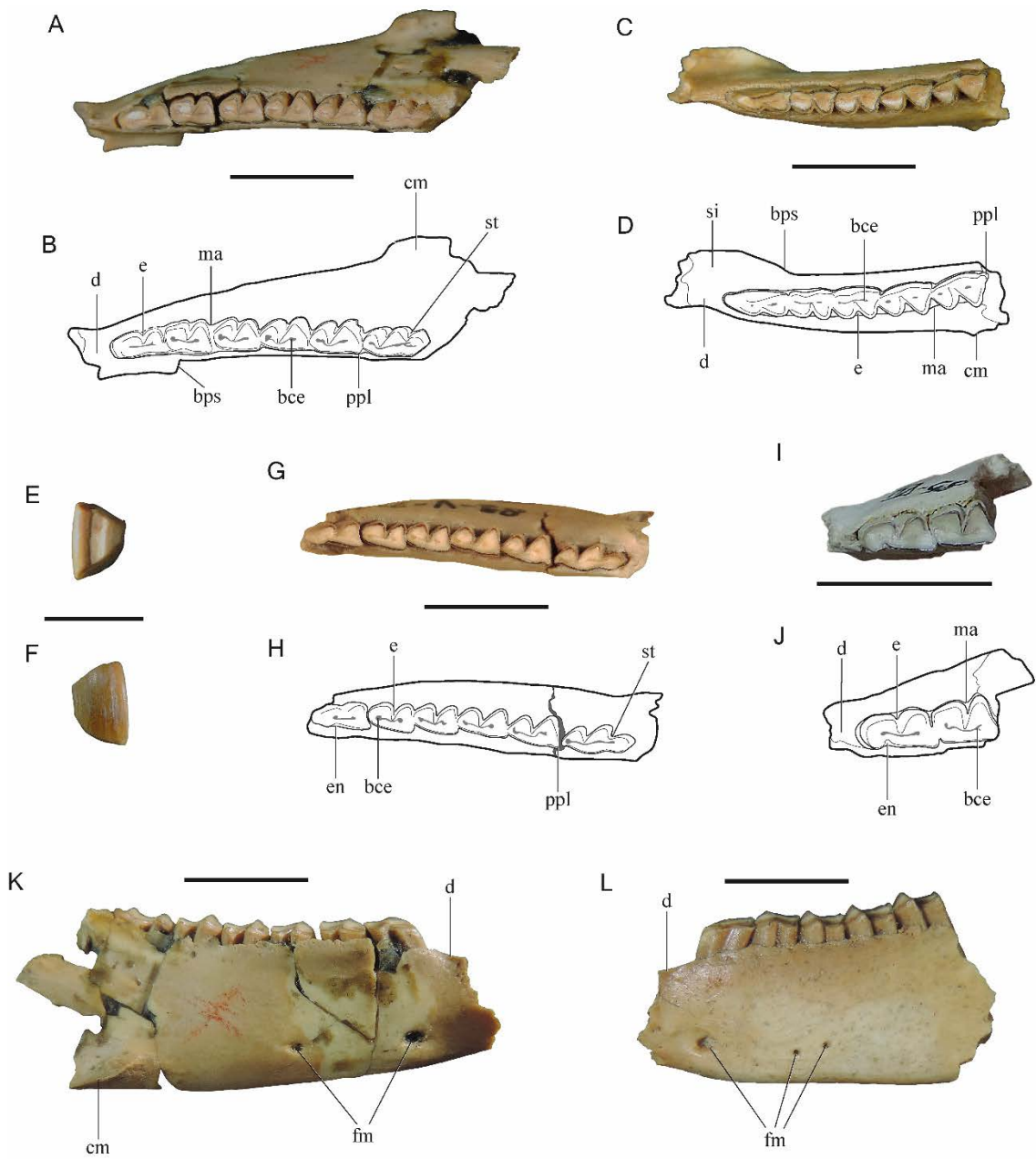


Figura II.13: Especímenes referidos a *Pachyrukhos* sp. **A**, MLP 82-V-2-23a, fragmento mandibular derecho con p4–m3, en vista oclusal. **B**, MACN A 330–335, fragmento mandibular izquierdo con p4–m3, en vista oclusal. **C**, MLP 90-XII-24-33, serie P4–M3 aislada. **D**, MPEF-PV 1642, fragmento mandibular izquierdo con p3–m3, en vista oclusal. **E**, MPEF-PV 1642, fragmento de cráneo con ambas series P4–M3, en vista palatal. **F, G, H, I, J, K**, original y esquema de MLP 59-II-26-91, p4 derecho (F y G), m3 derecho (H e I), posible premolar deciduo derecho (J y K), en vista oclusal. **L, M, N, O, P, Q, R, S**, MLP 12-2915a, sintipos de '*Propachyrucos depressus*'. Fragmento de sínfisis con ambos i1 (L), en vista dorsal; original y esquema de sínfisis con ambos i1 e i2 derecho y alvéolos de i2 izquierdo y ambos p2 (M y N), en vista dorsal; original y esquema de fragmento mandibular derecho con p4m3, solo m12 completos (O y P), en vista oclusal; fragmento mandibular izquierdo con posibles p3–4 (Q), en vista oclusal; original y esquema de m3 derecho aislado (R y S), en vista oclusal. **Abreviaturas:** **ai/ap**, alvéolo de incisivo/premolar; **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis; **cm**, cresta masetérica; **e**, ectoflécido; **pa**, parastilo; **ppl**, proyección posterolingual; **si**, sínfisis; **spa**, surco parastilar; **spl**, surco posterolingual; **st**, surco labial del talónido. Escala = 5 mm.

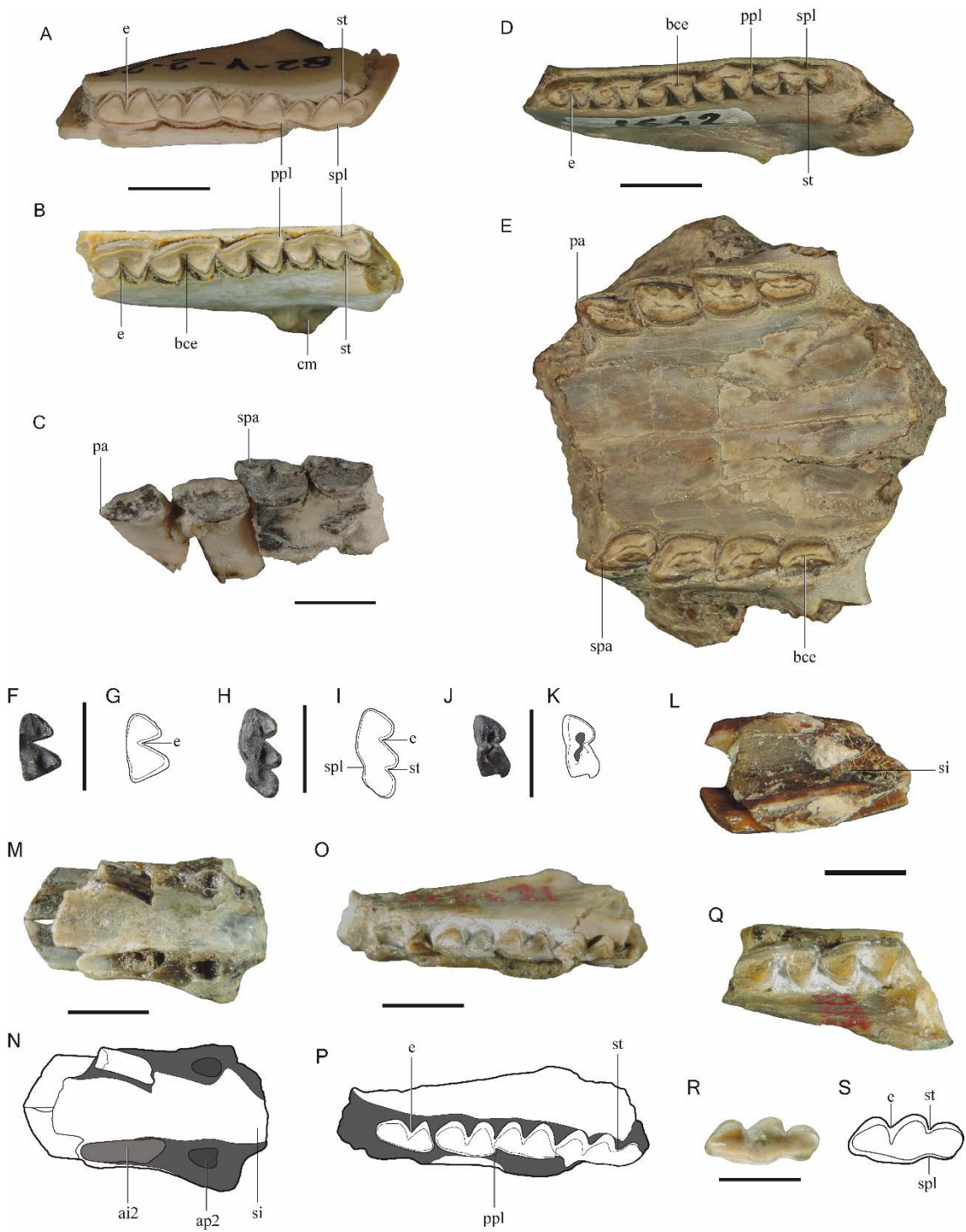


Figura II.14: Especímenes referidos a *Pachyrukhos* sp. 1 (A–F) y ‘*Propachyrucos*’ *medianus* (G–J). **A**, MLP 91-IX-4-27c, fragmento de cráneo con ambas series P4–M3 rotas al nivel alveolar, en vista palatal. **B**, MLP 91-IX-4-27b, fragmento de cráneo con ambas series P2–M3 (excepto M3 derecho) rotos. **C**, **D**, original y esquema de MLP 92-V-10-119p, fragmento mandibular derecho con p2–3, en vista oclusal. **E**, **F**, original y esquema de MLP 91-IX-4-27a, fragmento mandibular con p2–m2 izquierdos y p2–m3 derechos (p2 roto). **G**, **H**, **I**, **J**, original y esquema de MLP 12-3160, sintipos de ‘*Propachyrucos*’ *medianus*, p3 derecho (G y H) y p4 derecho (I y J), en vista oclusal. **Abreviaturas:** **bce**, banda central de esmalte; **d**, diastema; **e**, ectoflécido; **ma**, margen alveolar; **s**, sedimento; **st**, surco labial del talónido. Escala = 1 cm.

A



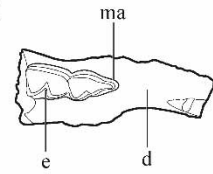
B



C



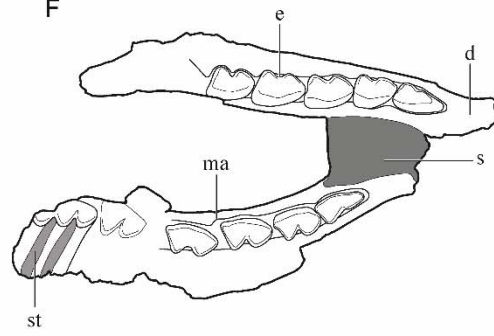
D



E



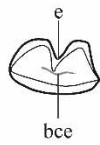
F



G



H



I



J



Figura II.15: Especímenes referidos a *Prosotherium garzoni*. **A, B**, original y esquema de MACN A 52-455, lectotipo de *Pt. garzoni*, en vista palatal. Fragmento de cráneo con ambos I1, P1–2 derechos y P1–3, M1–3 izquierdos. **C, D, E, F**, original y esquema de MACN A 52-456, paralectotipo de *Pt. garzoni*, en vista lateral izquierda (C y D) y oclusal (E y F). Fragmento mandibular izquierdo con p2–4 y m2–3. **G, H**, original y esquema de MACN A 52-464 (holotipo de *Pt. triangulidens*), en vista palatal. Fragmento de paladar con P1–M3 izquierdos. **I, J**, original y esquema de MACN A 52-465 (holotipo de *Pt. robustum*), en vista palatal. Fragmento de maxilar izquierdo con P1–M3. **K, L, M, N**, original y esquema de MACN A 52-462 (holotipo de *Pt. quartum*), en vista dorsal (K y L) y anterodorsal (M y N). **Abreviaturas:** **ad**, alvéolo de diente decíduo; **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis; **cm**, cresta masetérica; **e**, ectofléxido; **fm**, foramen mentoniano; **fom**, fosa masetérica; **fp**, foramen palatino; **mfp**, múltiples forámenes pequeños; **s**, sedimento; **sim**, sutura intermaxilar; **sls**, surco lingual en molares superiores; **sm**, surco mandibular; **spa**, surco parastilar; **sp**, surco palatino; **spl**, surco posterolingual; **st**, surco labial del talónido. Escala = 1cm.

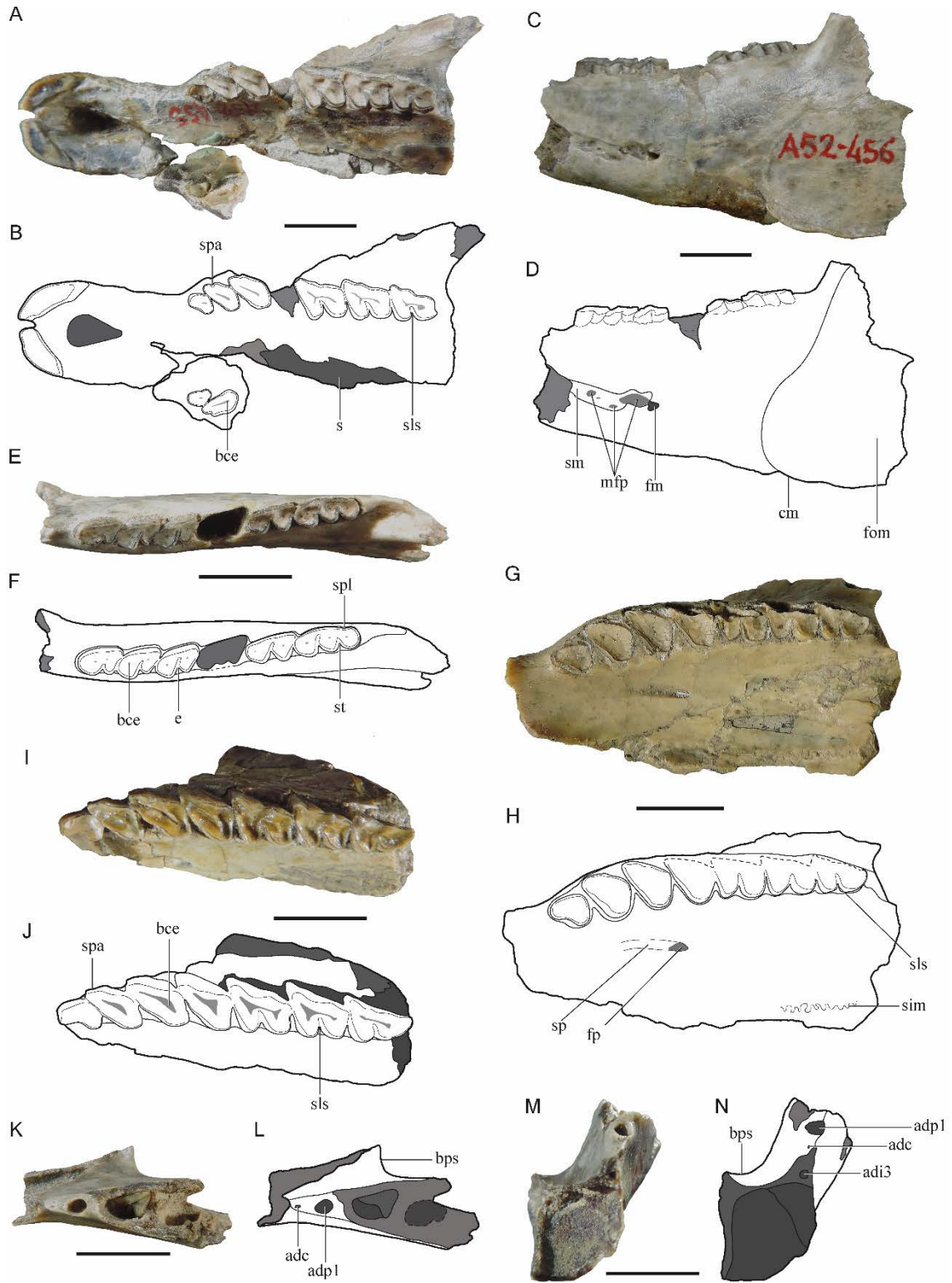


Figura II.16: Especímenes referidos a *Prosotherium garzoni*. **A, B**, original y esquema de MACN A 52-461, en vista oclusal. Fragmento mandibular con i1–2, alvéolos de di1–dc–dp1 y p2 (en erupción) izquierdos e i2, alvéolos de dc–dp1 y p2–m2 (p2 en erupción) derechos. **C, D**, original y esquema de ACM 3731, en vista oclusal. Mandíbula casi completa con ambas series i1–m3, con alvéolo de i2 derecho y ambos dp1 (no hay indicio de alvéolos de di3–dc). **E, F**, original y esquema de MPEF-PV 5753 en vista oclusal. Fragmento mandibular con alvéolos de ambos dp1, p2 izquierdo y p2–m2 derechos. **G, H**, original y esquema de MPEF-PV 5755, en vista oclusal. Fragmento mandibular derecho con alvéolo de dp1 (absorbiéndose por tejido óseo trabecular) y p2–4. **I, J**, AMNH 29574 (holotipo de *Propachyrucos ameghinorum*). Serie superior izquierda con I1, alvéolos de DI2–DI3–DC y P1–M3 (I) y serie inferior izquierda con i1–2, di3–dc–dp1 y p2–m3 (J), ambas en vista oclusal (modificado de Simpson, 1945b). **K, L**, calco y esquema de AMNH 29604 (holotipo de *Propachyrucos simpsoni*), en vista oclusal. Fragmento mandibular con ambos i1–2, alvéolos de di3–dc–dp1 y p2–m3.

Abreviaturas: **ad/ad**, alvéolos de diente deciduo; **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis; **e**, ectofléxido; **fo**, fosétida; **s**, sedimento; **si**, sínfisis; **spa**, surco parastilar; **spl**, surco posterolingual; **st**, surco labial del talónido. Escala = 1 cm.

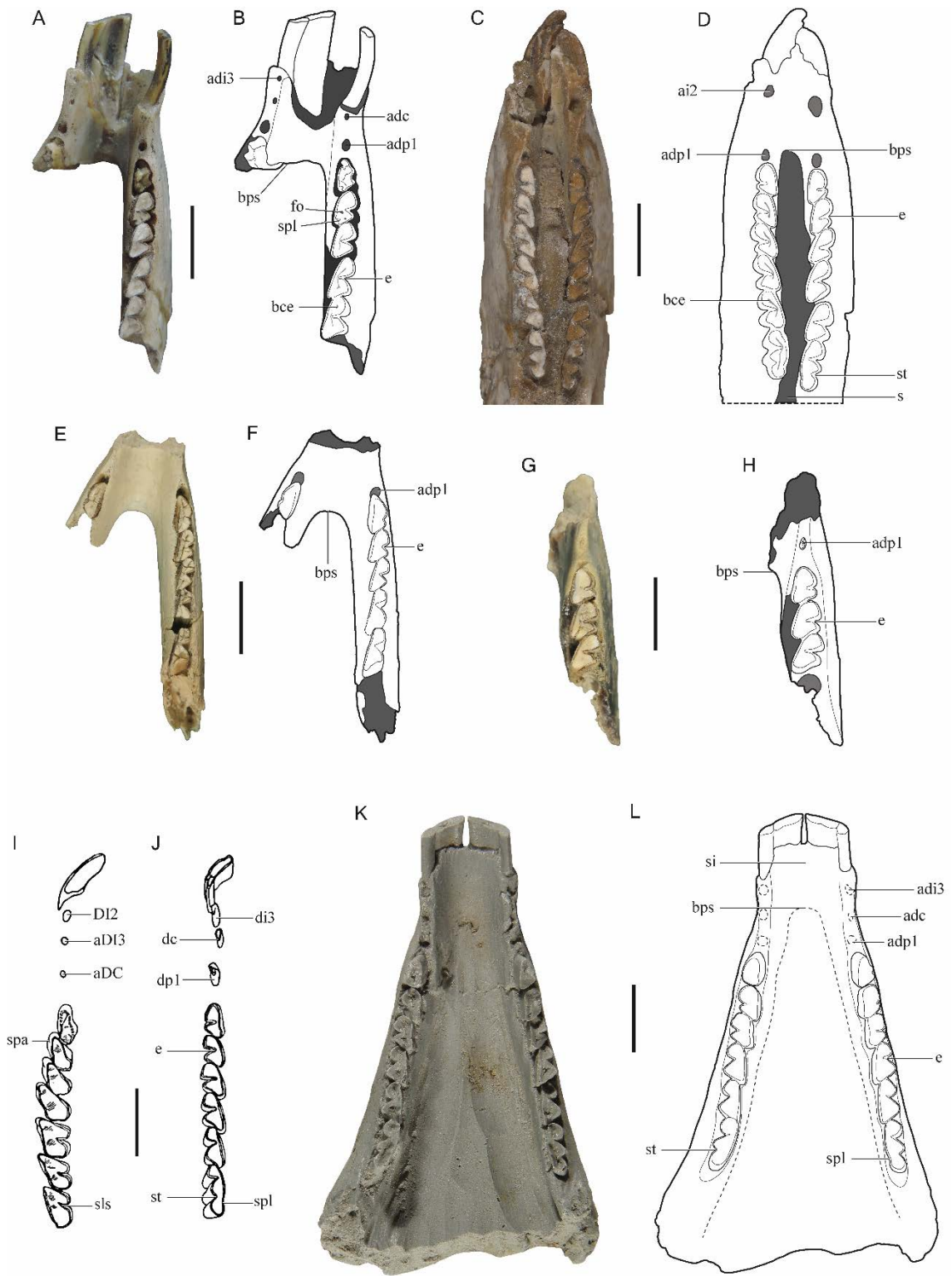


Figura II.17: Especímenes referidos a *Prosotherium garzoni*. **A**, ACM 3731 en vista laterodorsal. Cráneo bastante completo con ambas series I1–M3. **B**, MACN A 52-461, en vista lateral izquierda. Fragmento mandibular con i1–2, alvéolos de di1–dc–dp1 y p2 (en erupción) izquierdos e i2, alvéolos de dc–dp1 y p2–m2 (p2 en erupción) derechos. **C**, ACM 3731, en vista lateral izquierda. Mandíbula casi completa con ambas series i1–m3, con alvéolo de i2 derecho y ambos dp1 (no hay indicio de alvéolos de di3–dc). **D**, MACN A 52-468, en vista oclusal. Fragmento de maxilar izquierdo con P2–M1 (P2–3 en erupción y sin desgaste). **E**, ACM 3730, en vista palatal. Cráneo bastante completo con ambas series I1–M3. **Abreviaturas:** **ac**, arco cigomático; **bt**, bulla timpánica; **cin**, cíngulo; **cm**, cresta masetérica; **f**, frontal; **fin**, foramen incisivo; **fio**, foramen infraorbitario; **fm**, foramen mandibular; **fos**, fosea; **l**, lacrimal; **m**, maxilar; **mfp**, múltiples forámenes pequeños; **p**, parietal; **pao**, proceso anterodorsal; **pp**, proyección palatina; **pt**, palatino; **px**, premaxilar; **s**, sedimento; **sls**, surco lingual en molares superiores; **sm**, surco maxilar; **snf**, sutura nasofrontal; **spl**, surco posterolingual; **spxm**, sutura premaxilar-maxilar. Escala = 1 cm.

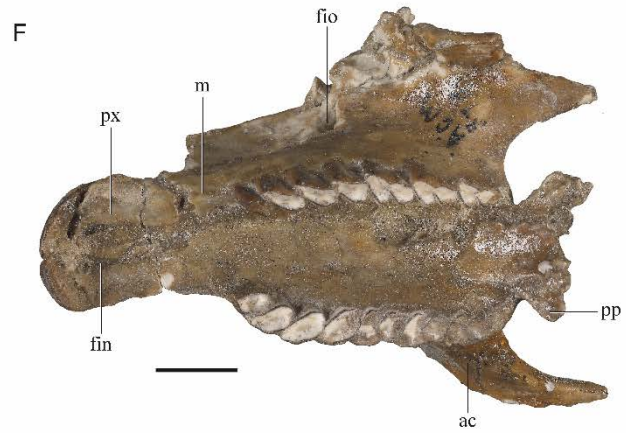
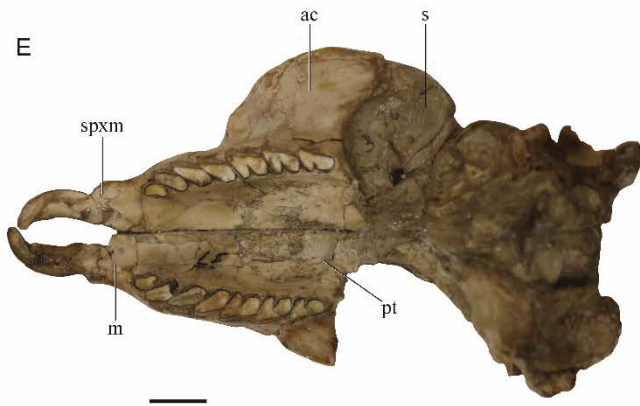
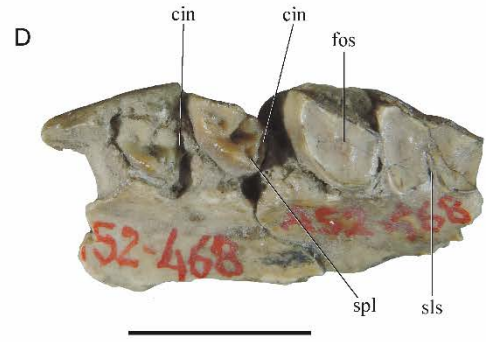
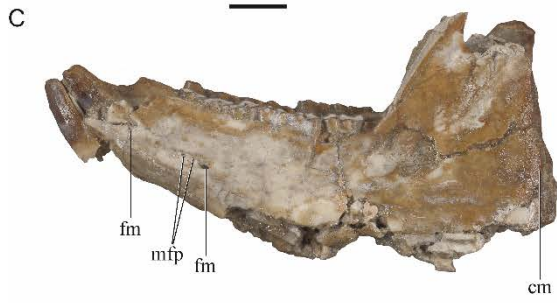
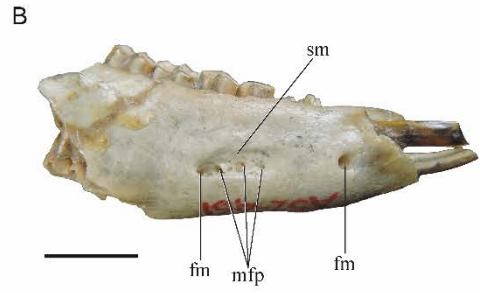
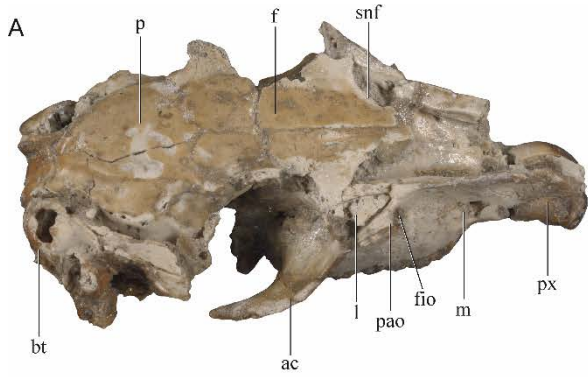


Figura II.18: Especímenes referidos a *Propachyrucos* y otros hegetotéridos comparados. **A, B**, original y esquema de MLP 12-3161 (holotipo de *Propachyrucos robustus*), en vista oclusal. Fragmento mandibular derecho (visto como izquierdo), con mitad distal de p4, m1 y m2 roto. **C**, MACN PV 8491 (holotipo de *Hemihegetotherium achataleptum*), en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con m1–3. **D, E, F, G**, sintipos de *Propachyrucos crassus*. Original y esquema de MACN A 52-448, fragmento mandibular derecho con p1–3 (D y E); original de MACN A 52-449, fragmento mandibular izquierdo con alvéolo de p1 y p2–3 (F); original de MACN A 52-450, fragmento mandibular derecho con p1–2 (G), todas en vista oclusal. **H**, MACN A 52-444, paralectotipo de *Prohegetotherium sculptum*, en vista palatal. Fragmento de maxilar izquierdo con P3–M3. **I, J**, MACN A 52-448 (holotipo de *Propachyrucos aequilatus*), en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con p4–m3. **K, L, M, N**, original y esquema de MACN A 52-451, holotipo de *Propachyrucos smithwoodwardi*, en vista lateral (K y L) y oclusal (M y N). Fragmento mandibular derecho con alvéolos de c y p1 y p2–m3. **O**, esquema de la dentición anterior de MACN A 52-451 (holotipo de *Pr. smithwoodwardi*), en vista lateral, modificado de Ameghino (1897). **P, Q**, original y esquema de MACN A 52-452 (referido a *Pr. smithwoodwardi*), en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo (visto como derecho), con p3–m2. **R, S, T, U**, original y esquema de MACN A 52-453 (referido a *Pr. smithwoodwardi*), en vista oclusal. Fragmento mandibular izquierdo con alvéolo de p1 y p2 (R y S) y m2 derecho (T y U). **Abreviaturas:** **ac**, alvéolo de canino, **ap1**, alvéolo de p1; **bce**, banda central de esmalte; **bps**, borde posterior de la sínfisis; **e**, ectoflécido; **fm**, foramen mandibular; **si**, sínfisis; **spl**, surco posterolingual; **st**, surco labial del talónido. Escala = 1 cm.

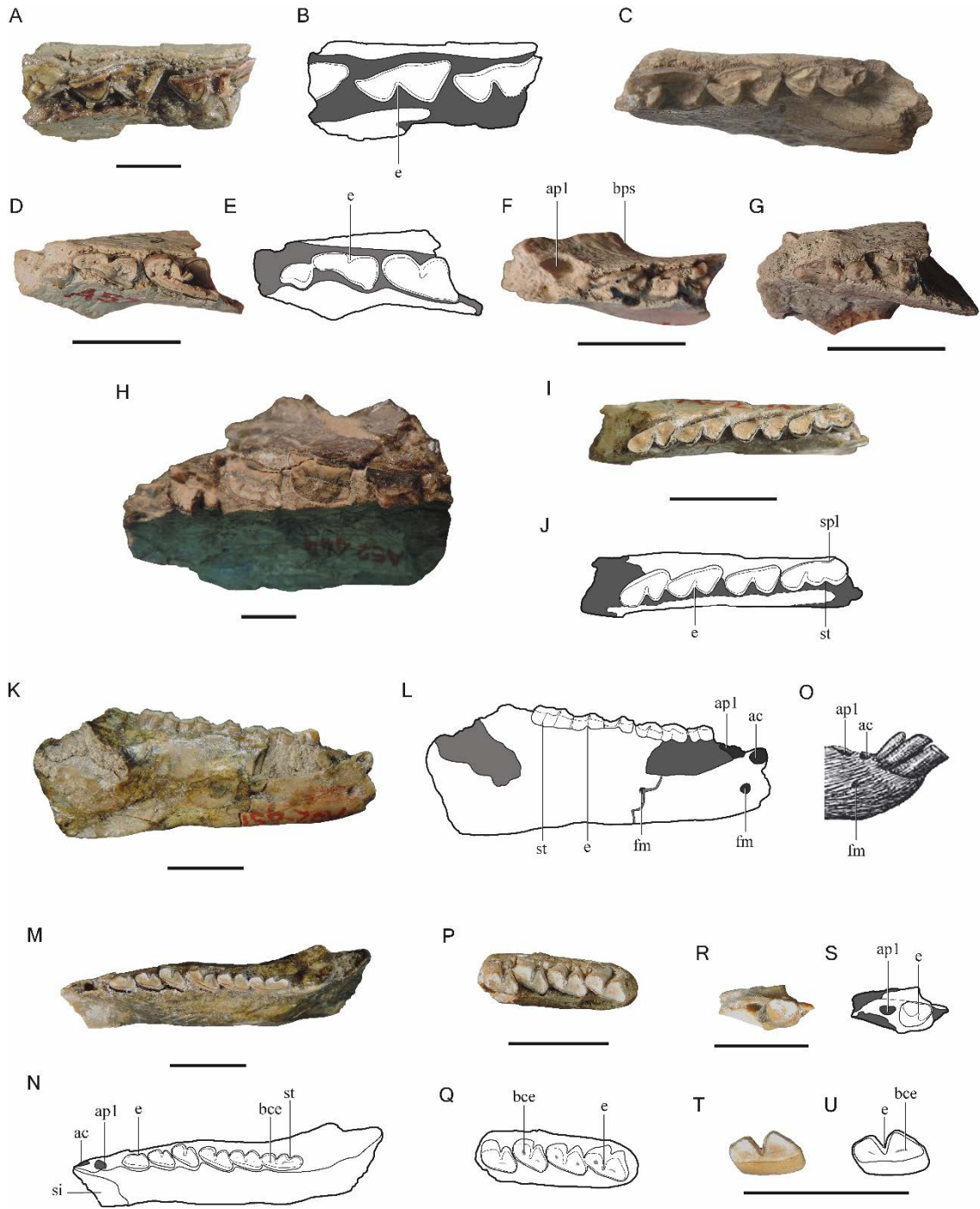


Figura II.19: Diversos especímenes ilustrando distintos estados de carácter. La flecha indica el rasgo a diferenciar. **A**, MMH-MCH 86-07-07 (asignado a *Hemihegetotherium achataleptum*), fragmento mandibular con i1–2, c–m3 izquierdos e i1–2, p1–m2 y m3 roto derechos, en vista oclusal. Apreciarse la disposición labial del p1 con respecto al p2. **B**, MACN PV CH2012 (holotipo de *Hegetotheriopsis sulcatus*), fragmento de maxilar izquierdo con P1–M3, en vista oclusal. Apreciarse el surco lingual en los molares. **C**, MMH-QEQ 04-06-02 (asignado a *Paedotherium bonaerense*), detalle de la serie P2–M3 derecha, en vista oclusal. Apreciarse el ángulo formado por la cara distal y el ectolofio del M1 y la ausencia de rasgos en la superficie oclusal de los dientes. **D**, MMH-FMH 82-03-12 (asignado a *Paedotherium bonaerense*), fragmento mandibular derecho y sínfisis con ambos i1–2 y p2–m3. Apreciarse la morfología triangular del tercer lóbulo del m3. **E**, MMH-CH 82-04-29 (asignado a *Hemihegetotherium torresi*), detalle de la serie c–m3, en vista oclusal. Apreciarse el tamaño relativo de los lóbulos del p3. **F, G**, MMH-QEQ 04-06-02 (asignado a *Paedotherium bonaerense*), cráneo completo en vista dorsal (**F**) y anterolateral (**G**). Apreciarse la ausencia de cresta sagital, el tamaño relativo de la órbita con respecto a la fenestra temporal y la forma y posición del proceso anteorbital. **H**, MACN A 52-444 (paralectotipo de *Prohegetotherium sculptum*), fragmento de maxilar con P3–M3 en vista lateral izquierda. Apreciarse la posición del proceso anteorbital. Escala = 1 cm.

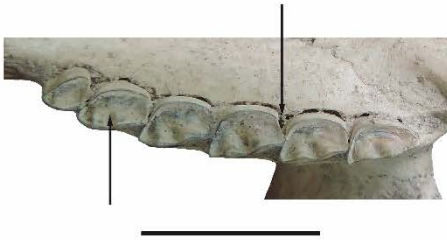
A



B



C



D



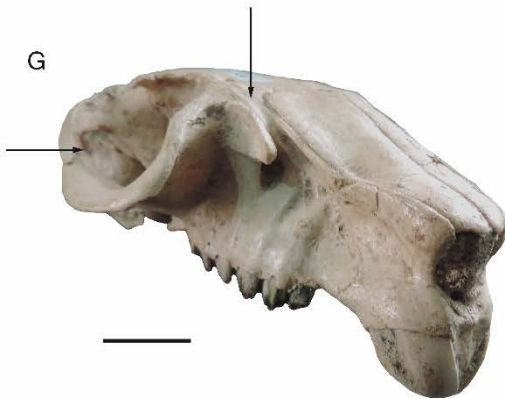
F



E



G



H

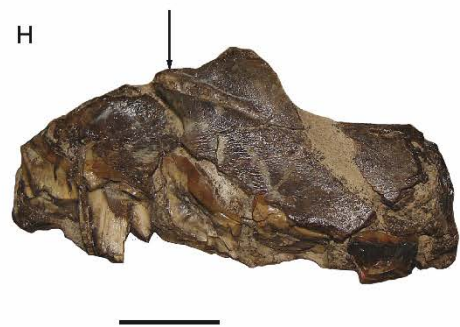


Figura II.20: Diversos especímenes ilustrando distintos estados de carácter. La flecha indica el rasgo a diferenciar. **A**, MACN PV 8490 (holotipo de *Hemihegetotherium achataleptum*), fragmento de cráneo con P2–M3 izquierdos y P4–M3 derechos, en vista palatal. Apreciar la morfología de los P3–4. **B, C**, MPEF-PV 693 (referido a *Medistylus dorsatus*), fragmento de cráneo con ambas series I1–M3 (alvéolo de I2 izquierdo), en vista palatal (**B**) y dorsal (**C**). Apreciar la presencia del I2, la ausencia del C y de la cresta sagital, la morfología del P4 y el ángulo formado por el ectolofio y la cara distal del M1. **D**, MLP 29-IX-1-116 (holotipo de *Paedotherium minor*), fragmento de cráneo con ambas series P2–M3, en vista palatal. Apreciar la morfología del P3. Escala = 1 cm.

A



B



C



D

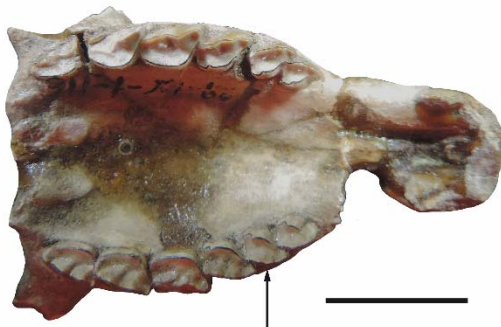


Figura II.21: Resultado del análisis filogenético. **A**, consenso estricto. **B**, **C**, resoluciones alternativas del nodo 13. Los números por encima y por debajo de las ramas horizontales indican los soportes de Bremer y Jackknife, respectivamente. Los números en negrita indican el número de nodo. Los números por encima y por debajo de los círculos indican los caracteres y los estados de carácter, respectivamente. Los círculos negros representan sinapomorfias no ambiguas; los círculos blancos representan homoplasias.

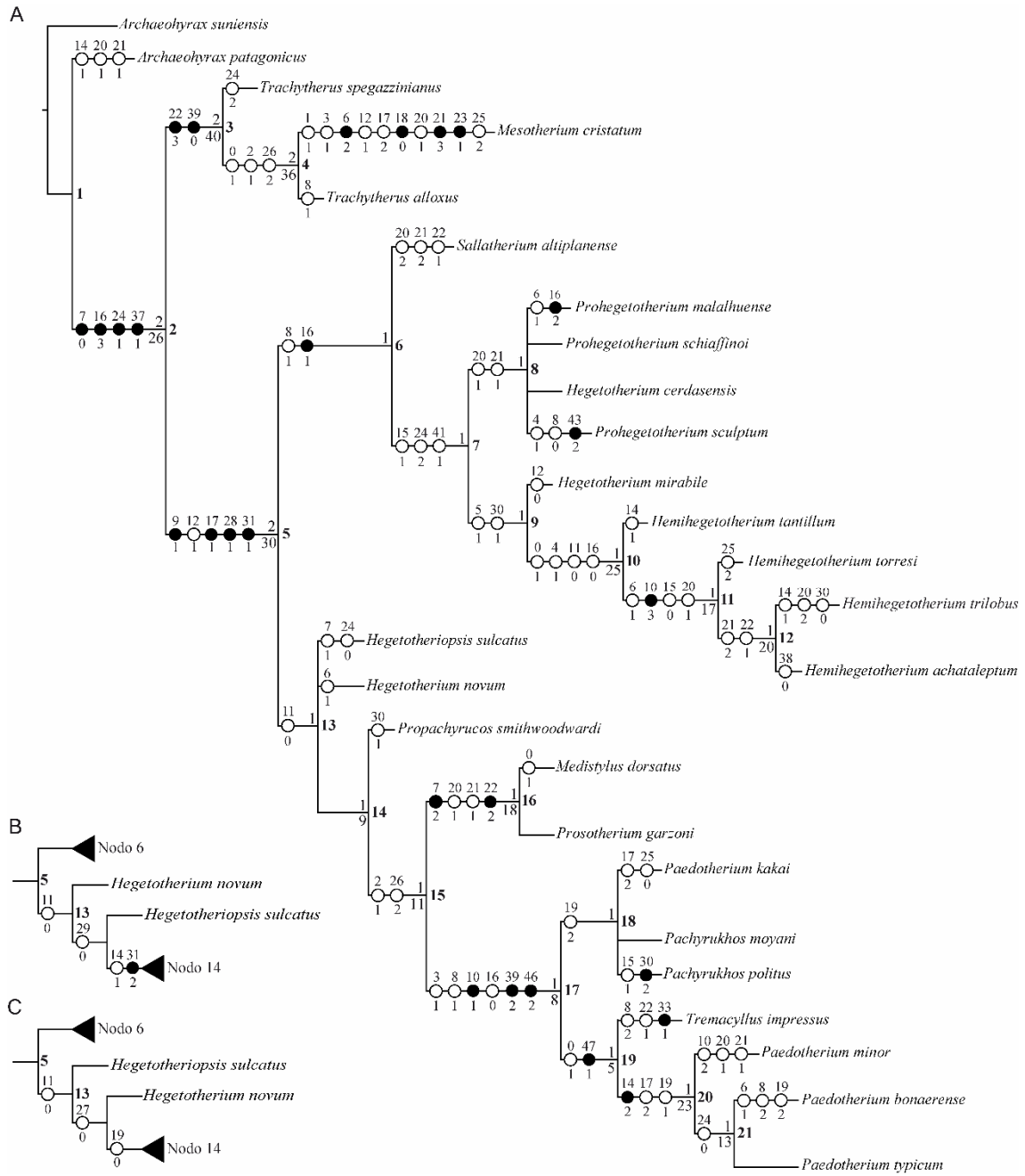


Figura II.22: Consenso estricto de los seis AMPs obtenidos calibrado mediante el paquete PaleoTree en RStudio, siguiendo la metodología “*EQUAL*”.

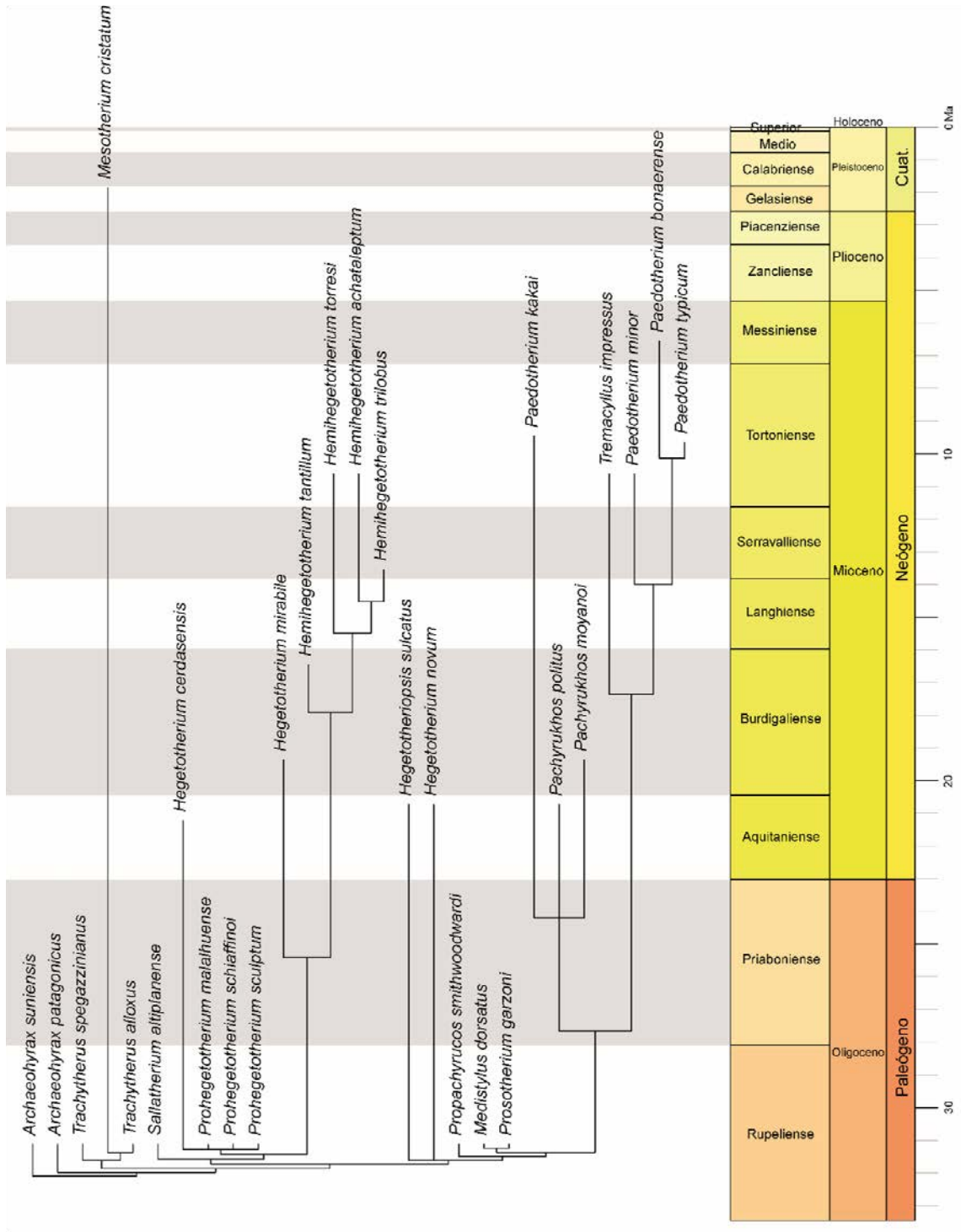


Figura II.23: Provincias paleobiogeográficas en el Mioceno–Plioceno. **A**, Mioceno Temprano a Medio. **B**, Mioceno Tardío a Plioceno. Modificado de Barreda *et al.* (2007).

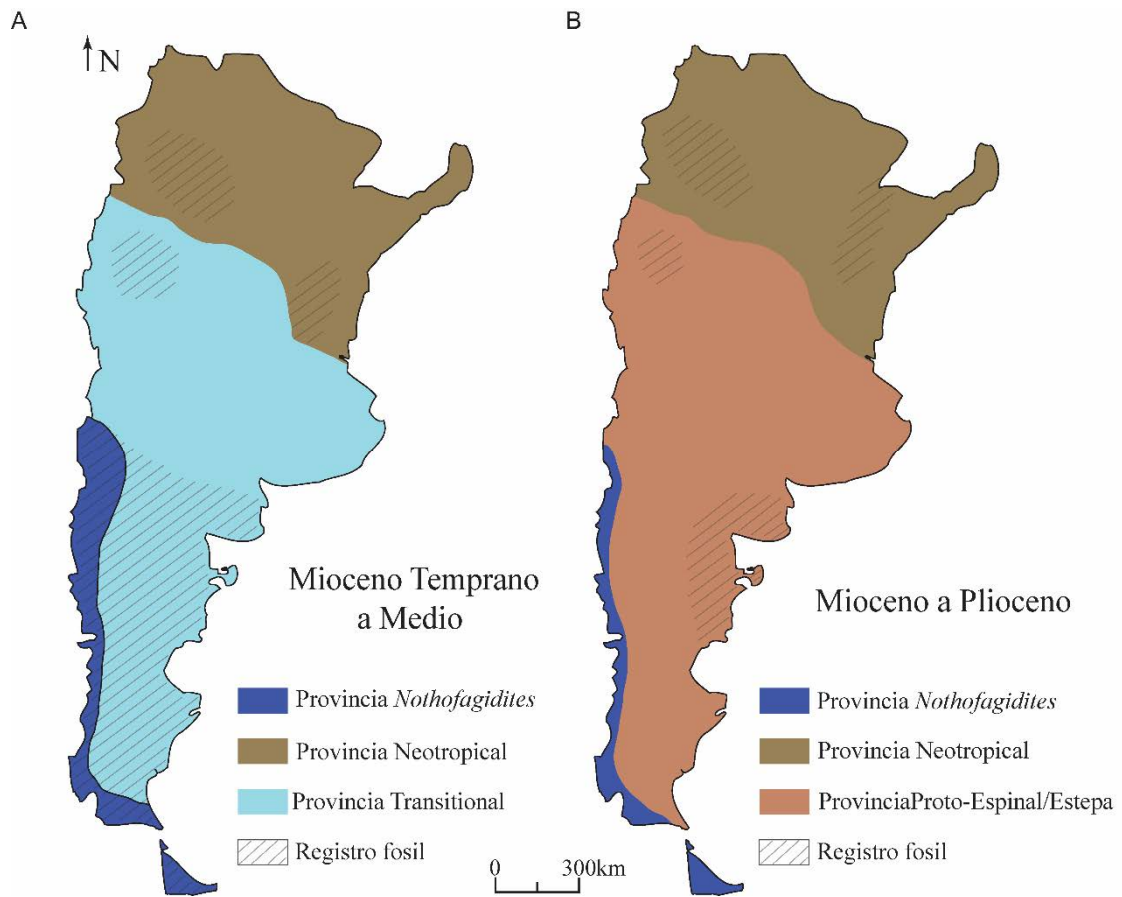


Figura II.24: Mapa paleobiogeográfico del sur de América del Sur para el periodo Oligoceno Tardío–Mioceno Temprano. Área A: localidades del Oligoceno Tardío y Mioceno Temprano (provincias de Chubut y Santa Cruz). Áreas B, C y D: localidades del Oligoceno Tardío (sur de la provincia de Mendoza [B], provincias de Corrientes y Entre Ríos y sur de Uruguay [C] y centro-oeste de Bolivia [D]). Áreas E, F y G: localidades del Mioceno Temprano (provincias de Neuquén y Río Negro [E], provincia de Santa Cruz [F] y norte de la provincia de Mendoza [G]).

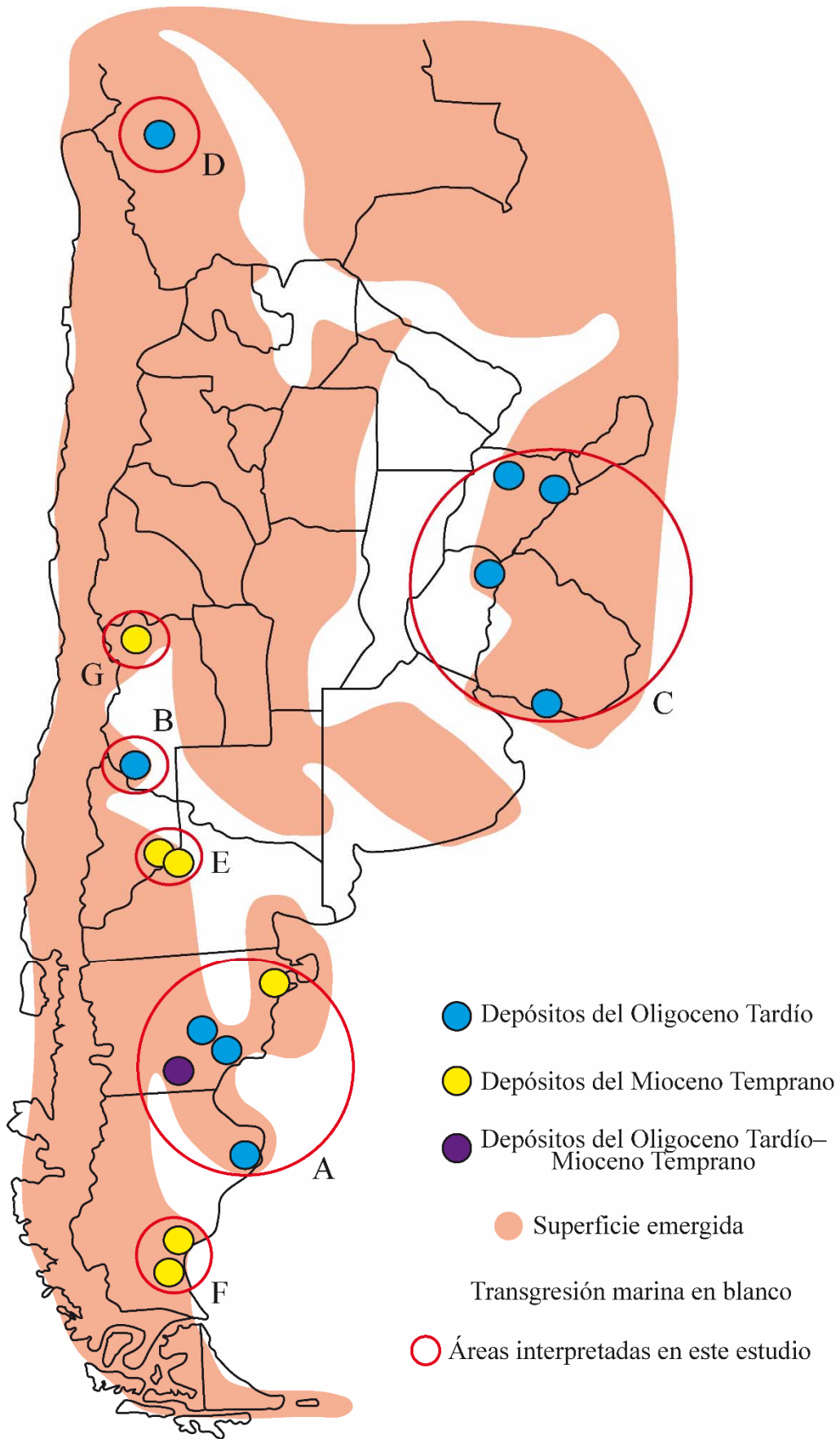


Figura II.25: Mapa paleobiogeográfico del sur de América del Sur para el periodo Mioceno Medio–Pleistoceno. Área E: localidades del Mioceno Medio (provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut). Área G: localidades del Mioceno Tardío (provincias de San Juan, Mendoza y La Pampa). Área H: localidades del Mioceno Medio–Tardío (provincias de Catamarca, Salta, Jujuy y sur de Bolivia). Área I: localidades del Mioceno Tardío–Pleistoceno (provincia de Buenos Aires). Área J: localidades del Plioceno (provincias de Córdoba y San Luis).

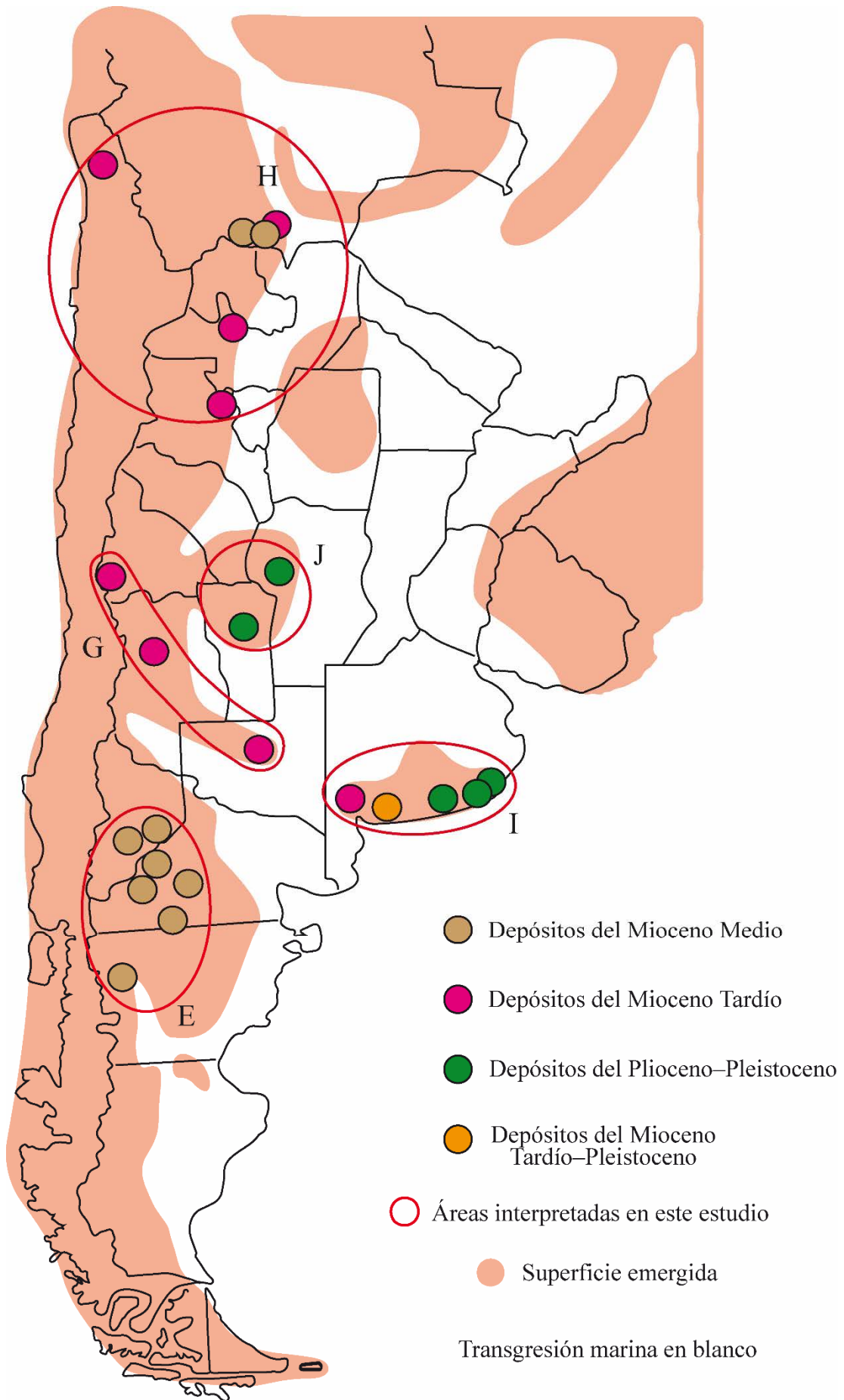


Figura II.26: Resultado del análisis Bayesiano. **A**, árbol con probabilidades de posibles áreas ancestrales. **B**, detalle de los nodos basales: **30**, Hegetotheriinae; **38**, Pachyrukhinae; **40**, Hegetotheriidae.

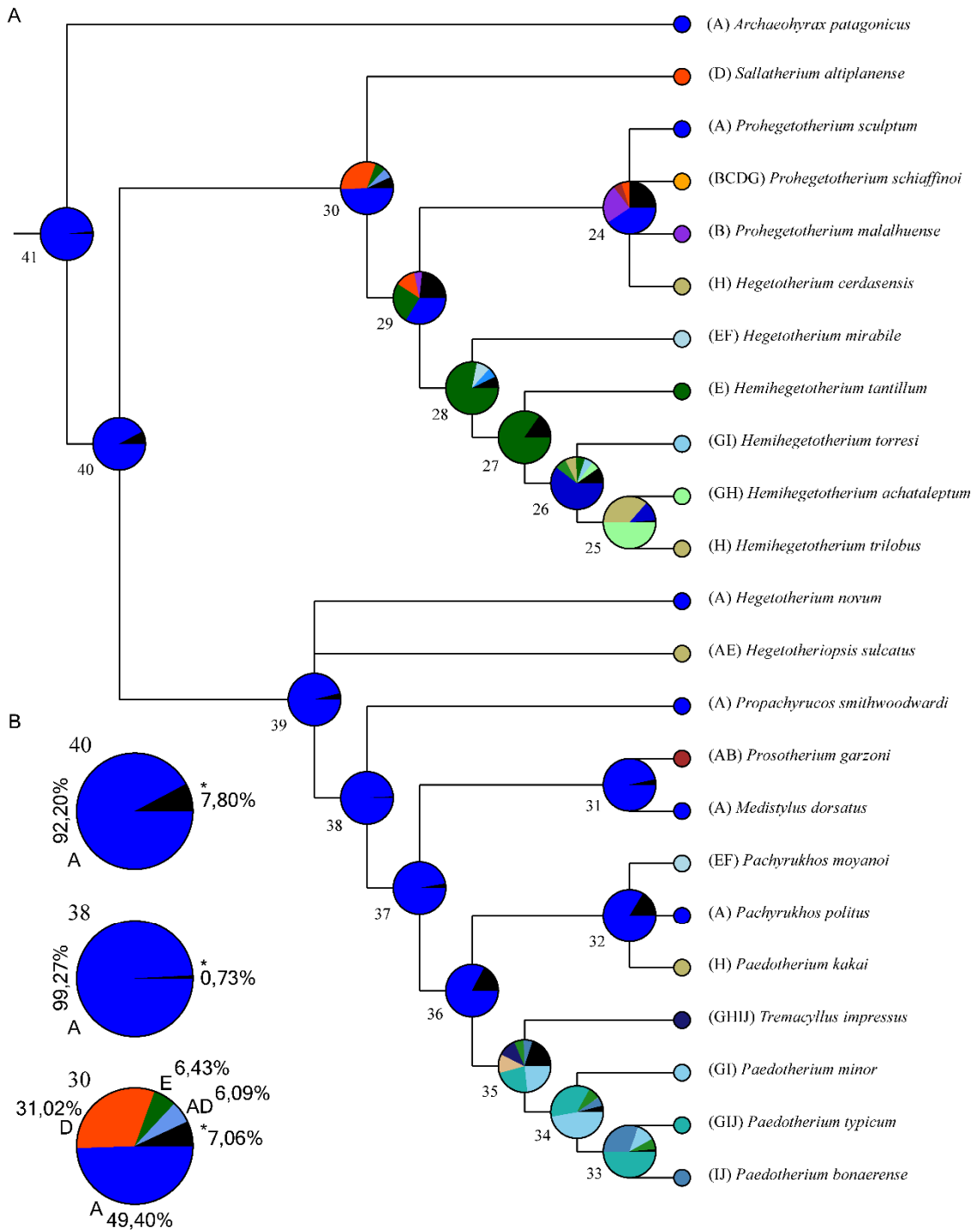
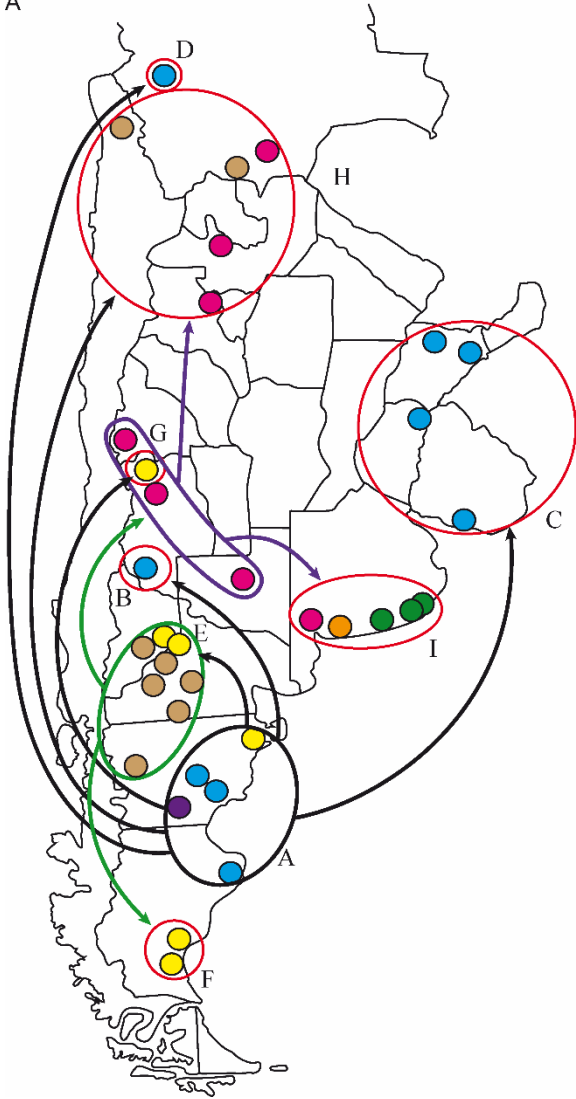
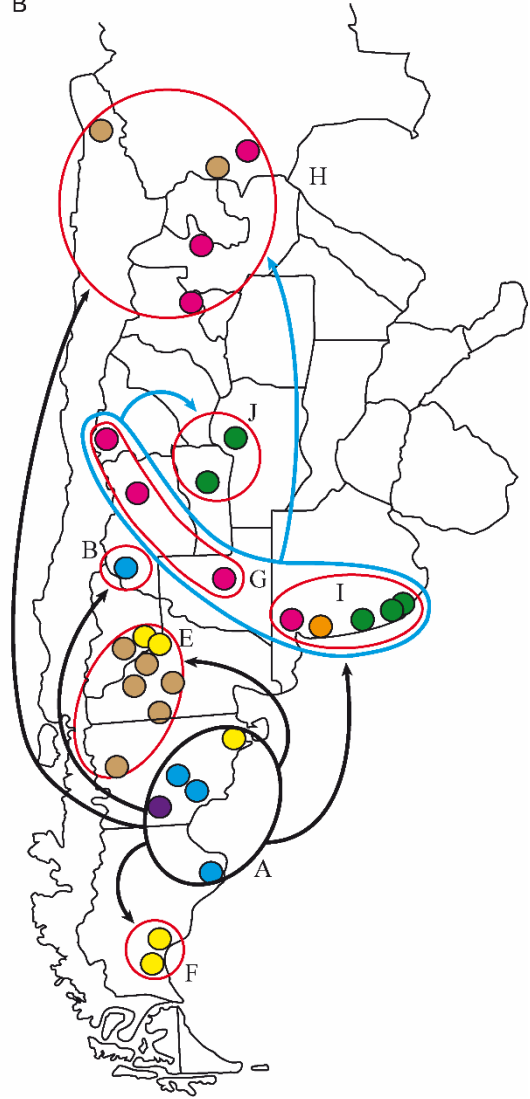


Figura II.27: Reconstrucción paleobiogeográfica de los eventos dispersivos en Hegetotheriidae. **A**, Hegetotheriinae. **B**, Pachyrukhinae.

A



B



TABLAS

Tabla II.1: Datos de primera y última aparición (DPA y DUA, respectivamente) de los taxones analizados filogenéticamente, utilizados para llevar a cabo la filogenia calibrada (ver Fig. II.22).

Taxón	DPA	DUA
<i>Archaeohyrax suniensis</i>	31,1	26,5
<i>Archaeohyrax patagonicus</i>	31,1	26,5
<i>Trachytherus spegazzinianus</i>	31,1	26,5
<i>Trachytherus alloxus</i>	31,1	26,5
<i>Mesotherium cristatum</i>	0,98	0,78
<i>Prohegetotherium sculptum</i>	31,1	26,5
<i>Prohegetotherium schiaffinoi</i>	31,1	12,2
<i>Prohegetotherium malalhuense</i>	31,1	26,5
<i>Sallatherium altiplanense</i>	31,1	26,5
<i>Prosotherium garzoni</i>	31,1	26,5
<i>Propachyrucos smithwoodwardi</i>	31,1	26,5
<i>Medistylus dorsatus</i>	31,1	26,5
<i>Hegetotherium mirabile</i>	19	11
<i>Hegetotherium novum</i>	20,4	18,7
<i>Hegetotherium cerdasensis</i>	20,9	10,7
<i>Hemihegetotherium achataleptum</i>	10	5,8
<i>Hemihegetotherium trilobus</i>	13	12,5
<i>Hemihegetotherium tantillum</i>	16	11
<i>Hemihegetotherium torresi</i>	10	9
<i>Hegetotheriopsis sulcatus</i>	20,4	18,7
<i>Pachyrukhos moyani</i>	19	11
<i>Pachyrukhos politus</i>	20,4	18,7
<i>Paedotherium typicum</i>	9	2
<i>Paedotherium minor</i>	10	5,8
<i>Paedotherium bonaerense</i>	5,8	2
<i>Paedotherium kakai</i>	8,8	8,8
<i>Tremacyllus impressus</i>	10	2

Tabla II.2: Dimensiones (en mm) comparadas de los especímenes referidos a *Hegetotherium*. Las medidas de *H. cerdasensis* se tomaron de Croft *et al.* (2016), las de los especímenes YPM de Sinclair (1909) y las de *S. remissum* de Ameghino (1894a). Las cifras en negrita indican valores aproximados. La asignación taxonómica sigue la indicada en la colección del museo; ver texto para su asignación actual. **Abreviaturas:** **A**, máxima anchura preservada; **d**, derecha; **H**, holotipo; **i**, izquierda; **L**, máxima longitud preservada; **S**, sintipo; **S/N**, sin número. Acrónimos institucionales en Tomo I, sección 4.2.

Taxón	Especimen	C		P1		P2		P3		P4		M1		M2		M3	
		L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A
<i>'H. anceps'</i>	MACN A 1747 d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,4	4,4	6,4	3,6
	MACN A 1747 i	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,5	3,5
	MACN A 3336 d (H)	1,9	1,4	3,5	2,4	5,2	3,3	6,0	3,8	6,7	4,1	7,5	4,6	7,3	4,6	6,3	3,6
	MACN A 3336 i (H)	1,9	1,6	3,4	2,2	—	—	6,3	3,8	6,5	4	7,6	4,5	6,8	4,5	6,5	3,8
	MACN A 3341	—	—	—	—	—	—	—	—	6,6	4,3	7,4	4,5	7,1	4,5	6,8	3,9
	MACN A 3342	—	—	—	—	—	—	5,4	3,5	6,4	3,8	7,5	4,4	7,0	4,4	7,0	3,7
	MACN A 9947 d	2,5	2,3	2,8	2,2	4,8	3,2	6,3	3,5	6,6	3,9	8,2	3,6	7,1	4,5	—	—
	MACN A 9947 i	2,6	2,3	3,2	2,2	4,1	3,3	6,1	3,5	6,7	3,9	8,1	4,4	7,4	4,4	6,5	3,6
	<i>'H. andinum'</i>	MLP 12-2914a d (H)	1,8	2,0	3,3	2,3	4,1	3,2	5,4	4,1	6,8	4,3	8,1	4,7	7,3	4,5	7,4
MLP 12-2914a i (H)		—	—	—	—	—	—	5,7	4,0	6,6	4,4	8,0	4,7	7,4	4,5	7,4	3,7
<i>H. cerdasensis</i>	UATF-V 000856 d	—	—	—	—	3,6	2,7	4,4	3,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	UATF-V 001464 i	—	—	3,0	2,1	3,7	2,6	4,3	3,1	5,6	3,5	—	—	—	—	—	—
<i>'H. convexum'</i>	MACN A 1745 d (H)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,1	—	6,5	3,5
	MACN A 1745 i (H)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,9	4,6	6,1	3,9
	MACN A 3333	—	—	2,5	1,9	4,6	3,2	5,5	3,4	6,3	3,6	7,2	4,0	6,6	4,2	6,5	3,6
	MACN A 3334	1,5	1,6	2,8	2,4	4,3	3,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 3335	—	—	—	—	—	—	5,2	3,4	6,1	3,8	7,3	4,2	—	—	—	—
	MACN A 9932	—	—	2,7	2,2	4,3	3,1	—	—	6,5	3,5	7,2	4,1	6,8	4,4	6,2	3,3
<i>'H. costatum'</i>	MACN A 3347 (H)	—	—	—	—	—	—	—	—	6,2	3,8	7,7	4,3	7,2	4,3	6,2	3,4
	MACN A 3349-69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,2	5,0	7,0	4,0

	MACN A 3349-69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,0	3,9			
	MACN A 3349-69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,4	4,1	6,1	3,2			
	MACN A 3349-69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,8	4,6	7,1	3,4			
	MACN A 3349-69	—	—	—	—	—	—	—	6,3	4,1	7,3	4,3	7,1	4,3	7,0	3,8			
	MACN A 3349-69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,3	4,3	7,2	4,3	—	—			
<i>'H. cuneatum'</i>	MACN A 3344 (S)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,2	4,3			
	MACN A 9948	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,7	3,7			
<i>H. mirabile</i>	MACN A 632 (H)	1,6	1,7	—	—	4,0	3,4	5,4	4,1	6,3	4,3	7,7	4,9	7,3	4,9	6,4	3,9		
	MACN A 1743	—	—	—	—	3,9	3,2	5,3	3,7	—	—	—	—	—	—	—			
	MACN A 9895 d	—	—	2,8	2,1	4,9	3,2	6,0	4,0	6,8	4,2	7,9	4,8	—	—	—			
	MACN A 9895 i	1,9	1,3	3,0	2,0	4,9	3,2	6,1	4,0	6,8	4,3	7,9	4,8	7,2	4,9	7,0	4,0		
	MACN A 9910 d	2,1	2,0	3,3	2,1	4,2	3	6,1	3,8	6,7	4,2	—	—	7,1	4,0	6,8	3,8		
	MACN A 9910 i	—	—	2,9	2,0	4,3	3,1	6,1	3,4	6,9	4,0	7,7	4,1	7,3	4,1	6,4	3,8		
	MACN A 9911	—	—	—	—	—	—	5,9	3,4	6,3	3,9	7,5	4,2	7,6	4,2	6,7	3,7		
	MLP 12-1805	1,7	1,6	2,6	1,9	3,6	3,2	5,3	3,6	6,2	3,9	7,3	4,4	7,2	4,4	6,8	3,6		
	MLP 12-2649	—	—	2,8	2,5	4,4	3,2	5,4	3,7	6,0	4,1	7,5	4,4	7,1	4,8	6,9	3,9		
	MLP 12-2655	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,3	4,7	6,8	3,9		
	MLP 12-2774	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,0	4,6	6,6	3,5		
	MLP 12-2802	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,1	4,0	6,9	4,2	7,4	3,6
	MLP 12-2842	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,2	4,2	6,6	4,2	6,6	3,5
	MLP 12-2888a	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,3	4,4	—	—		
	MPEF-PV 1337 d	—	—	3,3	1,8	4,5	2,7	5,5	3,4	6,1	3,6	7,0	4,0	6,5	4,4	5,6	3,4		
	MPEF-PV 1337 i	1,5	1,4	3,2	2,1	3,6	2,2	5,3	3,4	6,2	3,6	6,6	3,5	6,4	3,6	5,7	3,3		
	YPM 15542	2,1	2,2	3,0	2,5	4,1	3,4	6,0	4,0	6,5	4,2	8,0	5,0	7,0	4,9	7,9	4,4		
	<i>H. novum</i>	MACN PV 11749 d (H)	2,8	1,9	3,8	2,4	5,1	3,0	6,5	3,6	6,7	4,1	8,7	4,4	8,6	4,4	6,5	3,3	
		MACN PV 11749 i (H)	—	—	3,6	2,4	4,8	3,1	6,4	3,6	7,0	3,9	8,8	4,5	8,2	4,1	6,4	3,3	
	<i>'H. strigatum'</i>	MACN A 536-539	—	—	—	—	—	—	—	—	6,4	3,7	7,4	4,1	6,5	4,1	6,2	3,2	
MACN A 1741		—	—	3,4	2,2	3,5	3,2	4,3	3,5	6,0	4,1	—	—	—	—	—			
MACN A 1742		—	—	—	—	—	—	—	—	6,4	4	7,4	4,3	7,1	4,4	6,6	3,5		
MACN A 9914 d		1,7	1,3	2,2	1,7	4,5	2,7	5,5	3,4	6,2	3,7	7,2	3,8	7,0	4,2	6,3	3,4		
MACN A 9914 i		—	—	2,4	1,8	4,3	2,7	5,9	3,3	6,6	3,6	7,3	4,1	7,0	4,1	6,1	3,1		
MLP 12-2019	—	—	2,6	1,5	3,6	2,4	5,1	3,0	6,3	3,2	—	—	—	—	—	—			
<i>'H. sp.'</i>	MACN A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,5	4,4	—	—	—			

	3397	MACN A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,2	4,2	—	—	—	—	
	3398	MACN A	1,8	1,2	3,5	2,0	—	—	5,1	3,3	6,0	3,7	7,4	4,3	6,9	4,4	6,2	3,6
	11198 d	MACN A	2,1	1,3	3,8	2,2	—	—	5,2	3,2	6,0	3,8	7,5	4,3	7,0	4,5	6,1	3,6
	11198 i	MACN A	—	—	3,6	2,2	4,1	3,5	5,2	3,8	6,8	4,1	8,3	4,6	7,2	4,7	7,1	4,2
	1616 d	MPEF-PV	—	—	3,8	2,1	4,2	3,3	5,5	3,8	6,5	4,0	8,1	4,4	7,3	4,5	7,1	3,9
	1616 i	MPEF-PV	—	—	3,8	2,1	4,2	3,3	5,5	3,8	6,5	4,0	8,1	4,4	7,3	4,5	7,1	3,9
<i>'S. pachymorphum'</i>	MACN A	9956	2,4	2,0	3,0	2,4	4,3	2,1	5,6	3,8	6,4	4,2	7,3	4,5	7,1	4,6	—	—
<i>'Hegetotheriidae'</i>	MPEF-PV	1330 d	—	—	3,7	2,2	4,3	2,8	5,4	3,5	6,2	3,7	7,2	4,2	6,6	4,2	6,3	3,6
	MPEF-PV	1330 i	—	—	—	—	4,1	2,9	5,3	3,5	5,4	3,7	7,3	4,1	6,7	4,3	6,6	3,6

Taxón	Especimen	c		p1		p2		p3		p4		m1		m2		m3	
		L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A
<i>'G. tournoueri'</i>	MACN A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,6	3,2	6,9	3,3	—	—
	MACN A	—	—	1,4	1,7	3,6	2,5	5,5	3,2	6,3	3,5	7,1	3,5	7,1	3,6	9,1	3,3
	MACN A	—	—	—	—	3,6	2,6	5,5	3,3	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>'H. anceps'</i>	MACN A	—	—	—	—	3,6	2,5	5,1	3,2	6,4	3,5	—	—	—	—	—	—
	MACN A	—	—	—	—	—	—	5,6	3,1	6,1	3,5	7,0	3,6	—	—	—	—
	MACN A	—	—	—	—	3,6	2,6	5,4	3,3	—	—	—	—	—	—	—	—
	UATF-V	—	—	—	—	—	—	—	—	4,6	2,9	5,2	2,7	5,2	2,8	5,6	2,2
	UATF-V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,1	2,3
	UATF-V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,3	3,0	—	—
	UATF-V	—	—	—	—	—	—	—	—	4,4	2,9	5,2	3,4	5,9	3,2	6,6	2,5
<i>H. cerdaensis</i>	UATF-V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,2	3,4	6,0	3,2	—	—
	UATF-V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,1	2,3
	UATF-V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,3	3,0	—	—
	UATF-V	—	—	—	—	—	—	3,5	2,2	4,2	2,8	5,7	3,1	5,9	3,3	6,4	2,5
	GB Naz	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,9	3,1	5,3	3,0	—	—
	GB Naz	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,4	2,7	5,1	2,7	6,3	2,4
<i>'H. convexum'</i>	MACN A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,8	3,6	8,8	3,3
	MACN A	—	—	1,5	2,7	—	—	4,7	2,5	5,7	3,1	—	—	6,6	3,2	7,3	2,8
	MACN A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,1	3,3	7,3	3,4	8,7	3,2
	MACN A	—	—	—	—	—	—	—	—	5,2	3,3	7,3	3,3	6,6	3,3	9,0	3,0
<i>'H. costatum'</i>	MACN A	—	—	—	—	—	—	5,2	3,1	6,0	3,3	6,8	3,2	6,9	3,2	—	—
	MACN A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,8	3,3	7,0	3,2	—	—
	MACN A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,3	3,2	6,8	3,2	—	—

	MACN A 3349-69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,2	3,2	6,3	3,3	—	—	
	MACN A 5797	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9,1	3,3	
	MACN A 5798	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,3	3,1	—	—	—	—	
<i>'H. cuneatum'</i>	MACN A 3345 (S)	—	—	—	—	—	5,4	3,2	6,1	2,7	6,9	3,2	6,7	3,4	8,3	3,2	
	MACN A 3370 (H)	—	—	—	3,6	2,3	5,1	2,6	—	—	6,3	3,2	—	—	—	—	
	MACN A 3371	—	—	—	—	—	—	—	5,3	2,8	6,8	2,9	6,6	3,1	7,2	2,8	
	MACN A 3372	—	—	—	3,1	2,2	5,4	3,2	—	—	—	—	—	—	—	—	
	MACN A 3373	—	—	—	—	—	5,1	3,1	—	—	—	—	—	—	—	—	
	MACN A 3374	—	—	—	—	—	—	—	5,8	3,0	7,0	3,1	—	—	—	—	
	MACN A 3375	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,8	3,1	—	—	—	—	
	MACN A 3376	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,0	3,1	
	MACN A 3377	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,9	3,2	6,0	3,1	—	—	
	MACN A 3378	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,5	3,0	—	—	—	—	
<i>'H. minus'</i>	MACN A 3379	—	—	—	—	—	5,8	3,0	6,5	3,2	7,1	3,2	—	—	—	—	
	MACN A 3380	—	—	—	—	—	5,0	2,8	5,0	—	—	—	—	—	—	—	
	MACN A 3381	—	—	—	—	—	—	—	6,1	2,8	6,4	2,7	6,4	2,6	—	—	
	MACN A 3382	—	—	—	—	—	—	—	6,2	3,0	7,1	3,1	6,5	3,0	7,8	3,0	
	MACN A 3383	—	—	—	3,0	2,1	5,3	3,0	6,2	3,7	7,3	4,0	—	—	—	—	
	MACN A 9952	—	—	—	3,3	2,2	5,2	3,0	5,4	3,2	6,8	3,4	6,8	3,5	—	—	
	MACN A 9953	—	—	—	—	—	4,5	2,4	5,6	2,6	5,8	2,6	5,8	2,4	—	—	
	MACN A 9954	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,0	2,5	5,8	2,4	—	—	
	MACN A 9955	—	—	—	—	—	—	—	5,1	2,8	6,4	3,1	6,2	3,1	7,6	2,7	
	MACN A 631 (H)	—	—	1,5	1,6	3,6	2,7	6,2	3,6	7,0	4,0	7,7	4,0	7,6	4,0	9,1	3,5
	MACN A 1744	—	—	1,4	1,5	3,7	2,5	5,5	3,4	—	—	—	—	—	—	—	
	MACN A 3323	—	—	—	—	3,8	2,4	—	—	—	7,1	3,1	7,2	—	10,1	3,0	
	MACN A 3324	—	—	—	—	3,7	2,8	6,1	3,2	7,2	3,9	8,0	4,0	7,9	3,2	9,1	3,2
	MACN A 3325	—	—	1,8	2,1	3,8	2,8	6,0	3,2	7,2	3,9	—	—	—	—	—	
<i>H. mirabile</i>	MACN A 3326	—	—	—	—	—	—	—	6,6	3,3	6,9	3,4	6,7	3,4	—	—	
	MACN A 9894 d	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,4	3,4	6,6	3,6	8,9	3,3	
	MACN A 9894 i	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,1	3,7	8,7	3,4	—	
	MACN A 9912	—	—	—	—	—	—	—	6,2	3,3	6,8	3,3	6,8	3,4	—	—	
	MACN A S/N	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9,1	3,0	
	MLP 12-1806 d	—	—	—	—	—	—	—	6,6	3,7	7,2	3,7	7,2	3,8	9,1	3,5	
	MLP 12-	—	—	—	—	3,4	2,5	—	—	—	7,5	3,5	7,2	3,5	9,2	3,4	

	1806 i																
	MLP 12-2648	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,5	3,6	7,1	4,0	—	—	
	MLP 12-2740	—	—	—	—	—	—	—	6,1	3,5	—	—	6,7	3,3	8,7	3,0	
	MLP 12-2887b	—	—	—	—	—	—	—	6,5	3,7	—	—	—	—	—	—	
	MLP 90-XII-24-35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,5	3,3	7,7	3,5	8,8	3,3	
	MLP 90-XII-24-37a	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,3	3,5	8,7	3,2	
	MLP 91-IV-1-69 d	2,0	2,0	—	—	3,4	2,1	5,8	3,7	6,7	3,6	6,8	3,6	6,7	3,2	—	—
	MLP 91-IV-1-69 i	—	—	—	—	3,7	2,1	5,8	3,1	6,9	3,4	—	—	—	—	8,8	3,3
	MLP 92-V-10-119e	—	—	1,6	1,4	3,5	2,0	5,1	2,5	5,5	3,0	—	—	—	—	—	—
	YPM 15542	2,0	2,0	2,5	2,2	3,5	2,0	6,0	3,5	6,6	3,5	7,2	3,5	7	3,5	9,0	3,0
	MACN A 536-539 (H)	—	—	—	—	—	—	5,5	3,2	6,6	3,4	7,6	3,3	7,3	3,3	8,8	3,3
	MACN A 1734	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,5	3,7	7,3	4,0	9,4	3,6	
	MACN A 1735	—	—	1,5	1,3	3,3	2,1	5,7	3,2	6,4	3,6	7,4	3,7	7,4	3,8	9,2	3,5
	MACN A 3327	—	—	—	—	3,1	2,3	5,5	3,0	6,3	—	6,7	3,3	6,7	3,4	8,5	3,2
	MACN A 3328	—	—	—	—	—	—	5,1	3,2	6,5	3,5	7,1	3,4	7,2	3,4	8,8	3,3
<i>'H. strigatum'</i>	MACN A 3329	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,3	3,1	6,5	3,2	8,2	2,8
	MACN A 3330	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,8	3,1	6,5	3,3	8,1	2,8
	MACN A 3331	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,2	3,4	7,0	3,5	8,8	3,2
	MACN A 3332	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,1	3,3	7,0	3,4	8,2	3,2
	MLP 12-2106	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,6	3,1	7,1	3	8,2	2,9
	MLP 12-2784	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,1	3,4	8,6	3,0	
	MLP 12-2824	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,0	3,2	8,9	2,8	
	MACN A 1728	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,8	3,3
	MACN A 1728	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,5	3,1
	MACN A 3399	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,2	3,1
	MACN A 11206	—	—	—	—	—	—	—	—	6,2	3,0	7,0	3,3	6,8	3,3	—	—
	MACN A 11206	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,6	3,4	6,7	3,2	9,0	2,9
<i>Hegetotherium</i> sp.	MACN A 11206	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,4	3,0	6,2	3,2	7,1	2,9
	MACN A 11206	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,8	3,4	8,0	3,1	
	MACN A 11206	—	—	—	—	—	—	6,4	3,2	6,8	3,5	7,5	3,7	7,5	—	—	—
	MACN A 11206	—	—	—	—	—	—	6,1	3,3	6,7	3,4	—	—	—	—	—	—
	MACN PV 14534	—	—	—	—	—	—	5,4	3,2	6,3	3,6	7,4	3,7	7,1	3,6	—	—
	MACN PV 18509	—	—	—	—	—	—	6,5	3,6	6,7	3,9	7,4	4,0	6,9	3,9	8,9	3,3

	MLP 12-2651	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,7	3,3	8,8	2,8
	MLP 12-2654	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,8	3,2
	MLP 12-2699	—	—	—	—	—	—	—	6,2	3,3	6,5	3,4	6,7	3,4	—	—	—
	MLP 12-2781	—	—	—	—	—	—	—	5,9	3,2	7,0	3,5	6,8	3,3	—	—	—
	MLP 63-XII-20-3	—	—	—	—	—	5,3	3,0	5,9	3,1	6,5	3,4	6,4	3,2	8,3	3,0	—
	MLP 67-IX-9-1	—	—	—	—	—	—	—	6,6	3,7	7,4	3,5	7,5	3,6	—	—	—
	MLP 79-XII-17-2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11,6	4,2
	MPEF-PV 1644 i	—	—	—	—	—	6,5	3,5	7,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	MPEF-PV 1644 d	—	—	—	—	—	—	—	6,7	3,2	—	—	—	—	—	—	—
<i>'S. pachymorphum'</i>	MACN A 3384 (S)	—	—	1,3	1,5	3,7	2,9	5,6	3,2	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 3388	—	—	—	—	3,5	2,5	5,3	3,2	6,1	3,7	7,1	3,6	7,0	3,7	8,5	3,3
	MACN A 11178 d (S)	—	—	—	—	—	—	—	6,6	3,3	7,2	3,3	7,1	3,3	—	—	—
	MACN A 11178 i (S)	—	—	—	—	—	—	5,6	3,1	6,5	3,3	7,3	3,4	7,1	3,4	8,1	3,2
<i>'S. remissum'</i>	?	—	—	—	—	3,0	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>'Selatherium'</i> sp.	MACN A 11179	—	—	—	—	—	—	—	4,5	2,5	7,3	3,4	6,8	3,6	7,7	3,2	—
	MACN A 11181 d	—	—	—	—	—	5,6	2,9	6,0	3,1	6,8	3,2	—	—	8,4	2,8	—
	MACN A 11181 i	2,2	1,2	1,7	1,4	3,8	2,4	5,5	2,9	5,8	3,1	7,1	3,1	7,0	3,3	8,4	3,7
<i>'Hegetotheriidae'</i>	MPEF-PV 1343	—	—	—	—	—	—	—	5,2	2,6	5,5	2,7	5,8	2,4	—	—	—

Tabla II.3: Dimensiones (en mm) comparadas de los especímenes referidos a *Pachyrukhos*. Las medidas de los especímenes YPM se tomaron de Sinclair (1909). Las cifras en negrita indican valores aproximados. Los valores marcados con * fueron tomados sobre el alvéolo. La asignación taxonómica sigue la indicada en la colección del museo; ver texto para su asignación actual. **Abreviaturas:** **A**, máxima anchura preservada; **d**, derecha; **i**, izquierda; **L**, máxima longitud preservada; **Le**, lectotipo; **Pa**, paralectotipo; **S**, sintipo. Acrónimos institucionales en Tomo I, sección 4.2.

Taxón	Especimen	P2		P3		P4		M1		M2		M3	
		L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A
<i>P. moyani</i>	MACN A 272-276	3,5	1,9	4,2	2,2	4,3	2,4	4,5	2,7	4,2	2,7	4,1	2,3
	MACN A 279-296 d	3,5	1,9	3,8	2,4	4,0	2,6	4,5	2,8	4,4	2,7	4,2	2,5
	MACN A 279-296 i	3,5	1,8	—	—	3,8	2,3	4,6	2,8	4,4	2,7	4,2	2,3
	MACN A 319-321 d	3,2	1,8	3,5	2,3	3,8	2,5	4,2	2,7	4,1	2,7	—	—
	MACN A 319-321 d	3,3	1,8	3,6	2,2	3,7	2,5	—	—	—	—	—	—
	MACN A 319-321 i	3,4	2,1	3,7	2,4	4,1	2,6	4,5	2,9	—	—	—	—
	MACN A 9957 d	3,7	2,2	3,9	2,5	4,1	2,7	4,6	2,8	4,3	2,8	4,1	2,3
	MACN A 9957 i	3,6	2,0	3,9	2,3	4,2	2,6	—	—	4,3	2,8	4,1	2,5
	MLP 12-1966	3,1	2,2	3,5	2,4	4,0	2,6	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-1989	—	—	3,1	2,3	3,5	2,5	4,4	2,7	—	—	—	—
	MLP 12-2018	2,5	1,7	3,3	2,2	3,6	2,4	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2075	3,3	2,0	3,2	2,3	4,0	2,6	4,6	2,6	4,3	2,8	4,3	2,5
	MLP 12-2077	—	—	—	—	—	—	—	—	4,5	2,8	4,2	2,5
	MLP 12-2086 d	3,2	1,9	3,5	2,2	3,7	2,4	4,3	2,7	—	—	—	—
	MLP 12-2086 i	3,1	1,9	3,6	2,3	3,9	2,5	4,3	2,9	4,1	2,8	3,8	2,2
	MLP 12-2087 d	3,5	1,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2087 i	3,5	1,9	3,6	2,2	3,9	2,5	4,4	2,8	4,2	2,7	—	—
	MLP 12-2103	—	—	—	—	—	—	4,2	2,6	4,1	2,7	4,0	2,3
	MLP 12-2112	—	—	4,1	2,4	4,2	2,5	4,7	3,2	4,0	2,8	4,2	2,5
	MLP 63-XII-20-17	3,3	1,9	3,6	2,2	3,9	2,4	4,3	2,7	4,1	2,7	4,0	2,3
YPM 15743	3,6	2,2	4,0	2,5	4,2	2,8	5,2	3,0	4,5	3,0	4,5	2,5	
<i>'P. teres'</i>	MACN A 297 d (S)	3,2	1,7	3,3	2,1	3,7	2,3	4,0	2,6	3,8	2,4	3,5	2,2
	MACN A 297 i (S)	3,1	1,6	3,4	—	3,9	—	4,1	—	3,8	2,5	3,7	2,1
	MACN A 1257-1260	—	—	3,1	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 1257-1260	—	—	—	—	—	—	4,3	2,6	—	—	—	—
<i>'P. trivius'</i>	MLP 12-2013	—	—	—	—	3,7	2,3	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2016	—	—	—	—	—	—	4,1	2,6	—	—	—	—

	MLP 12-2020	2,5	1,7	3,0	2,2	3,3	2,3	4,1	2,6	—	—	—	—
	MLP 12-2021	—	—	3,3	2,3	3,5	2,4	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-1422	—	—	—	—	3,8	2,7	—	—	—	—	—	—
	MLP 59-II-25-12	—	—	—	—	4,4	3,1	5,5	3,2	5,1	3,4	4,7	2,7
	MLP 73-VII-6-4 d	3,9	2,4	4,5	2,7	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 73-VII-6-4 i	4,0	2,4	4,5	2,7	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 90-XII-24-33	—	—	—	—	3,9	2,1	4,6	2,9	4,5	2,9	4,4	2,3
	MLP 91-V-1-110 d	—	—	4,3	2,4	—	—	4,7	3,2	4,5	3,2	4,3	2,5
	MLP 91-V-1-110 i	—	—	—	—	4,4	2,8	4,7	3,2	4,5	2,9	4,4	2,6
	MLP 92-V-10-115b d	2,1	1,6	2,8	1,9	3,4	2,2	4,1	2,5	3,9	2,5	—	—
	MLP 92-V-10-115b i	2,2	1,6	2,7	2,0	3,6	2,2	4,2	2,6	4,1	2,6	3,9	2,4
	MLP 92-V-10-117b	3,7	2,3	3,8	2,5	4,7	3,1	4,4	3,3	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-117c	—	—	4,3	2,6	4,5	2,9	4,6	3,1	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-117f	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	2,8	3,9	2,3
	MLP 92-V-10-117k	3,1	1,9	3,5	2,0	3,6	2,2	4,1	2,6	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-117z	—	—	2,6	—	2,8	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-117ae	—	—	3,7	2,2	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-117af	—	—	—	—	3,7	2,5	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119d	—	—	3,9	2,3	4,2	2,3	4,3	3,2	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119i	3,0	1,7	3,1	2,1	3,9	2,3	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119ap	—	—	3,3	2,0	3,7	2,1	4,4	2,6	—	—	—	—
	MPEF-PV 1642 d	—	—	—	—	3,7	2,4	4,1	2,8	4,1	2,6	3,7	2,4
	MPEF-PV 1642 i	—	—	—	—	3,6	2,5	4,0	2,6	3,9	2,6	3,7	2,2
	MLP 91-IX-4-27b d	—	—	4,1	2,5	4,6	2,9	—	—	—	—	—	—
	MLP 91-IX-4-27b i	4,0	2,4	4,4	2,5	5,0	2,9	5,1	—	4,3	3,1	4,3	2,4
	MLP 91-IX-4-27c d	—	—	—	—	4,5	3,0	5,0	2,8	4,6	2,7	4,3	2,5
	MLP 91-IX-4-27c i	—	—	—	—	4,7	2,6	4,6	—	4,5	2,9	4,2	2,5
	MLP 12-2889a	—	—	—	—	3,9	2,5	—	—	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-143	—	—	—	—	—	—	4,0	2,5	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-148	—	—	—	—	3,5	2,4	—	—	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-316	3,7	2,1	3,7	2,2	4,0	2,4	4,1	2,5	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-317	—	—	—	—	3,8	2,4	3,8	2,7	—	—	—	—

Taxón	Especimen	p2		p3		p4		m1		m2		m3	
		L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A
<i>P. absis</i>	MACN A 325	2,7	1,8	3,4	2,2	3,8	2,3	4,2	2,3	4,3	2,4	5,5	2,3
	MACN A 326 (S)	2,7	1,8	3,3	2,2	3,4	2,3	4,0	2,4	—	—	—	—
	MACN A 327 d (S)	2,5	1,6	3	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 327 i (S)	2,8	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 3313	2,7	1,7	3,3	2,2	3,6	2,3	4,2	2,4	4,2	2,4	—	—
	MACN A 9959	2,9	1,5	3,3	1,9	3,5	2,2	3,9	2,2	3,9	2,2	4,7	2,1
	MACN A 9960	2,5	1,5	3,1	1,8	3,3	2,2	3,8	2,1	3,8	2,2	—	—
	MACN A 9962	2,7	1,8	3,3	2,2	3,9	2,3	4,2	2,4	4,3	2,4	—	—
<i>P. moyani</i>	MACN A 259	—	—	3,4	2,1	3,7	2,1	4,1	2,2	4,2	2,3	5,1	2,2
	MACN A 260	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	2,3	5,0	2,1
	MACN A 261	2,6	1,7	3,4	2	3,7	2,3	4,3	2,4	—	—	—	—
	MACN A 272- 276	—	—	3,2	2,3	3,5	2,4	4,1	2,3	4,2	2,4	5,3	2,3
	MACN A 272- 276	2,6	1,6	3,1	2,1	3,4	2,2	3,9	2,3	4,1	2,3	5,1	2,2
	MACN A 279- 296 d	2,6	1,9	3,4	2,3	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 279- 296 i	2,5	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 330- 335 d	2,0	1,7	3,1	2,2	3,5	2,3	4,1	2,2	4,1	2,4	5,2	2,2
	MACN A 330- 335 i	—	—	—	—	3,8	2,3	4,3	2,4	4,2	2,4	5,5	2,2
	MACN A 330- 335 d	—	—	3,1	1,7	3,2	2,1	3,8	2,1	3,8	2,2	—	—
	MACN A 330- 335 d	—	—	3,1	1,8	3,6	2,1	3,8	2,1	—	—	—	—
	MACN A 3314- 3317 d	2,6	1,6	3,3	2,1	3,7	2,3	4,4	2,4	4,4	2,3	5,3	2,2
	MACN A 3314- 3317 i	2,7	1,7	3,2	2,2	3,6	2,3	4,4	2,4	—	—	—	—
	MACN A 3314- 3317 i	2,7	1,7	3,4	2,2	3,6	2,3	4,3	2,2	—	—	—	—
	MACN A 3314- 3317 i	2,6	1,7	3,3	2,1	3,5	2,3	4,3	2,3	—	—	—	—
	MACN A 3314- 3317 i	2,8	1,7	3,0	2,1	3,3	2,2	4,0	2,3	4,3	2,3	—	—
	MACN A 3318- 3320 d	2,5	1,6	2,8	1,9	3,4	2,1	4,6	2,2	4,5	2,2	—	—
	MACN A 3318- 3320 i	—	—	3,2	2,1	3,5	2,2	4,1	2,3	4,2	2,3	—	—
	MACN A 3318- 3320 i	2,4	1,6	3,1	2,0	3,3	2,2	4,2	2,3	4,2	2,3	—	—
	MACN A 9958 d	2,6	1,6	3,3	1,9	3,7	2,3	4,2	2,2	4,3	2,3	—	—
	MACN A 9958 i	2,4	1,6	3,2	2,1	3,6	2,3	4,3	2,4	4,3	2,4	4,9	2,2
	MACN A 11199	2,4	1,4	4,0	2,5	4,1	2,6	4,3	2,6	4,2	2,5	5,7	2,1
	MLP 12-1922	—	—	—	—	3,5	2,2	4,0	2,3	3,9	2,3	4,7	2,2
	MLP 12-1923	—	—	—	—	3,6	2,3	4,2	2,4	4	2,4	—	—
	MLP 12-1926	—	—	3,2	2,0	3,5	2,2	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-1930	—	—	—	—	—	—	4,0	2,2	4,2	2,3	—	—
	MLP 12-1932	2,7	1,6	3,0	1,9	3,3	2,1	—	—	—	—	—	—
MLP 12-1934	—	—	—	—	—	—	3,9	2,4	3,9	2,4	5,1	2,2	
MLP 12-1959	—	—	—	—	3,5	2,3	3,9	2,3	4,1	2,5	4,8	2,2	
MLP 12-1962	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	2,3	5,8	2,4	

MLP 12-1967	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,6	1,7
MLP 12-1985	—	—	3,4	2,2	3,7	2,3	4,0	2,3	4,1	2,3	5,4	2,2	
MLP 12-1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,2	2,3	
MLP 12-1996	—	—	3,5	2,3	3,7	2,3	3,8	2,3	—	—	—	—	
MLP 12-2036	—	—	3,7	2,0	3,6	2,1	3,9	2,2	—	—	—	—	
MLP 12-2042	—	—	—	—	3,7	2,3	4,2	2,3	4,2	2,4	—	—	
MLP 12-2044	—	—	—	—	3,5	2,3	3,8	2,2	—	—	—	—	
MLP 12-2110	—	—	2,9	1,9	3,5	2,1	3,7	2,2	—	—	—	—	
MLP 12-2111	—	—	—	—	3,6	2,3	3,9	2,3	4,0	2,3	—	—	
MLP 12-2113	2,5	1,6	3,1	2,0	3,6	2,2	—	—	—	—	—	—	
MLP 12-2114	—	—	—	—	—	—	3,5	2,1	—	—	—	—	
MLP 12-2115	—	—	—	—	—	—	3,7	1,9	3,7	2,0	4,6	1,8	
MLP 12-2118	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	2,4	4,7	2,2	
MLP 12-2120	2,7	1,6	3,1	2,1	3,5	2,2	3,7	2,3	3,8	2,3	—	—	
MLP 12-2121	—	—	—	—	—	—	3,9	2,3	4,0	2,2	4,6	2,2	
MLP 12-2123	2,1	1,3	3,2	1,8	3,6	2,1	—	—	—	—	—	—	
MLP 12-2136	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,6	1,9	
MLP 12-2141	2,7	1,6	3,3	2,0	3,4	2,0	—	—	—	—	—	—	
MLP 12-2142	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	2,5	5,3	2,3	
MLP 12-2145	—	—	—	—	—	—	—	—	3,9	2,3	4,8	2,1	
MLP 12-2146	—	—	—	—	—	—	3,8	2,3	3,7	2,1	—	—	
MLP 12-2149	—	—	—	—	3,6	2,3	4,1	2,2	4,2	2,3	—	—	
MLP 12-2156	—	—	—	—	3,6	2,2	4,2	2,3	—	—	—	—	
MLP 12-2158	—	—	2,8	1,7	3,3	2,2	4,2	2,2	4,1	2,3	5,2	2,2	
MLP 12-2163	2,6	1,5	3,2	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—	
MLP 12-2166	—	—	—	—	3,5	2,3	4,1	2,5	—	—	—	—	
MLP 12-2735	—	—	3,2	2,1	3,5	2,2	4,0	2,2	4,1	2,2	4,6	2,1	
MLP 12-2738	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	2,4	5,2	2,1	
MLP 12-2749	—	—	—	—	—	—	3,8	2,2	3,9	2,2	—	—	
MLP 12-2830	—	—	2,7	1,8	3,1	2,1	3,6	2,1	3,7	2,2	4,5	2,1	
MLP 74-II-1-6	—	—	2,8	1,7	3,3	2,2	4,2	2,2	4,1	2,3	5,2	2,2	
MLP 91-IX-2-180a i	1,9	1,5	2,7	1,8	3,5	2,1	4,1	2,1	4,1	2,3	—	—	
MLP 91-IX-2-180c	1,5	1,1	2,3	1,5	—	—	3,7	2,2	—	—	—	—	
MLP 91-IX-2-181	1,7	1,3	2,8	1,7	3,4	2,2	4,1	2,3	—	—	—	—	
MLP 91-IX-4-27i d	1,9	1,2	2,7	1,7	3,3	2,1	—	—	—	—	—	—	
MLP 91-IX-4-27i i	1,8	1,3	2,5	1,7	3,5	2,0	—	—	—	—	—	—	
MLP 91-IX-4-27k	2,6	1,5	3,4	1,7	3,7	2,1	—	—	—	—	—	—	
MLP 92-V-10-115a d	2,1	1,2	2,7	1,7	3,1	—	4,3	—	—	—	—	—	
MLP 92-V-10-115a i	—	—	—	—	—	—	4,3	2,2	4,1	2,2	4,8	1,8	
MLP 92-V-10-117a d	2,0	1,2	2,4	1,7	3,2	2,2	3,6	2,4	3,8	2,5	5,4	2,3	
MLP 92-V-10-117a i	—	—	—	—	3,4	2,2	3,5	2,4	3,9	2,5	5,4	2,2	
MLP 92-V-10-117m	1,7	1,2	2,6	1,7	3,2	2,1	—	—	—	—	—	—	
MLP 92-V-10-117q	—	—	2,5	1,6	2,7	1,7	—	—	—	—	—	—	
MLP 92-V-10-117u	1,8	1,2	2,7	1,8	3,4	2,3	—	—	—	—	—	—	
MLP 92-V-10-117ab	1,6	1,1	2,3	1,4	—	—	—	—	—	—	—	—	
MLP 92-V-10-	2,0	1,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

	117ac												
	MLP 92-V-10-119c	2,0	1,5	2,8	1,7	3,4	2,2	4,2	2,2	4,3	2,3	—	—
	MLP 92-V-10-119s	1,9	1,1	2,7	1,8	2,8	1,9	3,9	1,8	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119z	2,0	1,0	2,7	1,5	3,6	2,2	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119ag	2,3	1,4	2,7	1,7	2,9	1,9	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119aj	1,7	1,0	2,7	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119av	1,6	0,8	2,9	1,5	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-XI-18-30a	—	—	3,3	2,2	3,4	2,2	—	—	4,5	2,8	5,2	2,1
	YPM 15743	3,0	1,5	3,5	2,2	3,8	2,2	4,5	2,5	4,5	2,5	5,5	2,0
<i>P. naevius</i>	MACN A 278 (H)	2,4	1,5	3,0	2,0	3,4	2,2	4,0	2,3	4,2	2,3	4,9	2,1
	MACN A 328	—	—	3,4	2,2	3,7	2,3	4,3	2,4	4,3	—	5,3	2,2
	MACN A 329	2,7	1,6	3,4	2,1	3,6	2,3	4,4	2,3	—	—	—	—
<i>P. politus</i>	MACN A 52-438 (Le)	4,0	2,1	3,7	2,4	3,8	2,5	4,0	2,5	4,1	2,4	5,1	2,2
	MACN A 52-439 (Pa)	4,3	1,9	3,6	2,3	3,8	2,4	4,3	2,5	4,5	2,5	—	—
	MANC A 52-441	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,5	2,5
	MLP 82-V- 2-107	4,2	2,1	3,8	2,3	3,9	2,3	4,2	2,4	4,3	2,6	5,5	2,5
	MLP 85-VII-3-28	4,4	2,4	3,9	2,4	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. teres</i>	MACN A 262	2,4	1,5	2,9	2,0	3,1	2,1	4	2,2	4,1	2,2	—	—
	MACN A 277 (S)	2,6	1,5	3,2	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 1257-1260	—	—	3,3	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 3304	—	—	—	—	3,9	2,3	4,3	2,4	4,5	2,4	5,2	2,2
	MACN A 3305	2,2	1,8	3,2	2,1	3,6	2,2	4,1	2,2	4,1	2,2	5,0	2,1
	MACN A 3306	2,2	1,8	3,1	2	3,5	2,2	4,1	2,2	4,1	2,2	—	—
	MACN A 3307	—	—	3,3	2,1	3,3	2,2	3,9	2,2	4,0	2,2	4,7	2,1
	MACN A 3308 (S)	—	—	3,1	2,2	3,6	2,2	4,3	2,2	4,3	2,2	5,2	2,1
	MACN A 3309	—	—	2,9	2,0	3,2	2,2	4,0	2,1	—	—	—	—
	MACN A 3310	—	—	3,3	2,0	3,6	2,1	4,0	2,2	4,2	2,3	4,9	2,2
	MACN A 3311	2,6	1,7	3,1	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 3312	2,5	1,5	2,8	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-1971	—	—	—	—	—	—	4,1	2,1	—	—	—	—
	MLP 12-2127	—	—	—	—	—	—	3,4	2,0	3,5	1,9	4,7	1,6
	MLP 12-2137	—	—	3,3	2,2	3,8	2,3	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2152	—	—	—	—	3,4	2,2	3,5	2,3	—	—	—	—
MLP 12-2162	2,3	1,4	3,2	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—	
MLP 12-2164	—	—	—	—	—	—	4,4	2,3	4,5	2,4	—	—	
<i>P. trivius</i>	MACN A 322	2,4	1,8	3,3	2,1	3,7	2,2	4,3	2,3	—	—	—	—
	MACN A 323	2,5	1,5	3,3	2,0	3,7	2,2	4,2	2,2	—	—	—	—
	MACN A 324 (S)	2,4	1,5	3,1	1,9	3,3	2,1	3,6	2,2	4,0	2,2	—	—
	MLP 12-2000	—	—	2,7	1,5	3,1	1,6	3,3	1,8	3,5	1,8	—	—
	MLP 12-2002	2,7	1,7	3,3	2,2	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2007	—	—	—	—	3,7	2,2	3,8	2,0	—	—	—	—
<i>P. sp.</i>	MACN A 9966-9976	—	—	2,4	1,6	2,9	1,7	3,5	1,9	3,7	2,0	—	—

MACN A 9966-9976	—	—	—	—	—	—	3,5	2,0	3,5	2,0	—	—
MACN A 9966-9976	2,1	1,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
MACN A 9966-9976	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	2,3	—	—
MLP 12-1417	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,7	2,1
MLP 12-1421	—	—	—	—	—	—	3,8	2,2	—	—	—	—
MLP 12-2647	—	—	3,4	2,2	3,6	2,4	4,2	2,5	4,3	2,4	4,8	2,2
MLP 12-2674	—	—	3,3	2,1	3,6	2,2	4,2	2,2	4,0	2,3	—	—
MLP 12-2861	—	—	—	—	3,6	2,3	4,1	2,3	4,2	2,3	4,8	2,2
MLP 52-IX-30-87	—	—	3,2	2,2	3,5	2,2	4,2	2,3	4,3	2,3	—	—
MLP 63-XII-20-37	—	—	3,5	2,1	—	—	4,4	2,3	4,2	2,5	5,2	2,3
MLP 68-I-16-2	—	—	—	—	3,6	2,3	3,9	2,3	4,1	2,4	4,8	2,1
MLP 74-II-1-3	—	—	—	—	3,3	2,1	—	—	—	—	—	—
MLP 74-II- 1-5	1,9	1,2	2,8	1,8	3,3	2,1	—	—	—	—	—	—
MLP 74-II- 1-13	—	—	—	—	—	—	4,2	2,4	3,9	2,4	—	—
MLP 77-V- 4-3	1,6	1,1	2,5	1,5	3,1	1,8	3,8	2,1	4,0	2,2	4,9	1,9
MLP 82-V- 2-23a	—	—	—	—	3,7	2,2	3,9	2,2	4,2	2,3	5,1	2,2
MLP 82-V- 2-23c	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,0	2,1
MLP 83-III-2-3	—	—	3,2	2,2	3,5	2,1	3,9	2,3	4,1	2,3	5,1	2,2
MLP 91-IX-2-180b	—	—	2,3	1,6	3,1	1,5	3,7	—	4,2	2,0	—	—
MLP 91-IX-2-180d	—	—	—	—	—	—	4,0	2,3	4,1	2,4	—	—
MLP 91-IX-2-180e	—	—	—	—	—	—	3,9	2,2	4,2	2,2	—	—
MLP 91-IX-2-180f	—	—	—	—	—	—	—	—	3,8	2,2	5,7	2,0
MLP 91-IX-2-180h	—	—	3,1	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—
MLP 91-IX-2-180i	—	—	—	—	—	—	3,3	2,1	3,8	2,1	—	—
MLP 91-IX-4-27h	—	—	—	—	—	—	—	—	4,0	2,4	5,1	1,9
MLP 91-IX-4-27l	—	—	—	—	4,1	2,3	4,4	2,4	4,4	2,3	—	—
MLP 92-V-10-117d	—	—	—	—	—	—	4,1	2,3	3,8	2,1	—	—
MLP 92-V-10-117e	—	—	—	—	—	—	4,2	2,4	4,4	2,4	5,7	2,2
MLP 92-V-10-117g	2,4	2,2	3,1	2,1	3,9	2,1	4,1	2,2	—	—	—	—
MLP 92-V-10-117h	—	—	—	—	2,8	1,6	—	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-117j	—	—	—	—	3,4	2,1	3,6	2,1	—	—	—	—
MLP 92-V-10-117l	—	—	—	—	—	—	3,9	2,4	4,2	2,5	—	—
MLP 92-V-10-117n	—	—	—	—	2,9	2,0	3,5	2,1	3,6	2,2	—	—
MLP 92-V-10-117p	—	—	—	—	—	—	4,4	2,7	4,7	2,8	—	—
MLP 92-V-10-117r	—	—	2,6	1,6	—	—	—	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-	—	—	—	—	—	—	3,4	—	3,5	—	4,5	—

117s													
MLP 92-V-10-117t	—	—	—	—	2,8	1,8	3,6	2,1	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-117w	—	—	—	—	—	—	3,5	2,3	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-117y	—	—	—	—	—	—	—	—	3,8	2,2	4,8	2,1	—
MLP 92-V-10-117ag	—	—	2,3	1,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-117ah	—	—	—	—	3,1	2,1	—	—	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-117ai	—	—	—	—	—	—	3,6	2,3	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-117aj	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,6	2,0	—
MLP 92-V-10-119b	—	—	2,6	1,6	3,5	2,2	4,1	2,6	4,5	2,6	5,6	1,8	—
MLP 92-V-10-119f	—	—	—	—	3,2	2,1	3,7	2,2	3,7	2,3	5,1	2,0	—
MLP 92-V-10-119g	—	—	—	—	3,4	2,2	3,6	2,1	3,7	2,2	5,2	1,8	—
MLP 92-V-10-119h	—	—	—	—	3,9	2,1	4,1	2,0	4,3	2,3	—	—	—
MLP 92-V-10-119j d	—	—	2,3	1,5	3,1	1,7	—	—	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-119j i	—	—	2,3	1,5	2,8	1,6	3,7	2,0	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-119k	—	—	—	—	3,2	2,1	3,7	2,3	4,1	2,4	5,7	2,1	—
MLP 92-V-10-119m	—	—	—	—	3,1	2,1	3,8	2,2	3,9	2,3	—	—	—
MLP 92-V-10-119n	—	—	—	—	3,1	2,2	4,0	2,0	4,1	2,1	6,5	2,1	—
MLP 92-V-10-119o	—	—	—	—	—	—	4,2	2,3	4,1	2,3	5,2	2,2	—
MLP 92-V-10-119q	—	—	2,7	1,7	2,9	2,0	3,8	2,3	3,8	2,3	—	—	—
MLP 92-V-10-119r	—	—	—	—	—	—	3,6	2,3	4,3	2,5	5,4	2,2	—
MLP 92-V-10-119t	—	—	3,2	2,1	3,1	2,2	4,1	2,3	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-119w	—	—	2,7	1,8	3,3	2,4	—	—	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-119ab	—	—	—	—	3,7	2,1	4,2	2,0	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-119ad	—	—	2,8	2,2	3,0	2,5	3,7	2,4	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-119as	—	—	—	—	3,3	1,7	3,6	1,6	—	—	—	—	—
MLP 92-V-10-119au	—	—	—	—	—	—	3,9	2,2	—	—	—	—	—
MLP 92-XI-18-29	—	—	—	—	3,4	2,1	4,0	2,3	—	—	—	—	—
MPEF-PV 1642	—	—	2,8	2,1	3,4	2,2	3,8	2,3	3,8	2,4	4,6	2,2	—
MPEF-PV 1643	—	—	2,7	1,7	3,4	2,1	4,0	2,3	—	—	—	—	—
MPEF-PV 1643	—	—	—	—	3,5	2,2	4,1	2,3	—	—	5,1	2,1	—
MLP 74-II- 1-12	—	—	—	—	—	—	—	—	4,2	2,7	6,1	2,5	—
MLP 91-IX-4-27a d	3,5	2,1	4,7	2,5	4,7	2,6	4,8	2,6	4,7	—	5,9	2,4	—
MLP 91-IX-4-	3,9	2,3	4,2	2,5	4,5	2,6	4,3	2,7	4,3	2,6	—	—	—

P. sp. 1

	27a i												
	MLP 91-IX-4-27d	—	—	—	—	—	—	4,8	2,8	4,7	2,8	5,8	2,5
	MLP 92-V-10-117x	3,2	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119p	3,3	2,2	4,0	2,4	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-V-10-119ar	3,2	1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 92-XI-18-30b	3,3	1,9	3,8	2,6	4,1	2,7	4,6	2,7	4,5	2,7	—	—
	MLP 12-2915a (S)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,8	2,0
	MLP 12-2915a (S)	—	—	—	—	3,1	1,6	3,6	1,7	3,4	1,8	4,7	1,7
<i>'Pr. depressus'</i>	MLP 12-2915a (S) d	2,1*	1,4*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2915a (S) i	2,2*	1,5*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2915a (S)	—	—	4,1	2,3	4,2	2,3	—	—	—	—	—	—
<i>'Pr. medianus'</i>	MLP 12-3160 (S)	—	—	4,1	2,3	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-3160 (S)	—	—	—	—	4,3	2,4	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2889a	2,5	1,6	3,1	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 12-2889a	—	—	—	—	—	—	4,1	2,4	4,2	2,5	5,0	2,1
	MLP 59-II-26-91	—	—	—	—	4,2	2,5	—	—	—	—	—	—
	MLP 59-II-26-91	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,5	2,4
	MLP 61-IV-11-139	3,2	1,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-140	—	—	—	—	—	—	3,6	2,2	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-141	—	—	—	—	—	—	3,9	2,3	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-142	—	—	—	—	—	—	3,7	2,0	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-145	—	—	3,2	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-145	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-147	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,6	2,3
	MLP 61-IV-11-149	2,9	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>'Propachyrucos' sp.</i>	MLP 61-IV-11-151	—	—	—	—	3,4	2,1	—	—	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-152	—	—	—	—	—	—	3,8	2,3	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-164 i	—	—	—	—	—	—	—	—	3,8	2,2	5,0	1,9
	MLP 61-IV-11-164 d	—	—	—	—	—	—	—	—	3,7	2,2	—	—
	MLP 61-IV-11-165	—	—	3,2	1,9	3,4	2,2	—	—	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-186	—	—	—	—	3,5	2,2	3,7	2,1	3,7	2,2	—	—
	MLP 61-IV-11-189	—	—	—	—	2,9	1,7	3,5	2,2	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-191	—	—	—	—	—	—	3,6	1,7	—	—	—	—
	MLP 61-IV-11-192	—	—	—	—	3,7	2,3	4,1	2,3	—	2,3	—	—
	MLP 61-IV-11-207	—	—	3,8	2,2	3,9	2,4	—	—	—	—	—	—

Tabla II.4: Dimensiones (en mm) comparadas de especímenes referidos a *Propachyrucos*. Las medidas de *Pr. ameghinorum* se tomaron de Simpson (1945b) y las de *Propachyrucos* cf. *Pr. smithwoodwardi* de Cerdeño y Reguero (2015). Las cifras en negrita indican valores aproximados. La asignación taxonómica sigue la indicada en la colección del museo; ver texto para su asignación actual. **Abreviaturas:** **A**, máxima anchura preservada; **d**, derecha; **i**, izquierda; **L**, máxima longitud preservada; **Le**, lectotipo; **Pa**, paralectotipo. Acrónimos institucionales en Tomo I, sección 4.2.

Taxón	Especímen	C		P1		P2		P3		P4		M1		M2		M3	
		L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A
<i>Pr. ameghinorum</i>	AMNH 29574 (H)	—	—	3,3	2,7	4,7	3,9	4,8	3,9	4,7	4,0	5,6	4,6	5,4	4,1	6,0	3,4
<i>Pr. cf. Pr. smithwoodwardi</i>	MCNAM-PV 4189	—	—	—	—	—	—	—	—	4,7	4,0	6,3	4,4	5,7	4,1	5,4	3,6
	MCNAM-PV 4654	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,0	4,0	5,2	4,3	—	—
Taxón	Especímen	L	^c A	L	^{p1} A	L	^{p2} A	L	^{p3} A	L	^{p4} A	L	^{m1} A	L	^{m2} A	L	^{m3} A
<i>'Pr. aequilatus'</i>	MACN A 52-454 (H)	—	—	—	—	—	—	—	—	4,8	2,4	5,2	2,4	5,2	2,4	6,4	2,3
<i>'Pr. ameghinorum'</i>	AMNH 29574 (H)	—	—	—	—	5,0	2,5	4,9	2,6	4,9	2,6	5,4	2,9	5,5	2,8	7,5	2,5
<i>'Pr. crassus'</i>	MACN A 52-448 (Le)	2,8	1,6	5,5	2,7	6,7	3,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 52-449 (Pa)	2,4*	1,5*	6,8	2,9	6,4	3,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>'Pr. robustus'</i>	MLP 12-3161 (H)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,5	3,3	—	—	—	—
<i>Pr. smithwoodwardi</i>	MACN A 52-451 (H)	1,6*	1,3*	2,6*	1,6*	3,1	1,7	3,7	2,2	3,9	2,3	4,5	2,4	4,6	2,3	5,2	2,2
	MACN A 52-452	—	—	—	—	—	—	3,6	2,2	3,7	2,2	4,3	2,4	4,4	2,4	—	—
	MACN A 52-453	—	—	—	—	3,3	1,8	—	—	—	—	4,1	2,2	—	—	—	—
<i>'Pr. simpsoni'</i>	AMNH 29604 i	2,0*	1,3*	2,2*	1,5*	4,3	2,5	4,6	2,7	4,7	2,7	5,6	2,9	5,7	2,8	7,1	2,5
	AMNH 29604 d	—	—	2,2*	1,4*	4,2	2,6	4,5	2,7	4,8	2,9	5,5	2,8	5,9	2,8	7,1	2,4
<i>'Pr. cf. Pr. smithwoodwardi'</i>	MCNAM-PV 3960	—	—	—	—	—	—	5,3	3,0	5,4	3,1	6,5	3,0	6,6	3,2	—	—
	MCNAM-PV 3962	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,5	2,7	5,0	2,5	7,0	2,5
	MCNAM-PV 3964	—	—	—	—	3,8	2,2	3,7	2,6	4,2	2,6	—	—	4,6	2,6	6,2	2,4
	MCNAM-PV 4190	—	—	—	—	—	—	4,6	2,4	4,5	2,6	5,2	2,7	5,8	2,5	—	—
	MCNAM-PV 4223	—	—	—	—	3,3	1,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

MCNAM- PV 4642	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,5	3,7
MCNAM- PV 4711	—	—	—	—	4,2	2,1	4,8	2,5	5,2	2,8	—	—	—	—	—	—	—
MCNAM- PV 4793	—	—	—	—	3,7	2,0	3,7	2,6	3,8	2,8	—	—	—	—	—	—	—
MCNAM- PV 4805	—	—	—	—	—	—	3,7	2,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabla II.5: Dimensiones (en mm) comparadas de los especímenes referidos a *Prosotherium*. Las cifras en negrita indican valores aproximados. Los valores marcados con * fueron medidos sobre el alvéolo y en MACN A 52-461 corresponden a los alvéolos de los dientes deciduos. La asignación taxonómica sigue la indicada en la colección del museo; ver texto para su asignación actual. **Abreviaturas:** **A**, máxima anchura preservada; **d**, derecho; **H**, holotipo; **i**, izquierda; **L**, máxima longitud preservada; **Le**, lectotipo; **Pa**, paralectotipo. Acrónimos institucionales en Tomo I, sección 4.2.

Taxón	Especimen	C		P1		P2		P3		P4		M1		M2		M3	
		L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A
<i>P. garzoni</i>	ACM 3731 i	—	—	—	2,3	5,0	3,1	5,4	3,4	4,9	3,5	6,4	4,6	6,0	4,3	5,7	3,8
	ACM 3731 d	—	—	3,2	2,5	4,9	3,1	5,2	3,3	5,0	3,8	6,2	4,4	5,8	4,2	5,6	3,9
	AMNH 14154 i	—	—	—	—	4,5	3,1	5,1	3,5	—	—	6,1	4,2	5,8	3,8	5,9	3,2
	AMNH 14154 d	—	—	3,2	2,4	4,6	3,2	5,0	3,7	5,1	3,9	6,1	4,4	6,2	4,2	6,1	3,2
	AMNH 29608	—	—	—	3,0	4,0	3,3	4,4	4,0	5,9	5,0	6,0	4,3	6,2	3,9	6,0	3,9
	MACN A 52-455 (Le) i	—	—	3,4	2,5	5,4	3,1	5,7	3,5	—	—	6,2	4,7	5,7	4,4	5,6	3,8
	MACN A 52-455 (Le) d	—	—	3,3	2,6	5,7	3,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 52-458	—	—	3,4	2,4	6,1	2,8	6,1	3,1	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 52-465 (H)	—	—	4,6	3,0	5,6	3,6	6,4	4,5	6,6	4,7	6,7	5,0	6,5	4,7	7,1	4,3
	MACN A 52-468	—	—	—	—	4,4	2,9	4,7	3,1	5,1	3,7	6,4	4,8	—	—	—	—
<i>'P. triangulidens'</i>	MACN A 52-464 (H)	—	—	4,1	3,4	5,3	3,9	5,4	4,1	6,0	4,2	6,4	4,2	6,3	3,6	7,0	3,5
<i>Prosotherium</i> sp.	MLP 79-XII-18-38	—	—	—	—	4,4	3,4	5,4	4,0	—	—	—	—	—	—	—	—
	MLP 93-XI-21-54g	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,5	5,1	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,2	5,1	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,0	3,5	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	—	—	6,5	3,1	—	—	—	—	—	—

Taxón	Especimen	c		p1		p2		p3		p4		m1		m2		m3	
		L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A
<i>P. garzoni</i>	ACM 37311	—	—	1,7*	1,3*	4,8	2,9	5,4	3,0	5,7	3,1	6,2	3,1	6,3	3,3	7,5	3,0
	ACM 3731 d	—	—	1,9*	1,5*	4,9	2,8	5,5	2,9	5,6	3,0	6,4	3,2	6,5	3,5	7,6	2,9
	AMNH 14154	—	—	—	—	—	—	5,1	2,5	5,2	2,6	5,7	2,7	—	—	—	—
	AMNH 29608	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,0	3,9	7,8	3,4
	MACN A 52-456 (Pa)	—	—	—	—	4,5	2,7	4,6	2,9	5,4	2,9	—	—	5,5	2,8	7,1	2,7
	MACN A 52-459	—	—	—	—	4,7	2,8	5,3	2,8	5,4	3,0	6,0	2,8	6,2	3,2	—	3,1
	MACN A 52-460	—	—	—	—	—	—	4,6	3,1	4,8	3,1	5,6	3,1	5,6	3,1	6,9	2,7
	MACN A 52-461 i	0,7*	0,7*	1,7*	1,4*	4,1	2,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MACN A 52-461 d	0,7*	0,7*	1,6*	1,4*	5,0*	3,0*	4,8	2,7	5,0	2,7	6,1	3,1	6,1	3,2	—	—
	MACN A 52-463	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,9	3,5	6,0	3,3	—
' <i>P. quartum</i> '	MACN A 52-467 (H)	—	—	2,2*	1,5*	4,4*	3,3*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
' <i>P. triangulidens</i> '	MACN A 52-466	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,1	2,9
<i>Prosotherium</i> sp.	MPEF-PV 5753 i	—	—	—	—	4,9	2,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	MPEF-PV 5753 d	—	—	—	—	4,7	2,1	4,5	2,3	4,7	1,9	—	2,3	5,8	2,2	—	—
	MPEF-PV 5754	—	—	—	—	4,7	2,7	4,9	2,7	5,2	2,8	—	—	—	—	—	—
	MPEF-PV 5755	—	—	—	—	4,7	2,7	5,5	3,5	5,6	2,6	—	—	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,1	2,9	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,2	3,2	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,0	2,9	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	5,0	2,7	—	—	—	—	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	4,9	2,8	—	—	—	—	—	—	—	—
	MPEF-PV 5761	—	—	—	—	—	—	5,1	2,7	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabla II.6: Longitud (en mm) del trigónido y el talónido de especímenes referidos a *Propachyrucos* y *Prosotherium*. La asignación taxonómica sigue la indicada en la colección del museo; ver texto para su asignación actual. **Abreviaturas:** **d**, derecha; **i**, izquierda. Acrónimos institucionales en Tomo I, sección 4.2.

Taxón	Espécimen	Diente	Trigónido	Talónido
<i>Propachyrucos smithwoodwardi</i>	MACN A 52-451	p3	1,9	1,6
		p4	1,9	2,0
		m1	2,0	2,5
		m2	2,3	2,4
	MACN A 52-452	p3	2,0	1,6
		p4	1,7	2,0
		m1	1,9	2,4
		m2	1,9	2,5
' <i>Propachyrucos aequilatus</i> '	MACN A 52-454	p4	2,7	2,1
		m1	2,6	2,5
		m2	2,6	2,6
' <i>Propachyrucos</i> ' <i>crassus</i>	MACN A 52-448	p3	3,2	3,6
' <i>Propachyrucos depressus</i> '	MLP 12-2915a	p3 i	2,0	2,1
		p4 i	1,8	2,1
		m1 d	1,7	1,9
		m2 d	1,6	1,8
' <i>Propachyrucos medianus</i> '	MLP 12-3160	p3	1,7	2,4
		p4	1,9	2,4
' <i>Propachyrucos robustus</i> '	MLP 12-3161	m1	3,1	4,4
' <i>Propachyrucos simpsoni</i> '	AMNH 29604 i	p3	2,5	2,0
		p4	2,4	2,3
		m1	2,7	2,8
		m2	2,8	2,8
	AMNH 29604 d	p3	2,6	1,9
		p4	2,6	2,2
		m1	2,4	3,1
		m2	2,4	3,5
' <i>Propachyrucos</i> ' sp.	MLP 12-2889a	m1	1,6	2,5
		m2	1,7	2,5
	MLP 59-II-26-91	p4	1,8	2,4
	MLP 61-IV-11-186	p4	1,6	1,9
		m1	1,7	2,0
		m2	1,6	2,1
	MLP 61-IV-11-192	p4	1,65	2,05
		m1	1,8	2,3
	MLP 61-IV-11-207	p3	2,0	1,8
		p4	1,8	2,1

<i>Prosotherium garzoni</i>	AMC 3731 i	p3	3,1	2,3
		p4	3,2	2,5
		m1	3,4	2,8
		m2	3,6	2,7
	AMC 3731 d	p3	3,15	2,35
		p4	3,2	2,4
		m1	3,65	2,75
		m2	3,4	3,1
	AMNH 14154	p3	2,5	2,0
		p4	2,6	2,3
		m1	2,8	—
	MACN A 52-456	p3	2,7	1,9
		p4	3,0	2,4
		m2	2,6	2,9
	MACN A 52-459	p3	2,7	2,6
		p4	2,8	2,6
		m1	3,0	3,0
		m2	2,85	3,05
	MACN A 52-460	p3	2,7	1,9
		p4	2,7	2,1
m1		2,8	2,8	
m2		2,95	2,65	
MACN A 52-461	p3	2,65	2,15	
	p4	2,7	2,3	
	m1	3,05	3,05	
	m2	3,0	3,1	
<i>Prosotherium sp.</i>	MPEF-PV 5753	p3	2,3	2,1
		p4	2,25	2,45
		m2	3,2	2,4
	MPEF-PV 5754	p3	2,7	2,2
		p4	2,9	2,3
	MPEF-PV 5755	p3	2,8	2,7
		p4	2,85	2,75
	MPEF-PV 5761 (lote de dientes)	p3	2,75	2,25
		p3	2,6	2,3
		p3	2,8	2,3
m1		2,9	3,2	
m1		3,0	3,2	
	m1	2,9	3,2	

Tabla II.7: Matriz de taxones y caracteres utilizados en el análisis filogenético. A, [01];

B, [12]; -, no aplicable; ?, dato faltante.

Carácter \ Taxón	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	<i>Archaeohyrax suniensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	?	0	0
<i>Archaeohyrax patagonicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0
<i>Trachytherus spegazzinianus</i>	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	2	1	0	0	1	0
<i>Trachytherus alloxus</i>	1	0	1	0	?	0	0	?	1	0	2	1	0	?	0	0
<i>Mesotherium cristatum</i>	1	1	1	1	?	?	-	0	0	?	?	?	1	?	0	?
<i>Prohegetotherium sculptum</i>	0	?	0	0	1	?	0	0	0	1	2	1	?	?	?	?
<i>Prohegetotherium schiaffinoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	A	2	1	1	1	0	1
<i>Prohegetotherium malalhuense</i>	0	?	?	0	?	?	1	0	1	1	2	1	?	1	0	1
<i>Sallatherium altiplanense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	0	0
<i>Prosotherium garzoni</i>	0	1	1	0	?	1	0	2	0	0	2	0	?	1	1	0
<i>Propachyrucos smithwoodwardi</i>	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	0
<i>Medistylus dorsatus</i>	1	0	1	0	?	1	0	2	0	0	2	0	?	?	?	?
<i>Hegetotherium mirabile</i>	0	0	0	0	0	1	A	0	1	A	2	B	0	1	A	1
<i>Hegetotherium novum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	?	?	?	?
<i>Hegetotherium cerdasensis</i>	0	?	0	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?	1	0	1
<i>Hemihegetotherium achataleptum</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	3	0	1	1	0	0
<i>Hemihegetotherium trilobus</i>	1	0	0	0	1	1	A	0	1	A	3	0	1	1	1	0
<i>Hemihegetotherium tantillum</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1	A	2	0	?	1	1	1
<i>Hemihegetotherium torresi</i>	1	0	?	0	1	?	1	0	1	1	3	0	1	1	0	0
<i>Hegetotheriopsis sulcatus</i>	0	0	0	0	0	?	0	1	0	1	2	0	?	A	0	0
<i>Pachyrukhos moyanoi</i>	0	1	1	1	-	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	A
<i>Pachyrukhos politus</i>	0	1	1	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1
<i>Paedotherium typicum</i>	1	1	1	1	-	1	0	0	1	0	1	0	1	1	2	0
<i>Paedotherium minor</i>	1	1	1	1	-	1	0	0	1	0	2	0	1	1	2	0
<i>Paedotherium bonaerense</i>	1	1	1	1	-	1	1	0	2	0	1	0	1	1	2	0
<i>Paedotherium kakai</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0
<i>Tremacyllus impressus</i>	1	1	1	1	-	1	A	0	2	A	1	0	1	1	1	0

Taxón \ Carácter																	
	16	17	18	19	20	21	21	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
<i>Archaeohyrax suniensis</i>	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	A	0	
<i>Archaeohyrax patagonicus</i>	0	0	1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	
<i>Trachytherus spegazzinianus</i>	3	0	?	0	0	0	3	0	2	1	1	1	0	1	?	0	
<i>Trachytherus alloxus</i>	3	0	1	0	0	0	3	0	1	1	2	1	0	1	1	0	
<i>Mesotherium cristatum</i>	?	2	0	2	1	3	3	1	-	2	2	1	0	?	?	0	
<i>Prohegetotherium sculptum</i>	?	1	?	2	1	1	0	?	?	?	?	1	1	1	?	?	
<i>Prohegetotherium schiaffinoi</i>	1	A	1	2	1	1	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1	
<i>Prohegetotherium malalhuense</i>	2	1	?	2	1	1	0	?	?	?	?	1	1	0	?	1	
<i>Sallatherium altiplanense</i>	1	1	1	2	2	2	1	0	1	0	1	0	1	1	A	1	
<i>Prosotherium garzoni</i>	3	1	1	0	1	1	2	0	1	0	2	0	1	0	0	2	
<i>Propachyrucos smithwoodwardi</i>	3	1	?	0	?	?	?	0	1	1	1	?	1	?	1	2	
<i>Medistylus dorsatus</i>	?	1	1	0	1	1	2	?	?	?	2	1	1	0	?	?	
<i>Hegetotherium mirabile</i>	1	1	A	2	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	1	B	
<i>Hegetotherium novum</i>	?	1	?	2	0	0	0	?	?	?	1	0	1	1	?	?	
<i>Hegetotherium cerdasensis</i>	1	1	?	2	1	1	?	0	2	0	1	?	?	?	?	1	
<i>Hemihegetotherium achataleptum</i>	0	1	1	2	1	2	1	0	B	0	1	0	1	1	1	B	
<i>Hemihegetotherium trilobus</i>	0	1	2	2	2	2	1	0	0	1	1	0	1	1	0	B	
<i>Hemihegetotherium tantillum</i>	0	1	2	2	0	0	0	0	2	A	0	?	?	1	1	B	
<i>Hemihegetotherium torresi</i>	0	1	?	2	1	0	0	0	2	2	0	0	1	0	1	1	
<i>Hegetotheriopsis sulcatus</i>	3	1	?	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	
<i>Pachyrukhos moyanoi</i>	A	1	1	2	0	0	0	0	A	1	2	0	1	0	A	2	
<i>Pachyrukhos politus</i>	0	1	?	2	?	?	?	0	A	1	2	?	?	?	2	2	
<i>Paedotherium typicum</i>	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	2	
<i>Paedotherium minor</i>	0	2	1	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0	2	
<i>Paedotherium bonaerense</i>	0	2	1	2	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	2	
<i>Paedotherium kakai</i>	0	2	?	2	?	?	?	0	?	0	?	?	1	?	?	2	
<i>Tremacyllus impressus</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	1	A	2	0	1	A	A	?	

Taxón	Carácter																
	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	
<i>Archaeohyrax suniensis</i>	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	?	?	
<i>Archaeohyrax patagonicus</i>	0	0	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	?	?	
<i>Trachytherus spegazzinianus</i>	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Trachytherus alloxus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	
<i>Mesotherium cristatum</i>	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Prohegetotherium sculptum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	2	?	?	?	?	
<i>Prohegetotherium schiaffinoi</i>	0	0	?	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	0	1	?	
<i>Prohegetotherium malalhuense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Sallatherium altiplanense</i>	?	0	0	?	?	?	?	1	1	0	?	?	0	?	?	?	
<i>Prosotherium garzoni</i>	0	0	?	1	1	?	0	1	0	1	?	1	1	?	0	0	
<i>Propachyrucos smithwoodwardi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Medistylus dorsatus</i>	0	0	1	2	?	1	?	1	0	1	?	1	?	?	?	?	
<i>Hegetotherium mirabile</i>	0	0	0	1	0	A	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Hegetotherium novum</i>	0	0	?	?	?	?	?	1	1	?	?	0	?	?	?	?	
<i>Hegetotherium cerdasensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Hemihegetotherium achataleptum</i>	?	0	?	?	0	2	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	
<i>Hemihegetotherium trilobus</i>	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	?	
<i>Hemihegetotherium tantillum</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	0	?	?	?	
<i>Hemihegetotherium torresi</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	
<i>Hegetotheriopsis sulcatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	0	0	?	?	?	
<i>Pachyrukhos moyanoi</i>	1	0	1	2	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	2	0	
<i>Pachyrukhos politus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Paedotherium typicum</i>	0	0	1	2	1	2	1	2	0	1	0	1	1	1	2	1	
<i>Paedotherium minor</i>	0	0	1	2	1	?	1	2	0	1	0	1	1	1	2	1	
<i>Paedotherium bonaerense</i>	0	0	1	2	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	2	1	
<i>Paedotherium kakai</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Tremacyllus impressus</i>	1	1	1	2	1	2	1	2	0	1	0	1	1	1	2	1	

Tabla II.8: Distribución de los taxones estudiados por área y su correspondiente Edad Mamífero Sudamericana (EMS). **Abreviaturas:** **Chapad**, Chapalmalense; **Chasi**, Chasiquense; **Huay**, Huayqueriense; **Marpl**, Marplatense; **Mont**, Montehermosense.

Taxón	Área	EMS
<i>Archaeohyrax patagonicus</i>	A	Deseadense
<i>Prohegetotherium sculptum</i>	A	Deseadense
<i>Prohegetotherium schiaffinoi</i>	BCDG	Deseadense-Santacruzense
<i>Prohegetotherium malalhuense</i>	B	Deseadense
<i>Sallatherium altiplanense</i>	D	Deseadense
<i>Prosotherium garzoni</i>	AB	Deseadense
<i>Propachyrucos smithwoodwardi</i>	A	Deseadense
<i>Medistylus dorsatus</i>	A	Deseadense
<i>Hegetotherium mirabile</i>	EF	Santacruzense-Colloncureense
<i>Hegetotherium novum</i>	A	Colhuehuapense
<i>Hegetotherium cerdasensis</i>	H	Colloncureense
<i>Hemihegetotherium achataleptum</i>	GH	Chasiquense–Huayqueriense
<i>Hemihegetotherium trilobus</i>	H	Laventaense
<i>Hemihegetotherium tantillum</i>	E	Colloncureense
<i>Hemihegetotherium torresi</i>	GI	Chasiquense
<i>Hegetotheriopsis sulcatus</i>	AE	Colhuehuapense
<i>Pachyrukhos moyani</i>	EF	Santacruzense-Colloncureense
<i>Pachyrukhos politus</i>	A	Colhuehuapense
<i>Paedotherium typicum</i>	GIJ	Huay.-Mont.-Chapad.-Marpl.
<i>Paedotherium minor</i>	GI	Chasiquense-Huayqueriense
<i>Paedotherium bonaerense</i>	IJ	Mont.-Chapad.-Marpl.
<i>Paedotherium kakai</i>	H	Huayqueriense
<i>Tremacyllus impressus</i>	GHIJ	Chasi.- Huay.-Mont.-Chapad.-Marpl.

Tabla II.9: Matriz de eventos, ruta de eventos y probabilidades para cada nodo, obtenidos mediante el análisis Bayesiano (BBM) en RASP 4.2. La comilla simple en la columna ‘ruta del evento’ indica los eventos dispersivos considerados como válidos, los cuales están indicados entre paréntesis en la columna ‘Dispersión’. **Abreviaturas:** **D**, dispersión; **V**, vicarianza; **E**, extinción; **Simp**, simpatría; **Prob**, probabilidad.

Nodo	Matriz de eventos				Ruta de eventos	Prob.
	D	V	E	Simp.		
24	7 (6)	3	0	A: 1 B: 1	A'→A'^B'→A'B'C'D'G'H'^B'→A BCD G B H	0,4059
25	1 (0)	0	0	H: 1	GH→G'H'^H'→GH H	0,4991
26	2 (2)	0	0	G: 1	G→G^G'→G'H'I'^G→GI GH	0,3026
27	2 (1)	1	0	0	E'→E'G'→E G	0,5122
28	1 (1)	0	0	E: 1	E→E^E'→E'F'^E→EF E	0,6627
29	2 (1)	1	0	0	A'→A'E'→E A	0,1080
30	2 (1)	1	0	0	A'→A'D'→D A	0,1681
31	1 (1)	0	0	A: 1	A→A^A'→A'B'^A'→AB A	0,9656
32	4 (3)	2	0	A: 1	A'→A'E'F'H'→EF A H	0,8362
33	2 (0)	0	0	I: 1 J: 1	GIJ→G'I'J'^I'^J'→GIJ IJ	0,5007
34	3 (1)	0	0	I: 1	GI→G'I'^G'^I'→G'I'J'^G'I'→GI GIJ	0,2371
35	4 (2)	0	0	G: 1 I: 1	GI→G'I'^G'^I'→G'H'I'J'^G'^I'→GHIJ GHI	0,1108
36	3 (2)	1	0	0	A'→A'G'I'→GI A	0,1619
37	0	0	0	A: 1	A→A^A→A A	0,7777
38	0	0	0	A: 1	A→A^A→A A	0,9661
39	2 (1)	0	0	A: 2	A→A^A^A^A'→A'E'^A^A^A→A AE A	0,9542
40	0	0	0	A: 1	A→A^A→A A	0,4378
41	0	0	0	A: 1	A→A^A→A A	0,9063
Total	36 (22)	9	0	18		

Tabla II.10: Estimación del área ancestral para la familia Hegetotheriidae (nodo 40), utilizando el Análisis del Área Ancestral Ponderada (Hausdorf, 1998). **Abreviaturas:** **PGP**, Pasos Ganados Ponderados; **PPP**, Pasos Perdidos Ponderados; **IP**, Índice de Probabilidad.

Área	PGP	PPP	IP	Normalizado
A	2	2,12	0,94	1
B	0,7	3,11	0,23	0,24
C	0,25	2,58	0,10	0,11
D	0,75	2,08	0,36	0,38
E	1,12	2,65	0,42	0,45
F	0,42	3,20	0,13	0,14
G	1	3,75	0,27	0,29
H	0,67	3,96	0,17	0,18
I	0,37	3,23	0,12	0,13
J	0,31	2,92	0,11	0,12

Tabla II.11: Estimación del área ancestral para la subfamilia Pachyrukhinae (nodo 38), utilizando el Análisis del Área Ancestral Ponderada (Hausdorf, 1998). **Abreviaturas:** **PGP**, Pasos Ganados Ponderados; **PPP**, Pasos Perdidos Ponderados; **IP**, Índice de Probabilidad.

Área	PGP	PPP	IP	Normalizado
A	1,75	0,83	2,11	1
B	0,33	1,83	0,18	0,09
E	0,25	2,33	0,11	0,05
F	0,25	2,33	0,11	0,05
G	0,62	2	0,31	0,15
H	0,50	2,25	0,22	0,10
I	0,33	1,83	0,18	0,09
J	0,45	2,03	0,22	0,10

Tabla II.12: Estimación del área ancestral para la subfamilia Hegetotheriinae (nodo 30), utilizando el Análisis del Área Ancestral Ponderada (Hausdorf, 1998).

Abreviaturas: **PGP**, Pasos Ganados Ponderados; **PPP**, Pasos Perdidos Ponderados; **IP**, Índice de Probabilidad.

Área	PGP	PPP	IP	Normalizado
A	0,33	2,49	0,13	0,15
B	0,66	2,16	0,31	0,35
C	0,33	2,49	0,13	0,15
D	1,33	1,49	0,89	1
E	0,58	1,75	0,33	0,37
F	0,33	1,83	0,18	0,20
G	0,70	2,74	0,25	0,28
H	0,53	2,77	0,19	0,21
I	0,2	2,28	0,09	0,10

Tabla II.13: Resultados obtenidos con RASP 4.2, indicados en la sección Información Global (*Global Information*).

Dispersiones entre áreas	Especiación dentro de las áreas	Dispersiones			
		área	desde	hacia	dentro
A→B: 3	A: 8	A	15	0	8
A→C: 1	B: 1	B	0	3	1
A→D: 2	E: 1	C	0	1	0
A→E: 3	G: 3	D	0	2	0
A→F: 1	H: 1	E	2	3	1
A→G: 2	I: 3	F	0	2	0
A→H: 2	J: 1	G	3,5	3	3
A→I: 1		H	0	4	1
E→F: 1		I	1,5	2	3
E→G: 1		J	0	2	1
G→H: 1,5					
G→I: 1					
G→J: 1					
I→H: 0,5					
I→J: 1					

INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA

Información suplementaria II.1.-Especímenes revisados en este estudio y las principales referencias de cada especie, incluidas en el Tomo I, Capítulo IX. Acrónimos institucionales incluidos en Tomo I, sección 4.2.

Getogetherium tournoueri: MACN A 11196 holotipo (Ameghino, 1903–1904).

Hegetotheriidae: MPEF-PV 1330; 1343.

Hemihegetotherium achataleptum: MACN PV 8491 holotipo; MACN PV 8156 (holotipo de *Hm. robustum*); MACN PV 8197 (holotipo *Hm. gracile*); MACN PV 8198 (holotipo de *Hm. affine*); MLP 57-X-10-95 (holotipo de *Hm. lazai*); MMH-MCH 86-7-7; 87-09-05 (Rovereto, 1914; Cerdeño y Montalvo, 2002; Croft y Anaya, 2006; Vera, 2019; Sostillo *et al.*, en prensa).

Hemihegetotherium tantillum (Vera, 2019).

Hemihegetotherium torresi: MLP 27-VIII-1-1 holotipo; MLP 55-IV-28-6; 55-IV-28-8; 60-VI-18-1–60-VI-18-2; 76-VI-12-25; 76-VI-12-93; MMH-CH 82-04-9; 82-04-10; 82-04-14; 82-04-20; 82-04-26; 82-04-29; 88-06-73; 88-06-74 (Cabrera y Kraglievich, 1931; Cerdeño y Montalvo, 2002; Croft y Anaya, 2006; Vera, 2019; Sostillo *et al.*, en prensa).

Hemihegetotherium trilobus (Croft y Anaya, 2006).

Hemihegetotherium sp.: MLP 65-VIII-29-97; 70-IV-30-2; 70-IV-30-3; 76-VI-12-22.

Hegetotheriopsis sulcatus: MACN PV CH-2015 (holotipo); MACN PV CH-2012; CH-2014 (Kramarz y Paz, 2013; Kramarz y Bond, 2017).

Hegetotherium anceps: MACN A 1747; MACN A 3336–3337 holotipo; MACN A 3338–3343; 9947 (Ameghino, 1891b; Sinclair, 1909).

Hegetotherium andinum: MLP 12-2914a holotipo (Roth, 1899).

Hegetotherium cerdasensis (Croft *et al.*, 2016).

Hegetotherium convexum: MACN A 1745 holotipo; MACN A 1746; 3333–3335; 9932; 9934–9941; 9943 (Ameghino, 1891a; Sinclair, 1909).

Hegetotherium costatum: MACN A 3347–3348 holotipo; MACN A 3349–3369; 5797–5798 (Ameghino, 1891c; Sinclair, 1909).

Hegetotherium cuneatum: MACN A 3344–3346 catalogados como tipos, pero solo 3344 y 3345 se consideran sintipos; MACN A 9948–9951 (Ameghino, 1891c; Sinclair, 1909).

Hegetotherium minum: MACN A 3370 holotipo; MACN A 3371–3383; 9952–9955 (Ameghino, 1894a; Sinclair, 1909).

Hegetotherium mirabile: MACN A 631–632 holotipo; MACN A 1743–1744; 3322–3326; 9894–9913; MACN CH 2016; MLP 12-1805–12-1806; 12-2105; 12-2648–12-2649; 12-2655; 12-2740; 12-2774; 12-2802; 12-2842; 12-2887b; 12-2888a; MLP 90-XII-24-35; 90-XII-24-37a; MLP 91-IV-1-69; 92-V-10-119e; MPEF-PV 1337 (Ameghino, 1887b, 1889; Sinclair, 1909).

Hegetotherium novum: MACN PV 11749 holotipo; MACN PV 11750–11751 (Bordas, 1939; Kramarz y Bond, 2017).

Hegetotherium sp.: MLP 79-XII-17-2.

Hegetotherium sp.: MACN A 1728; 3397–3399; 11198; 11206; MACN PV 14534; MACN PV 18509; MLP 12-2910a; 12-2651; 12-2654; 12-2699; 12-2781; 52-X-3-60; 63-XII-20-3; 67-IX-9-1; 71-X-10-13; 75-II-5-40; 76-IX-1-16; 92-V-10-107; 92-XI-16-15; MPEF-PV 1616; 1644.

Hegetotherium strigatum: MACN A 536–539, lote catalogado como sintipos, pero solo el fragmento mandibular izquierdo con p3–m3 se reconoce como el espécimen originalmente descrito por Ameghino y considerado como el holotipo de la especie; MACN A 1734–1742; 3327–3332; 9914–9930; MLP 12-2019; 12-2106–12-2107; 12-2784; 12-2824 (Ameghino 1887b, 1889; Sinclair 1909).

Medistylus dorsatus: MACN A 52-488 holotipo; MLP 93-XI-21-19; MPEF-PV 693 (fotografías) (Reguero *et al.*, 2007).

Pachyrukhos absis: MACN A 325; MACN A 326–327 reinterpretados como sintipos, mientras que MACN A 3313 se descarta como tal; MACN A 9959–9960; 9962 (Ameghino, 1889; Sinclair, 1909).

Pachyrukhos moyani: El material tipo debería estar en el MLP, pero actualmente se encuentra perdido. MACN A 259–261; 272–276; 279–296; 319–321; 330–335; 9957–9958; MLP 12-1922–12-1924; 12-1926; 12-1930–12-1934; 12-1959; 12-1962; 12-1964; 12-1966–12-1968; 12-1971; 12-1985–12-1988; 12-1989–12-1991; 12-1996; 12-1998; 12-2007; 12-2017–12-2018; 12-2036; 12-2042; 12-2044; 12-2075; 12-2077–12-2078; 12-2086–12-2087; 12-2103; 12-2108; 12-2110–12-2115; 12-2117–12-2118; 12-2120–12-2121; 12-2123–12-2125; 12-2136; 12-2138; 12-2141–12-2142; 12-2145–12-2146; 12-2148–12-2149; 12-2151; 12-2156; 12-2158; 12-2163; 12-2166; 12-2735; 12-2738; 12-2749; 12-2830; 63-XII-20-17; 74-II-1-6; 91-IX-2-180a, c; 91-IX-2-181; 91-IX-4-27i, k; 92-V-10-103; 92-V-10-115a; 92-V-10-117a, m, q, u, x, aa–ac; 92-V-10-119c, s, z, ag,

aj, an, av; 92-XI-18-28; 92-XI-18-30a–b (Ameghino, 1885, 1887b, 1889; Sinclair, 1909).

Pachyrukhos naevius: MACN A 278 holotipo; MACN A 328–329 (Ameghino, 1889; Sinclair, 1909).

Pachyrukhos politus: MACN A 52-438 (= MACN A 12441) lectotipo; MACN A 52-439 (= MACN A 12442) paralectotipo; MACN A 52-440 (= MACN A 12443); MACN A 52-441 (= MACN A 12444); MLP 82-V-2-107; 85-VII-3-28 (Ameghino, 1902).

Pachyrukhos teres: MACN A 277, 297 y 3308 se reconocen como sintipos, mientras que MACN A 262 se descarta como tal; MACN 1257–1260; 3304–3307; 3309–3312; MLP 12-1971; 12-2127; 12-2137; 12-2152; 12-2162; 12-2164 (Ameghino, 1889; Sinclair, 1909).

Pachyrukhos trivius: MACN A 322–323; MACN A 324 se reconoce como sintipo; MLP 12-2000; 12-2002; 12-2007; 12-2013; 12-2015–12-2016; 12-2020–12-2021 (Ameghino, 1889; Sinclair, 1909).

Pachyrukhos sp.: MACN A 88–100; 298–318; 3314–3320; 9963–9976; 11199; MLP 12-1411; 12-1417; 12-1421; 12-1422; 12-2003; 12-2014; 12-2166; 12-2647; 12-2674; 12-2782; 12-2852; 12- 2861; 12-2878–12-2879; 52-IX-30-87; 59-II-25-12; 61-IV-16-20–23; 61-IV-16-34; 63-XII-20-37; 66-V-8-16–17; 68-I-16-2; 73-VII-6-4; 73-VII-6-4e; 74-II-1-3; 74-II-1-5; 74-II-1-7; 74-II-1-13; 77-V-4-3; 82-V-2-23a, c–d; 83-III-2-3; 90-XII-24-33; 91-V-1-110; 91-IX-2-180b, d–f, h–i; 91-IX-4-27g–h, l–m; 92-V-10-115b; 92-V-10-117b–g, j–l, n, p, r–t, w, y–z, ae–aj; 92-V-10-119b, d, f–k, m–o, q–r, t, w, ab, ad, aq–ap, as, au; 92-XI-18-29; MPEF-PV 1642–1643.

Pachyrukhos sp. 1: MLP 74-II-1-12; 91-IX-4-27a–d; 92-V-10-117x; 92-V-10-119p, ar; MLP 92-XI-18-30b.

Paedotherium bonaerense: MACN A 1184 holotipo; MACN A 1674–1675 (holotipo de *Pd. ictus*); MACN A 1676, 11170; MMH-FMH 77-06-01–77-06-02; 77-06-16; 78-04-05; 78-04-07; 81-11-06; 81-11-08; 79-06-02; 79-06-08; 79-06-10; 80-09-04–80-09-05; 80-09-09; 81-03-10; 82-03-07; 82-03-12; 83-06-06; 84-01-08–84-01-09; 84-01-26; 84-01-31; 85-02-09; 85-02-14; 85-04-135; 85-12-14; 85-12-21; 86-04-08; 86-04-22; MMH-QEQ 03-06-08; 04-06-02 (Cerdeño y Bond, 1998; Ercoli *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018).

Paedotherium minor: MLP 29–IX-1-116 holotipo; MLP 29-IX-1-152 (holotipo *Pd. affine*); MMH-CH 82-04-12; 82-04-23–82-04-25; 82-04-57; 84-04-57; 84-04-68; 85-04-43; MMH-MCM 85-07-72; 85-07-74; 85-07-87; 85-07-104–85-07-106; 86-07-58; 86-

07-66; 87-09-40; 87-09-48–87-09-50 (Cerdeño y Bond, 1998; Ercoli *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018; Sostillo *et al.*, en prensa).

Paedotherium typicum: MACN A 518–519; 10269; MLP 12-1782 lectotipo; MLP 1783–12-1788; MMH-FMH 78-04-04; 79-06-07; 80-09-01; 84-01-28–84-01-29; 85-12-25; 85-12-44 (Cerdeño y Bond, 1998; Ercoli *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018).

Prohegetotherium malalhuense: MCNAM-PV 3848 (Cerdeño y Reguero, 2015).

Prohegetotherium sculptum: MACN A 52-443 lectotipo, MACN A 52-444 paralectotipo (= MACN A 12446–12447) (Ameghino, 1897; Kramarz y Bond, 2017).

Propachyrucos aequilatus: MACN A 52-454 holotipo (Ameghino, 1901; Loomis, 1914; Simpson, 1945b; Chaffee, 1952; Reguero, 1999).

Propachyrucos ameghinorum (Simpson, 1945b; Chaffee, 1952; Reguero, 1999).

Propachyrucos crassus: MACN A 52-448–52-450 sintipos (Ameghino, 1897; Loomis, 1914; Simpson, 1945b; Reguero, 1999; Reguero y Cerdeño, 2005; Kramarz y Bond, 2017).

Propachyrucos depressus: MLP 12-2915a sintipos (Roth, 1899).

Propachyrucos medianus: MLP 12-3160 sintipos (Roth, 1899).

Propachyrucos robustus: MLP 12-3161 holotipo (Roth, 1899).

Propachyrucos schiaffinoi: MACN PV 16609 (holotipo de *Ethegotherium carettei*); MNHN-DV 186 (fotografías) (Kraglievich, 1932; Simpson, 1945b; Reguero, 1999; Reguero y Cerdeño, 2005; Cerdeño y Reguero, 2015).

Propachyrucos simpsoni: AMNH 29604 (copia) holotipo (Chaffee, 1952; Reguero, 1999).

Propachyrucos cf. *Pr. smithwoodwardi*: MCNAM-PV 3960, 3962, 3964, 4189, 4190, 4223, 4642, 4654, 4711, 4793, 4805 (Cerdeño y Reguero, 2015).

Propachyrucos smithwoodwardi: MACN A 52-451 holotipo (= MACN A 12454) MACN A 52-452–52-453 (Ameghino, 1897).

Propachyrucos sp.: MLP 12-2889a; 59-II-26-91; 61-IV-11-139–61-IV-11-143; 61-IV-11-147–61-IV-11-149; 61-IV-11-151–61-IV-11-152; 61-IV-11-164–61-IV-11-165; 61-IV-11-186; 61-IV-11-189; 61-IV-11-191–61-IV-11-192; 61-IV-11-207; 61-IV-11-316–61-IV-11-317.

Prosotherium garzoni: ACM 3052, 3083, 3187, 3258, 3263, 3265, 3730–3731; AMNH 14154 (copia); MACN A 52-455 lectotipo; MACN A 52-456 paralectotipo; MACN A 52-457–52-461; MACN A 52-463: Reguero (1999) mencionó que Patterson (1952) consideró este espécimen como *Propachyrucos crassus* basado en una etiqueta escrita a

mano por Ameghino, pero Reguero incluyó este espécimen en *Prohegetotherium sculptum*; sin embargo, siguiendo a la interpretación de Kramarz y Bond (2017) sobre *Ph. sculptum*, no hay ningún espécimen de *Ph. sculptum* ni de *Propachyrucos crassus* para comparar. Basado en el tamaño y la morfología de los lóbulos, se considera MACN A 52-463 como *Pt. garzoni* (Ameghino, 1897; Loomis, 1914; Simpson, 1945b; Chaffee, 1952; Reguero, 1999; Reguero *et al.*, 2007; Cerdeño y Reguero, 2015; Kramarz y Bond, 2017; Seoane *et al.*, 2019).

Prosotherium quartum: MACN A 52-462 lectotipo, pero identificado como MACN A 52-467, el cual corresponde a *Pt. triangulidens* (Ameghino, 1901; Loomis, 1914; Reguero, 1999).

Prosotherium robustum: MACN A 52-465 holotipo; MACN A 52-468 (Ameghino, 1897; Loomis, 1914; Reguero, 1999).

Prosotherium triangulidens: MACN A 52-464 holotipo; MACN A 52-466–52-467 (Ameghino, 1897; Loomis, 1914; Reguero, 1999).

Prosotherium sp.: MACN A 52-469; MLP 79-XII-18-38, 93-XI-21-54g; MPEF-PV 5753–5755, 5761.

Selatherium pachymorphum: MACN A 3384 reinterpretado como sintipo; MACN A 3388; 9956; 11178 interpretado como sintipos (Ameghino 1894a; Sinclair 1909).

Selatherium remissum (Ameghino, 1894a; Sinclair, 1909).

Selatherium sp.: MACN A 11179; 11181.

Tegeotherium burmeisteri: MACN PV 2540 (Ameghino, 1903–1904).

Tremacyllus impressus: MACN A 1377 lectotipo, MACN A 1672–1673, 1668–1669; 11171 (holotipo de *T. chapalmalensis*); MMH-FMH 84-01-15; 85-01-01; 85-12-17 (Cerdeño y Bond, 1998; Ercoli *et al.*, 2018; Vera y Ercoli, 2018; Sostillo *et al.*, 2018; Sostillo *et al.*, en prensa).

Información suplementaria II.2.-Análisis estadístico de *Hegetotherium*: Cada tabla corresponde a un análisis estadístico diferente (P3–M3 y p3–m2). Los especímenes indicados con * son datos duplicados, necesarios para realizar el análisis. Las cifras en negrita son diferencias significativas.

Taxón	Espécimen	Longitud del P3
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 3336 d	6,0
	MACN A 3336 i	6,3
	MACN A 3342	5,4
	MACN A 9947d	6,3
	MACN A 9947 i	6,1
' <i>H. andinum</i> '	MLP 12-2914a	5,7
	MLP 12-2914a*	5,6
	MLP 12-2914a*	5,8
<i>H. cerdasensis</i>	UATF-V 000856 d	4,4
	UATF-V 000856 i	4,3
' <i>H. convexum</i> '	MACN A 3333	5,5
	MACN A 3335	5,2
<i>H. mirabile</i>	MACN A 632	5,4
	MACN A 1743	5,3
	MACN A 9895 d	6,0
	MACN A 9895 i	6,1
	MACN A 9910 d	6,1
	MACN A 9910 i	6,1
	MACN A 9911	5,9
	MLP 12-1805	5,3
	MLP 12-2649	5,4
	MPEF-PV 1337 d	5,5
	MPEF-PV 1337 i	5,3
	YPM 15542	6,0
	<i>H. novum</i>	MACN-PV 11749 d
MACN-PV 11749 i		6,4
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 9914 i	5,9
	MLP 12-2019	5,1
' <i>S. pachymorphum</i> '	MACN A 9956	5,6
	MACN A 9956*	5,7
	MACN A 9956*	5,5

	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p
(igual)					
Entre grupos:	5,60474	7	0,800677	7,793	7,36E-05
Dentro grupos:	2,363	23	0,102739		
Total:	7,96774	30		Permutación	p
(n=99999)				0,00029	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0.0009521

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0.003569

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	' <i>H. anceps</i> '	' <i>H. andinum</i> '	<i>H. cerdasensis</i>	' <i>H. convexum</i> '	<i>H. mirabile</i>	<i>H. novum</i>	' <i>H. strigatum</i> '	' <i>S. pachymorphum</i> '
' <i>H. anceps</i> '		0,8626	5,63E-05	0,2449	0,5794	0,7437	0,5402	0,6298
' <i>H. andinum</i> '	1,933		0,002604	0,925	1	0,2196	0,9967	0,9999
<i>H. cerdasensis</i>	8,807	6,525		0,0767	0,000302	2,66E-05	0,0282	0,005856
' <i>H. convexum</i> '	3,533	1,692	4,412		0,8345	0,03971	0,9997	0,9874
<i>H. mirabile</i>	2,652	6,07E-15	7,799	2,022		0,08597	0,9903	0,9996
<i>H. novum</i>	2,268	3,625	9,265	4,853	4,333		0,1049	0,1176
' <i>H. strigatum</i> '	2,742	0,9666	5,074	0,6618	1,155	4,192		1
' <i>S. pachymorphum</i> '	2,537	0,5404	6,042	1,208	0,6835	4,108	0,4833	

Taxón	Espécimen	Longitud del P4
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 3336 d	6,7
	MACN A 3336 i	6,5
	MACN A 3341	6,6
	MACN A 3342	6,4
	MACN A 9947 i	6,7
' <i>H. andinum</i> '	MLP 12-2914a d	6,8
	MLP 12-2914a i	6,6
<i>H. cerdasensis</i>	UATF-V 000856 i	5,6
	UATF-V 000856 i*	5,5
	UATF-V 000856 i*	5,7
' <i>H. convexum</i> '	MACN A 3333	6,3
	MACN A 3335	6,1
	MACN A 9932	6,5
' <i>H. costatum</i> '	MACN A 3347	6,2
	MACN A 3349-69	6,3
<i>H. mirabile</i>	MACN A 632	6,3
	MACN A 9895 d	6,8
	MACN A 9895 i	6,8
	MACN A 9910 d	6,7
	MACN A 9910 i	6,9
	MACN A 9911	6,3
	MLP 12-1805	6,2
	MLP 12-2649	6,0
	MPEF-PV 1337 d	6,1
	MPEF-PV 1337 i	6,2
	YPM 15542	6,5
<i>H. novum</i>	MACN A 11749 d	6,7
	MACN A 11479 i	7
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 536-539	6,4
	MACN A 1741	6,0
	MACN A 1742	6,4
	MACN A 9914 i	6,6
	MACN A 12-2019	6,3
' <i>S. pachymorphum</i> '	MACN A 9956	6,4
	MACN A 9956*	6,5
	MACN A 9956*	6,3

Entre grupos:	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
0,0001104	2,7676	8	0,34595	6,418	
Dentro grupos:	1,45545	27	0,0539057		
Total:	4,22306	35		Permutación	p
(n=99999)				0,00026	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,02015
Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,3278

Prueba de comparación múltiple de Tukey
 Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>'H. anceps'</i>	<i>'H. andinum'</i>	<i>H. cerdasensis</i>	<i>'H. convexum'</i>	<i>'H. costatum'</i>	<i>H. mirabile</i>	<i>H. novum</i>	<i>'H. strigatum'</i>	<i>'S. pachymorphum'</i>
<i>'H. anceps'</i>		0,9993	0,000116	0,7689	0,7421	0,9609	0,892	0,7782	0,9751
<i>'H. andinum'</i>	0,8736		0,000538	0,6275	0,5953	0,8562	0,9991	0,6488	0,8821
<i>H. cerdasensis</i>	8,174	7,34		0,02351	0,09505	0,0002217	0,000085	0,004511	0,006486
<i>'H. convexum'</i>	2,335	2,669	5,222		1	0,991	0,2346	1	0,9998
<i>'H. costatum'</i>	2,402	2,741	4,337	0,3336			0,9774	0,9999	0,9982
<i>H. mirabile</i>	1,622	2,089	7,821	1,275	1,477		0,3667	0,9969	1
<i>H. novum</i>	1,966	0,9137	8,341	3,67	3,655	3,278		0,2224	0,4795
<i>'H. strigatum'</i>	2,311	2,621	6,172	0,3336	0,6552	1,088	3,713		1
<i>'S. pachymorphum'</i>	1,501	2,002	5,968	7,46E-01	1,001	0,3401	3,003	0,5004	

Taxón	Espécimen	Longitud del M1
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 3336 d	7,5
	MACN A 3336 i	7,6
	MACN A 3341	7,4
	MACN A 3342	7,5
	MACN A 9947 i	8,1
' <i>H. andinum</i> '	MLP 12-2914a d	8,1
	MLP 12-2914a i	8,0
' <i>H. convexum</i> '	MACN A 3333	7,2
	MACN A 3335	7,3
	MACN A 9932	7,2
' <i>H. costatum</i> '	MACN A 3347	7,7
	MACN A 3349-69	7,3
	MACN A 3349-69	7,3
<i>H. mirabile</i>	MACN A 632	7,7
	MACN A 9895 d	7,9
	MACN A 9895 i	7,9
	MACN A 9910 i	7,7
	MACN A 9911	7,5
	MLP 12-1805	7,3
	MLP 12-2649	7,5
	MLP 12-2802	7,1
	MLP 12-2842	7,2
	MPEF-PV 1337 d	7
YPM 15542	8	
<i>H. novum</i>	MACN A 11749 d	8,7
	MACN A 11479 i	8,8
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 536-539	7,4
	MACN A 1742	7,4
	MACN A 9914 d	7,2
	MACN A 9914 i	7,3
' <i>S. pachymorphum</i> '	MACN A 9956	7,3
	MACN A 9956*	7,4
	MACN A 9956*	7,2

	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Entre grupos:	4,09935	7	0,585621	8,643	2,21E-05
Dentro grupos:	1,69398	25	0,0677594		
Total:	5,79333	32		Permutación	p
(n=99999)				0,00022	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,03919
Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,1641

Prueba de comparación múltiple de Tukey
 Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>'H. anceps'</i>	<i>'H. andinum'</i>	<i>'H. convexum'</i>	<i>'H. costatum'</i>	<i>H. mirabile</i>	<i>H. novum</i>	<i>'H. strigatum'</i>	<i>'S. pachymorphum'</i>
<i>'H. anceps'</i>		0,5171	0,5891	0,9366	0,9974	0,000527	0,6936	0,6973
<i>H. andinum</i>	2,792		0,0504	0,1582	0,198	0,1723	0,0599	0,06815
<i>'H. convexum'</i>	2,629	4,662		0,9981	0,7808	3,83E-05	1	1
<i>'H. costatum'</i>	1,637	3,868	0,8872		0,9942	0,0001537	0,9999	0,9997
<i>H. mirabile</i>	0,934	3,694	2,174			5,30E-05	0,8784	0,8745
<i>H. novum</i>	7,338	3,803	8,828	8,034	8,642		3,16E-05	5,41E-05
<i>'H. strigatum'</i>	2,389	4,548	0,4149	0,5335	1,882	8,94		1
<i>'S. pachymorphum'</i>	2,381	4,464	0,2218	0,6654	1,896	8,63	0,1778	

Taxón	Espécimen	Longitud del M2
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 3336 d	7,3
	MACN A 3336 i	6,8
	MACN A 3341	7,1
	MACN A 3342	7,0
' <i>H. andinum</i> '	MLP 12-2914a d	7,3
	MLP 12-2914a i	7,4
' <i>H. convexum</i> '	MACN A 3333	6,6
	MACN A 9932	6,8
' <i>H. costatum</i> '	MACN A 3347	7,2
	MACN A 3349-69	7,2
	MACN A 3349-69	6,4
	MACN A 3349-69	6,8
	MACN A 3349-69	7,1
	MACN A 3349-69	7,2
<i>H. mirabile</i>	MACN A 632	7,3
	MACN A 9895 i	7,2
	MACN A 9910 d	7,1
	MACN A 9910 i	7,3
	MACN A 9911	7,6
	MLP 12-1805	7,2
	MLP 12-2649	7,1
	MLP 12-2655	7,3
	MLP 12-2774	7,0
	MLP 12-2802	6,9
	MLP 12-2842	6,6
	MLP 12-2888a	7,3
	MPEF-PV 1337 d	6,5
	YPM 15542	7,0
<i>H. novum</i>	MACN A 11749 d	8,6
	MACN A 11479 i	8,2
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 536-539	6,5
	MACN A 1742	7,1
	MACN A 9914 d	7,0
	MACN A 9914 i	7,0
' <i>S. pachymorphum</i> '	MACN A 9956	7,1
	MACN A 9956*	7,2
	MACN A 9956*	7,0

Entre grupos:	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Dentro grupos:	4,06694	7	0,580991	8,01	2,05E-05
Total:	2,10333	29	0,0725287		
(n=99999)	6,17027	36		Permutación	p
				1,09E-03	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,5678

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,8769

Prueba de comparación múltiple de Tukey
 Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>'H. anceps'</i>	<i>'H. andinum'</i>	<i>'H. convexum'</i>	<i>'H. costatum'</i>	<i>H. mirabile</i>	<i>H. novum</i>	<i>'H. strigatum'</i>	<i>'S. pachymorphum'</i>
<i>'H. anceps'</i>		0,8966	0,8009	0,9999	1	7,04E-05	0,9925	1
<i>H. andinum</i>	1,819		0,2725	0,7069	0,9167	0,01079	0,5431	0,968
<i>'H. convexum'</i>	2,122	3,413		0,8958	0,5209	1,71E-05	0,9876	0,7308
<i>'H. costatum'</i>	0,5423	2,358	1,822		0,9849	1,21E-05	0,9997	0,9984
<i>H. mirabile</i>	0,4631	1,737	2,779	1,256		1,41E-05	0,8877	1
<i>H. novum</i>	8,186	5,514	8,927	9,111	9,031		1,24E-05	2,73E-04
<i>'H. strigatum'</i>	1,114	2,729	1,213	0,6779	1,852	9,095		0,9749
<i>'S. pachymorphum'</i>	0,3438	1,438	2,301	0,8664	7,33E-15	7,478	1,375	

Taxón	Espécimen	Longitud del M3
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 1747 i	6,5
	MACN A 3336 d	6,3
	MACN A 3336 i	6,5
	MACN A 3341	6,8
	MACN A 3342	7,0
' <i>H. andinum</i> '	MLP 12-2914a d	7,4
	MLP 12-2914a i	7,4
	MLP 12-2914a*	7,3
	MLP 12-2914a*	7,5
' <i>H. convexum</i> '	MACN A 1745 d	6,5
	MACN A 9932	6,2
' <i>H. costatum</i> '	MACN A 3347	6,2
	MACN A 3349-69	7,0
	MACN A 3349-69	7,0
	MACN A 3349-69	6,1
	MACN A 3349-69	7,1
	MACN A 3349-69	7,0
' <i>H. cuneatum</i> '	MACN A 9948	6,7
	MACN A 9948*	6,6
	MACN A 9948*	6,5
<i>H. mirabile</i>	MACN A 632	6,4
	MACN A 9895 i	7
	MACN A 9910 d	6,8
	MACN A 9910 i	6,4
	MACN A 9911	6,7
	MLP 12-1805	6,8
	MLP 12-2649	6,9
	MLP 12-2655	6,8
	MLP 12-2774	6,6
	MLP 12-2802	7,4
	MLP 12-2842	6,6
	MPEF-PV 1337 d	5,6
	YPM 15542	7,9
<i>H. novum</i>	MACN A 11749 d	6,5
	MACN A 11479 i	6,4
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 536-539	6,2
	MACN A 1742	6,6
	MACN A 9914 d	6,3
	MACN A 9914 i	6,1

Entre grupos:	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Dentro grupos:	3,08559	7	0,440799	2,721	0,02538
Total:	5,0221	31	0,162003		
	8,1076936	38		Permutación p (n=99999)	0,0251

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,2617

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,6355

Prueba de comparación múltiple de Tukey
 Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>'H. anceps'</i>	<i>'H. andinum'</i>	<i>'H. convexum'</i>	<i>'H. costatum'</i>	<i>'H. cuneatum'</i>	<i>H. mirabile</i>	<i>H. novum</i>	<i>'H. strigatum'</i>
<i>'H. anceps'</i>		0,1097	0,9918	0,9997	1	0,9973	0,999	0,9302
<i>H. cerdasensis</i>	4,085		0,08441	0,2067	0,1932	0,1387	0,152	0,01098
<i>'H. convexum'</i>	1,134	4,26		0,9355	0,997	0,8737	1	1
<i>'H. costatum'</i>	0,6576	3,629	1,65		0,9997	1	0,987	0,7067
<i>'H. cuneatum'</i>	0,09622	3,68	0,9622	0,6625		0,9982	0,999	0,9746
<i>H. mirabile</i>	0,945	3,923	1,904	0,2008	0,8861		0,967	0,4945
<i>H. novum</i>	0,7139	3,854	0,3514	1,219	0,5773	1,441		0,9998
<i>'H. strigatum'</i>	1,676	5,466	0,2029	2,359	1,38	2,836	0,608	

Taxón	Espécimen	Longitud del p3
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 3337	5,5
	MACN A 3338	5,5
	MACN A 3339	5,1
	MACN A 3343	5,4
<i>H. cerdasensis</i>	UATF-V 1069	3,5
	UATF-V 1069*	3,6
	UATF-V 1069*	3,4
' <i>H. convexum</i> '	MACN A 9943	4,7
	MACN A 9943*	4,8
	MACN A 9943*	4,6
' <i>H. costatum</i> '	MACN A 3349-69	5,2
	MACN A 3349-69*	5,1
	MACN A 3349-69*	5,3
' <i>H. cuneatum</i> '	MACN A 3345	5,4
	MACN A 3345*	5,5
	MACN A 3345*	5,3
' <i>H. minum</i> '	MACN A 3370	5,1
	MACN A 3372	5,4
	MACN A 3373	5,1
	MACN A 3379	5,8
	MACN A 3380	5,0
	MACN A 3383	5,3
	MACN A 9952	5,2
	MACN A 9953	4,5
<i>H. mirabile</i>	MACN A 631	6,2
	MACN A 1744	5,5
	MACN A 3324	6,1
	MACN A 3325	6,0
	MLP 91-IV-1-69 d	5,8
	MLP 91-IV-1-69 i	5,8
	MLP 92-V-10-119e	5,1
YPM 15542	6,0	
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 536-539	5,5
	MACN A 1735	5,7
	MACN A 3327	5,5
	MACN A 3328	5,1
' <i>S. pachymorphum</i> '	MACN A 3384	5,6
	MACN A 3388	5,3
	MACN A 11178 i	5,6

Entre grupos:	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
10	13,1454	8	1,64318	21,4	2,06E-
Dentro grupos:	2,30125	30	0,0767083		
Total:	15,4467	38		Permutación p (n=99999)	
				1,00E-05	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,4457

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,5413

Prueba de comparación múltiple de Tukey
 Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>'H. anceps'</i>	<i>H. cerdasensis</i>	<i>'H. convexum'</i>	<i>'H. costatum'</i>	<i>'H. cuneatum'</i>	<i>'H. minum'</i>	<i>H. mirabile</i>	<i>'H. strigatum'</i>	<i>'S. pachymorphum'</i>
<i>'H. anceps'</i>		2,38E-08	0,06957	0,995	1	0,9549	0,2368	1	0,9995
<i>H. cerdasensis</i>	12,54		0,0002986	7,38E-07	7,55E-08	2,01E-08	9,79E-12	1,00E-08	2,50E-08
<i>'H. convexum'</i>	4,513	7,504		0,4243	0,0857 2	0,2567	5,32E-05	0,03069	0,03128
<i>'H. costatum'</i>	1,17	10,63	3,127		0,9922	1	0,05876	0,9543	0,9152
<i>'H. cuneatum'</i>	0,1671	11,88	4,378	1,251		0,9503	0,4309	1	0,9999
<i>'H. minum'</i>	1,668	12,63	3,583	0,1886	1,697		0,002029	0,7859	0,7223
<i>H. mirabile</i>	3,648	17,44	8,391	4,62	3,111	6,51		0,4688	0,7609
<i>'H. strigatum'</i>	0,5416	13,04	5,014	1,671	0,3343	2,293	3,023		1
<i>'S. pachymorphum'</i>	0,8357	12,51	5,003	1,876	0,6254	2,451	2,357	0,3343	

Taxón	Espécimen	Longitud del p4
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 3337	6,3
	MACN A 3339	6,4
<i>H. cerdasensis</i>	UATF-V 67	4,6
	UATF-V 856 d	4,4
	UATF-V 1069	4,5
' <i>H. convexum</i> '	MACN A 9943	5,7
	MACN A 9943*	5,6
	MACN A 9943*	5,8
' <i>H. costatum</i> '	MACN A 3349-69	6,0
	MACN A 3349-69*	6,1
	MACN A 3349-69*	5,9
' <i>H. cuneatum</i> '	MACN A 3345	6,1
	MACN A 3345*	6,2
	MACN A 3345*	6,0
' <i>H. minum</i> '	MACN A 3371	5,3
	MACN A 3374	5,8
	MACN A 3379	6,5
	MACN A 3380	5,0
	MACN A 3381	6,1
	MACN A 3382	6,2
	MACN A 3383	6,2
	MACN A 9952	5,4
	MACN A 9953	5,6
MACN A 9955	5,1	
<i>H. mirabile</i>	MACN A 631	7,0
	MACN A 3324	7,2
	MACN A 3325	7,2
	MACN A 3326	6,6
	MACN A 9912	6,2
	MLP 12-1806 d	6,6
	MLP 12-2740	6,1
	MLP 12-2887b	6,5
	MLP 91-IV-1-69 d	6,7
	MLP 91-IV-1-69 i	6,9
	MLP 92-V-10-119e	5,5
YPM 15542	6,6	
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 536-539	6,6
	MACN A 1735	6,4
	MACN A 3328	6,5
' <i>S. pachymorphum</i> '	MACN A 3388	6,1
	MACN A 11178 d	6,6
	MACN A 11178 i	6,5

Entre grupos:	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
07	14,3139	8	1,78924	11,08	1,95E-
Dentro grupos:	5,33017	33	0,16152		
Total:	19,644	41		Permutación p (n=99999)	
				1,00E-05	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,03871

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,04737

Prueba de comparación múltiple de Tukey
 Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal.

	<i>'H. anceps'</i>	<i>H. cerdasensis</i>	<i>'H. convexum'</i>	<i>'H. costatum'</i>	<i>'H. cuneatum'</i>	<i>'H. minum'</i>	<i>H. mirabile</i>	<i>'H. strigatum'</i>	<i>'S. pachymorphum'</i>
<i>'H. anceps'</i>		0,0002263	0,6993	0,9875	0,9987	0,5388	0,9965	1	1
<i>H. cerdasensis</i>	7,517		0,009907	0,0007969	0,0003333	5,77E-04	3,16E-08	9,82E-06	2,37E-05
<i>'H. convexum'</i>	2,506	5,603		0,9905	0,9464	1	0,03742	0,298	0,4696
<i>'H. costatum'</i>	1,349	6,896	1,293		1	0,9763	0,3816	0,8364	0,9464
<i>'H. cuneatum'</i>	0,9637	7,326	1,724	0,431		0,8754	0,6215	0,9464	0,9905
<i>'H. minum'</i>	2,862	7,056	0,1069	1,497	2,031		0,0004639	0,1134	0,2373
<i>H. mirabile</i>	1,113	11,95	4,861	3,225	2,68	7,164		1	0,9977
<i>'H. strigatum'</i>	0,5782	9,05	3,448	2,155	1,724	4,17	0,4997		1
<i>'S. pachymorphum'</i>	0,1927	8,619	3,017	1,724	1,293	3,635	1,045	0,431	

Taxón	Espécimen	Longitud del ml
' <i>G. tournoueri</i> '	MACN A 11196	6,6
	MACN A 11196*	6,5
	MACN A 11196*	6,7
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 3337	7,1
	MACN A 3339	7,0
<i>H. cerdasensis</i>	UATF-V 67	5,2
	UATF-V 856 d	5,2
	UATF-V 856 i	5,2
	UATF-V 1069	5,7
	GB Naz 42	4,9
	GB Naz 52	5,4
' <i>H. costatum</i> '	MACN A 3348	7,1
	MACN A 3349-69	7,3
	MACN A 3349-69	6,8
	MACN A 3349-69	7,8
	MACN A 3349-69	7,3
	MACN A 3349-69	7,2
	MACN A 5798	7,3
' <i>H. cuneatum</i> '	MACN A 3345	6,9
	MACN A 3345*	6,8
	MACN A 3345*	7,0
' <i>H. minum</i> '	MACN A 3370	6,3
	MACN A 3371	6,8
	MACN A 3374	7,0
	MACN A 3375	6,8
	MACN A 3377	6,9
	MACN A 3378	6,5
	MACN A 3379	7,1
	MACN A 3381	6,4
	MACN A 3382	7,1
	MACN A 3383	7,3
	MACN A 9952	6,8
	MACN A 9953	5,8
	MACN A 9954	6,0
MACN A 9955	6,4	
<i>H. mirabile</i>	MACN A 631	7,7
	MACN A 3323	7,1
	MACN A 3324	8,0
	MACN A 3326	6,9
	MACN A 9894 d	7,4
	MACN A 9912	6,8
	MLP 12-1806 d	7,2
	MLP 12-1806 i	7,5
	MLP 12-2648	7,5
	MLP 90-XII-24-35	7,5
	MLP 91-IV-1-69 d	6,8
YPM 15542	7,2	
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 536-539	7,6
	MACN A 1734	7,5
	MACN A 1735	7,4
	MACN A 3327	6,7
	MACN A 3328	7,1
	MACN A 3329	7,3
	MACN A 3330	6,8
	MACN A 3331	7,2
	MACN A 3332	7,1

' <i>S. pachymorphum</i> '	MACN A 3388	7,1
	MACN A 11178 d	7,2
	MACN A 11178 i	7,3

	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Entre grupos:	20,8288	8	2,6036	22,92	3,07E-14
Dentro grupos:	5,67865	50	0,113573		
Total:	26,5075	58			

Permutación p (n=99999)
1,00E-05

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,03768

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,1638

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	' <i>G. tournoueri</i> '	' <i>H. anceps</i> '	<i>H. cerdasensis</i>	' <i>H. costatum</i> '	' <i>H. cuneatum</i> '	' <i>H. minum</i> '	<i>H. mirabile</i>	' <i>H. strigatum</i> '	' <i>S. pachymorphum</i> '
' <i>G. tournoueri</i> '		0,8669	3,10E-05	0,1335	0,9731	1	0,05305	0,204	0,4336
' <i>H. anceps</i> '	2,069		1,35E-06	0,9973	0,9999	0,8301	0,9869	0,9998	0,9999
<i>H. cerdasensis</i>	7,913	9,165		0	3,54E-07	1,17E-09	0	0	3,93E-09
' <i>H. costatum</i> '	3,996	1,084	15,01		0,8332	0,009486	1	1	1
' <i>H. cuneatum</i> '	1,542	0,6895	9,693	2,172		0,9662	0,657	0,9309	0,9731
' <i>H. minum</i> '	0,3769	2,181	11,96	5,439	1,602		0,0003996	0,01477	0,242
<i>H. mirabile</i>	4,551	1,374	17,07	0,3781	2,6	6,857		0,9977	0,9999
' <i>H. strigatum</i> '	3,707	0,7456	15,3	0,5683	1,818	5,223	1,057		1
' <i>S. pachymorphum</i> '	3,084	0,6895	11,47	0,3475	1,542	3,581	0,6501	0,06994	

Taxón	Espécimen	Longitud del m2
' <i>G. tournoueri</i> '	MACN A 11196	6,9
	MACN A 11196*	6,8
	MACN A 11196*	7,0
' <i>H. anceps</i> '	MACN A 3337	7,1
	MACN A 3337*	7,0
	MACN A 3337*	7,2
<i>H. cerdasensis</i>	UATF-V 67	5,2
	UATF-V 838 i	5,3
	UATF-V 856 d	5,9
	UATF-V 856 i	6,0
	UATF-V 873 i	5,3
	UATF-V 1069	5,9
	GB Naz 42	5,3
	GB Naz 52	5,1
' <i>H. convexum</i> '	MACN A 9933	6,8
	MACN A 9943	6,6
' <i>H. costatum</i> '	MACN A 3348	7,3
	MACN A 3349-69	6,6
	MACN A 3349-69	6,9
	MACN A 3349-69	7,0
	MACN A 3349-69	6,8
	MACN A 3349-69	6,3
' <i>H. cuneatum</i> '	MACN A 3345	6,7
	MACN A 3345*	6,8
	MACN A 3345*	6,6
' <i>H. minum</i> '	MACN A 3371	6,6
	MACN A 3377	6,0
	MACN A 3381	6,4
	MACN A 3382	6,5
	MACN A 9952	6,8
	MACN A 9953	5,8
	MACN A 9954	5,8
	MACN A 9955	6,2
<i>H. mirabile</i>	MACN A 631	7,6
	MACN A 3323	7,2
	MACN A 3324	7,9
	MACN A 3326	6,7
	MACN A 9894 d	6,6
	MACN A 9894 i	7,1
	MACN A 9912	6,8
	MLP 12-1806 d	7,2
	MLP 12-1806 i	7,2
	MLP 12-2648	7,1
	MLP 12-2740	6,7
	MLP 90-XII-24-35	7,7
	MLP 90-XII-24-37a	7,3
	MLP 91-IV-1-69 d	6,7
YPM 15542	7,0	
' <i>H. strigatum</i> '	MACN A 536-539	7,3
	MACN A 1734	7,3
	MACN A 1735	7,4
	MACN A 3327	6,7
	MACN A 3328	7,2
	MACN A 3329	6,5
	MACN A 3330	6,5
	MACN A 3331	7,0

	MACN A 3332	7,0
	MLP 12-2784	7,1
	MLP 12-2824	7,0
' <i>S. pachymorphum</i> '	MACN A 3388	7,0
	MACN A 11178 d	7,1
	MACN A 11178 i	7,1

Entre grupos:	Suma de cuadrados 17,7721	df 9	Media cuadrática 1,97468	F 17,96	p (igual) 4,48E-
Dentro grupos:	5,71775	52	0,109957		
Total:	23,4898	61		Permutación p (n=99999) 1,00E-05	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,0575
 Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,229

Prueba de comparación múltiple de Tukey
 Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	' <i>G. tourno ueri</i> '	' <i>H. anceps</i> '	<i>H. cerdasensis</i>	' <i>H. convexum</i> '	' <i>H. costatum</i> '	' <i>H. cuneatum</i> '	' <i>H. minum</i> '	<i>H. mirabile</i>	' <i>H. strigatum</i> '	' <i>S. pachymorphum</i> '
' <i>G. tourno ueri</i> '		0,9991	3,49E-06	0,9996	1	0,9991	0,1502	0,9874	1	0,9998
' <i>H. anceps</i> '	1,045		1,36E-07	0,944	0,9677	0,8949	0,01565	1	1	1
<i>H. cerdasensis</i>	8,819	10,08		0,001139	5,96E-08	8,38E-05	0,001061	0	8,02E-12	2,33E-07
' <i>H. convexum</i> '	0,9344	1,869	6,474		1	1	0,8072	0,7999	0,9727	0,9672
' <i>H. costatum</i> '	0,5026	1,709	10,4	0,6094		1	0,08422	0,673	0,9837	0,9859
' <i>H. cuneatum</i> '	1,045	2,089	7,56	4,15E-15	0,7037		0,6369	0,6011	0,9252	0,9353
' <i>H. minum</i> '	4,016	5,276	6,504	2,36	4,376	2,756		1,14E-05	0,0005694	0,02379
<i>H. mirabile</i>	1,484	0,1349	15,78	2,38	2,678	2,832	8,353		0,9954	1
' <i>H. strigatum</i> '	0,6548	0,6548	13,77	1,664	1,541	1,964	6,769	1,289		1
' <i>S. pachymorphum</i> '	0,8706	0,1741	9,869	1,713	1,508	1,915	5,066	0,3596	0,4365	

Información suplementaria II.3.-Análisis estadístico de *Pachyrukhos*: Cada tabla corresponde a un análisis estadístico diferente (p2–m3). Los especímenes indicados con * son datos duplicados, necesarios para realizar el análisis. Las cifras en negrita son diferencias significativas.

Taxón	Especimen	Longitud del p2
<i>'P. absis'</i>	MACN A 325	2,7
	MACN A 326	2,7
	MACN A 327 d	2,5
	MACN A 327 i	2,8
	MACN A 3313	2,7
	MACN A 9959	2,9
	MACN A 9960	2,5
	MACN A 9962	2,7
<i>P. moyani</i>	MACN A 261	2,6
	MACN A 272-276	2,6
	MACN A 279-296 d	2,6
	MACN A 330-335 d	2,0
	MACN A 3314-3317 d	2,6
	MACN A 3314-3317 i	2,7
	MACN A 3314-3317 i	2,7
	MACN A 3314-3317 i	2,6
	MACN A 3314-3317 i	2,8
	MANC A 3318-3320 d	2,5
	MACN A 3318-3320 i	2,4
	MACN A 9958 d	2,6
	MACN A 9958 i	2,4
	MLP 12-2113	2,5
	MLP 12-2120	2,7
	MLP 12-2141	2,7
	MLP 12-2163	2,6
	MLP 92-V-10-115a d	2,1
	MLP 92-V-10-117a d	2,0
	MLP 92-V-10-117m	1,7
MLP 92-V-10-117u	1,8	
MLP 92-V-10-117ab	1,6	
MLP 92-V-10-117ac	2,0	
MLP 92-V-10-119c	2,0	
YPM 15743	3,0	
<i>'P. naevius'</i>	MACN A 278	2,4
	MACN A 329	2,7
<i>P. politus</i>	MACN A 52-438	4,0
	MACN A 52-439	4,3
	MLP 82-V- 2-107	4,2
	MLP 85-VII-3-28	4,4
<i>'P. teres'</i>	MACN A 262	2,4
	MACN A 277	2,6
	MACN A 3305	2,2
	MACN A 3306	2,2
	MACN A 3311	2,6
	MACN A 3312	2,5

	MLP 12-2162	2,3
' <i>P. trivius</i> '	MACN A 322	2,4
	MACN A 323	2,5
	MACN A 324	2,4
	MLP 12-2002	2,7
	MACN A 9966-9976	2,1
<i>P. sp.</i>	MACN A 11199	2,4
	MLP 74-II- 1-5	1,9
	MLP 77-V- 4-3	1,6
	MLP 91-IX-4-27a i	3,9
<i>P. sp. 1</i>	MLP 92-V-10-119ar	3,2
	MLP 92-XI-18-30b	3,3

Entre grupos:	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
14	15,7221	7	2,24601	24,31	6,65E-
Dentro grupos:	4,52632	49	0,0923738		
Total:	20,2484	56		Permutación p (n=99999)	1,00E-05

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,009793

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,466

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	' <i>P. absis</i> '	<i>P. moyani</i>	' <i>P. naevius</i> '	<i>P. politus</i>	' <i>P. teres</i> '	' <i>P. trivius</i> '	<i>P. sp.</i>	<i>P. sp. 1</i>
' <i>P. absis</i> '		0,2674	0,9991	2,11E-09	0,6049	0,9711	0,01203	0,009198
<i>P. moyani</i>	3,385		0,9964	0	1	0,9977	0,2667	1,32E-05
' <i>P. naevius</i> '	0,8093	1		1,73E-06	0,9985	1	0,4357	0,03505
<i>P. politus</i>	11,68	15,84	9		1,89E-11	4,79E-09	0	0,0386
' <i>P. teres</i> '	2,585	0,08705	0,8705	13,55		0,9995	0,4294	1,48E-04
' <i>P. trivius</i> '	1,425	0,9332	0,2686	11,35	0,7424		0,3006	0,002956
<i>P. sp.</i>	5,224	3,387	2,955	14,64	2,969	3,29		2,03E-06
<i>P. sp. 1</i>	5,355	8,184	4,672	4,62	7,192	5,889	8,935	

Taxón	Espécimen	Longitud del p3
' <i>P. absis</i> '	MACN A 325	3,4
	MACN A 326	3,3
	MACN A 327 d	3,0
	MACN A 3313	3,3
	MACN A 9959	3,3
	MACN A 9960	3,1
	MACN A 9962	3,3
<i>P. moyani</i>	MACN A 259	3,4
	MACN A 261	3,4
	MACN A 272-276	3,2
	MACN A 272-276	3,1
	MACN A 279-296 d	3,4
	MACN A 330-335 d	3,1
	MACN A 330-335 d	3,1
	MACN A 330-335 d	3,1
	MACN A 3314-3317 d	3,3
	MACN A 3314-3317 i	3,2
	MACN A 3314-3317 i	3,4
	MACN A 3314-3317 i	3,3
	MACN A 3314-3317 i	3,0
	MACN A 3318-3320 d	2,8
	MACN A 3318-3320 i	3,2
	MACN A 3318-3320 i	3,1
	MACN A 9958 d	3,3
	MACN A 9958 i	3,2
	MLP 12-1926	3,2
	MLP 12-1932	3,0
	MLP 12-1985	3,4
	MLP 12-1996	3,5
	MLP 12-2036	3,7
	MLP 12-2110	2,9
	MLP 12-2113	3,1
	MLP 12-2120	3,1
	MLP 12-2123	3,2
	MLP 12-2141	3,3
	MLP 12-2158	2,8
	MLP 12-2163	3,2
	MLP 12-2735	3,2
	MLP 12-2830	2,7
	MLP 74-II-1-6	2,8
	MLP 91-IX-2-180a i	2,7
	MLP 91-IX-4-27i d	2,7
	MLP 91-IX-4-27i i	2,5
	MLP 91-IX-4-27k	3,4
	MLP 92-V-10-115a d	2,7
	MLP 92-V-10-117a d	2,4
	MLP 92-V-10-117m	2,6
	MLP 92-V-10-117q	2,5
	MLP 92-V-10-117u	2,7
MLP 92-V-10-117ab	2,3	
MLP 92-V-10-119c	2,8	
MLP 92-V-10-119s	2,7	
MLP 92-XI-18-30a	3,3	
YPM 15743	3,5	
' <i>P. naevius</i> '	MACN A 278	3,0
	MACN A 328	3,4
	MACN A 329	3,4

<i>P. politus</i>	MACN A 52-438	3,7
	MACN A 52-439	3,6
	MLP 82-V- 2-107	3,8
	MLP 85-VII-3-28	3,9
' <i>P. teres</i> '	MACN A 262	2,9
	MACN A 277	3,2
	MACN A 1257-1260	3,3
	MACN A 3305	3,2
	MACN A 3306	3,1
	MACN A 3307	3,3
	MACN A 3308	3,1
	MACN A 3309	2,9
	MACN A 3310	3,3
	MACN A 3311	3,1
	MACN A 3312	2,8
	MACN A 2137	3,3
	MLP 12-2162	3,2
	' <i>P. trivius</i> '	MACN A 322
MACN A 323		3,3
MACN A 324		3,1
MLP 12-2000		2,7
MLP 12-2002		3,3
<i>P. sp.</i>	MACN A 9966-9976	2,4
	MACN A 11199	4,0
	MLP 12-2647	3,4
	MLP 12-2674	3,3
	MLP 52-IX-30-87	3,2
	MLP 63-XII-20-37	3,5
	MLP 74-II- 1-5	2,8
	MLP 74-V- 4-3	2,5
	MLP 83-III-2-3	3,2
	MLP 91-IX-2-180h	3,1
	MLP 92-V-10-117r	2,6
	MLP 92-V-10-117ag	2,3
	MLP 92-V-10-119b	2,6
	MLP 92-V-10-119j d	2,3
	MLP 92-V-10-119q	2,7
	MLP 92-V-10-119w	2,7
	MLP 92-V-10-119ad	2,8
MPEF-PV 1642	2,8	
MPEF-PV 1643	2,7	
<i>P. sp. 1</i>	MLP 91-IX-4-27a d	4,7
	MLP 91-IX-4-27a i	4,2
	MLP 92-V-10-119p	4
	MLP 92-XI-18-30b	3,8

	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Entre grupos:	7,42722	7	1,06103	10,1	2,31E-09
Dentro grupos:	9,85592	94	0,105063		
Total:	17,3031	101			
				Permutación p (n=99999)	1,00E-05

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,00435

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,04455

Prueba de comparación múltiple de Tukey
 Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	' <i>P.</i> <i>absis</i> '	<i>P.</i> <i>moyani</i>	' <i>P.</i> <i>naevius</i> '	<i>P.</i> <i>politus</i>	' <i>P.</i> <i>teres</i> '	' <i>P.</i> <i>trivius</i> '	<i>P.</i> sp.	<i>P.</i> sp. 1
' <i>P.</i> <i>absis</i> '		0,8341	1	0,2099	0,9956	0,9994	0,2232	0,0003578
<i>P.</i> <i>moyani</i>	2,043		0,954	0,001961	0,9945	0,9991	0,5828	5,49E-08
' <i>P.</i> <i>naevius</i> '	0,1505	1,564		0,5192	0,9979	0,9994	0,5725	0,00925
<i>P.</i> <i>politus</i>	3,53	5,837	2,761		0,02535	0,106	1,42E-04	0,5852
' <i>P.</i> <i>teres</i> '	1,043	1,08	0,9257	4,725		1	0,4429	4,98E-06
' <i>P.</i> <i>trivius</i> '	0,7664	0,8052	0,7568	3,967	0,07653		0,785	0,0001838
<i>P.</i> sp.	3,487	2,627	2,649	6,825	2,925	2,175		4,39E-09
<i>P.</i> sp. 1	6,489	9,397	5,189	2,622	7,968	6,732	10,2	

Taxón	Espécimen	Longitud del p4
<i>P. absis</i>	MACN A 325	3,8
	MACN A 326	3,4
	MACN A 3313	3,6
	MACN A 9959	3,5
	MACN A 9960	3,3
	MACN A 9962	3,9
<i>P. moyani</i>	MACN A 259	3,7
	MACN A 261	3,7
	MACN A 272-276	3,5
	MACN A 272-276	3,4
	MACN A 330-335 d	3,5
	MACN A 330-335 i	3,8
	MACN A 330-335 d	3,2
	MACN A 330-335 d	3,6
	MACN A 3314-3317 d	3,7
	MACN A 3314-3317 i	3,6
	MACN A 3314-3317 i	3,6
	MACN A 3314-3317 i	3,5
	MACN A 3314-3317 i	3,3
	MACN A 3318-3320 d	3,4
	MACN A 3318-3320 i	3,5
	MACN A 3318-3320 i	3,3
	MACN A 9958 d	3,7
	MACN A 9958 i	3,6
	MLP 12-1922	3,5
	MLP 12-1923	3,6
	MLP 12-1926	3,5
	MLP 12-1932	3,3
	MLP 12-1959	3,5
	MLP 12-1985	3,7
	MLP 12-1996	3,7
	MLP 12-2036	3,6
	MLP 12-2042	3,7
	MLP 12-2044	3,5
	MLP 12-2110	3,5
	MLP 12-2111	3,6
	MLP 12-2113	3,6
	MLP 12-2120	3,5
	MLP 12-2123	3,6
	MLP 12-2141	3,4
	MLP 12-2149	3,6
	MLP 12-2156	3,6
	MLP 12-2158	3,3
	MLP 12-2166	3,5
	MLP 12-2735	3,5
	MLP 12-2830	3,1
	MLP 74-II-1-6	3,3
MLP 91-IX-2-180a i	3,5	
MLP 91-IX-2-181	3,4	
MLP 91-IX-4-27i d	3,3	
MLP 91-IX-4-27i i	3,5	
MLP 91-IX-4-27k	3,7	
MLP 92-V-10-115a d	3,1	
MLP 92-V-10-117a d	3,2	
MLP 92-V-10-117a i	3,4	
MLP 92-V-10-117m	3,2	
MLP 92-V-10-117q	2,7	

	MLP 92-V-10-117u	3,4
	MLP 92-V-10-119c	3,4
	MLP 92-V-10-119s	2,8
	MLP 92-V-10-119ag	2,9
	MLP 92-XI-18-30a	3,4
	YPM 15743	3,8
<i>'P. naevius'</i>	MACN A 278	3,4
	MACN A 328	3,7
	MACN A 329	3,6
<i>P. politus</i>	MACN A 52-438	3,8
	MACN A 52-439	3,8
	MLP 82-V- 2-107	3,9
<i>'P. teres'</i>	MACN A 262	3,1
	MACN A 3304	3,9
	MACN A 3305	3,6
	MACN A 3306	3,5
	MACN A 3307	3,3
	MACN A 3308	3,6
	MACN A 3309	3,2
	MACN A 3310	3,6
	MLP 12-2137	3,8
	MLP 12-2152	3,4
<i>'P. trivius'</i>	MACN A 322	3,7
	MACN A 323	3,7
	MACN A 324	3,3
	MLP 12-2000	3,1
	MLP 12-2007	3,7
<i>P. sp.</i>	MACN A 9966-9976	2,9
	MACN A 11199	4,1
	MLP 12-2647	3,6
	MLP 12-2674	3,6
	MLP 12-2861	3,6
	MLP 52-IX-30-87	3,5
	MLP 68-I-16-2	3,6
	MLP 74-II- 1-3	3,3
	MLP 74-II- 1-5	3,3
	MLP 74-V- 4-3	3,1
	MLP 82-V-2-23a	3,7
	MLP 83-III-2-3	3,5
	MLP 91-IX-2-180b	3,1
	MLP 91-IX-4-271	4,1
	MLP 92-V-10-117h	2,8
	MLP 92-V-10-117j	3,4
	MLP 92-V-10-117n	2,9
	MLP 92-V-10-117t	2,8
	MLP 92-V-10-117ah	3,1
	MLP 92-V-10-119b	3,5
	MLP 92-V-10-119f	3,2
	MLP 92-V-10-119g	3,4
	MLP 92-V-10-119j d	3,1
	MLP 92-V-10-119k	3,2
	MLP 92-V-10-119m	3,1
	MLP 92-V-10-119q	2,9
	MLP 92-V-10-119t	3,1
MLP 92-V-10-119w	3,3	
MLP 92-V-10-119ab	3,7	
MLP 92-V-10-119ad	3,0	

	MLP 92-V-10-119as	3,3
	MLP 92-XI-18-29	3,4
	MPEF-PV 1642	3,4
	MPEF-PV 1643	3,4
	MPEF-PV 1643	3,5
<i>P. sp. 1</i>	MLP 91-IX-4-27a d	4,7
	MLP 91-IX-4-27a i	4,5
	MLP 92-XI-18-30b	4,1

Entre grupos:	Suma de cuadrados 4,00874	df 7	Media cuadrática 0,572677	F 8,391	p (igual) 3,01E-08
Dentro grupos:	7,78011	144	0,0682466		
Total:	11,7889	121		Permutación p (n=99999)	1,00E-05

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,189

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,2545

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	' <i>P. absis</i> '	<i>P. moyani</i>	' <i>P. naevius</i> '	<i>P. politus</i>	' <i>P. teres</i> '	' <i>P. trivius</i> '	<i>P. sp.</i>	<i>P. sp. 1</i>
' <i>P. absis</i> '		0,9478	1	0,876	0,9986	0,9995	0,3555	0,0002868
<i>P. moyani</i>	1,604		0,9964	0,2338	0,9997	1	0,3171	1,49E-07
' <i>P. naevius</i> '	0,1276	1,01		0,9147	0,9999	1	0,7979	0,002212
<i>P. politus</i>	1,914	3,447	1,768		0,5279	0,6565	0,03533	0,102
' <i>P. teres</i> '	0,8736	0,6925	0,5482	2,741		1	0,6011	8,90E-06
' <i>P. trivius</i> '	0,745	0,5091	0,4942	2,471	0		0,8678	8,82E-05
<i>P. sp.</i>	3,121	3,216	2,143	4,542	2,588	1,941		4,52E-09
<i>P. sp. 1</i>	6,507	8,931	5,746	3,978	7,675	6,918	9,941	

Taxón	Espécimen	Longitud del ml
<i>P. absis</i>	MACN A 325	4,2
	MACN A 326	4,0
	MACN A 3313	4,2
	MACN A 9959	3,9
	MACN A 9960	3,8
	MACN A 9962	4,2
<i>P. moyani</i>	MACN A 259	4,1
	MACN A 261	4,3
	MACN A 272-276	4,1
	MACN A 272-276	3,9
	MACN A 330-335 d	4,1
	MACN A 330-335 i	4,3
	MACN A 330-335 d	3,8
	MACN A 330-335 d	3,8
	MACN A 3314-3317 d	4,4
	MACN A 3314-3317 i	4,4
	MACN A 3314-3317 i	4,3
	MACN A 3314-3317 i	4,3
	MACN A 3314-3317 i	4,0
	MACN A 3318-3320 d	4,6
	MACN A 3318-3320 i	4,1
	MACN A 3318-3320 i	4,2
	MACN A 9958 d	4,2
	MACN A 9958 i	4,3
	MLP 12-1922	4,0
	MLP 12-1923	4,2
	MLP 12-1930	4,0
	MLP 12-1934	3,9
	MLP 12-1959	3,9
	MLP 12-1985	4,0
	MLP 12-1996	3,8
	MLP 12-2036	3,9
	MLP 12-2042	4,2
	MLP 12-2044	3,8
	MLP 12-2110	3,7
	MLP 12-2111	3,9
	MLP 12-2114	3,5
	MLP 12-2115	3,7
	MLP 12-2120	3,7
	MLP 12-2121	3,9
	MLP 12-2146	3,8
	MLP 12-2149	4,1
	MLP 12-2156	4,2
	MLP 12-2158	4,2
	MLP 12-2166	4,1
	MLP 12-2735	4,0
	MLP 12-2749	3,8
MLP 12-2830	3,6	
MLP 74-II-1-6	4,2	
MLP 91-IX-2-180a i	4,1	
MLP 91-IX-2-180c	3,7	
MLP 91-IX-2-181	4,1	
MLP 92-V-10-115a d	4,3	
MLP 92-V-10-115a i	4,3	
MLP 92-V-10-117a d	3,6	
MLP 92-V-10-117a i	3,5	
MLP 92-V-10-119c	4,2	

	YPM 15743	4,5
' <i>P. naevius</i> '	MACN A 278	4,0
	MACN A 328	4,3
	MACN A 329	4,4
<i>P. politus</i>	MACN A 52-438	4,0
	MACN A 52-439	4,3
	MLP 82-V- 2-107	4,2
' <i>P. teres</i> '	MACN A 262	4,0
	MACN A 3304	4,3
	MACN A 3305	4,1
	MACN A 3306	4,1
	MACN A 3307	3,9
	MACN A 3308	4,3
	MACN A 3309	4,0
	MACN A 3310	4,0
	MLP 12-1971	4,1
	MLP 12-2127	3,4
	MLP 12-2152	3,5
	MLP 12-2164	4,4
	' <i>P. trivius</i> '	MACN A 322
MACN A 323		4,2
MACN A 324		3,6
MLP 12-2000		3,3
MLP 12-2007		3,8
<i>P. sp.</i>	MACN A 9966-9976	3,5
	MACN A 9966-9976	3,5
	MACN A 11199	4,3
	MLP 12-1421	3,8
	MLP 12-2647	4,2
	MLP 12-2674	4,2
	MLP 12-2861	4,1
	MLP 52-IX-30-87	4,2
	MLP 63-XII-20-37	4,4
	MLP 68-I-16-2	3,9
	MLP 74-II- 1-13	4,2
	MLP 74-V- 4-3	3,8
	MLP 82-V-2-23a	3,9
	MLP 83-III-2-3	3,9
	MLP 91-IX-2-180b	3,7
	MLP 91-IX-2-180e	3,9
	MLP 91-IX-4-271	4,4
	MLP 92-V-10-117d	4,1
	MLP 92-V-10-117e	4,2
	MLP 92-V-10-117j	3,6
	MLP 92-V-10-117l	3,9
	MLP 92-V-10-117n	3,5
	MLP 92-V-10-117p	4,4
	MLP 92-V-10-117s	3,4
	MLP 92-V-10-117t	3,6
	MLP 92-V-10-117w	3,5
	MLP 92-V-10-117ai	3,6
	MLP 92-V-10-119b	4,1
	MLP 92-V-10-119f	3,7
MLP 92-V-10-119j i	3,7	
MLP 92-V-10-119k	3,7	
MLP 92-V-10-119m	3,8	
MLP 92-V-10-119o	4,2	

	MLP 92-V-10-119q	3,8
	MLP 92-V-10-119t	4,1
	MLP 92-V-10-119ab	4,2
	MLP 92-V-10-119ad	3,7
	MLP 92-V-10-119as	3,6
	MLP 92-V-10-119au	3,9
	MLP 92-XI-18-29	4,0
	MPEF-PV 1642	3,8
	MPEF-PV 1643	4,0
	MPEF-PV 1643	4,1
<i>P. sp. 1</i>	MLP 91-IX-4-27a d	4,8
	MLP 91-IX-4-27a i	4,3
	MLP 91-IX-4-27d	4,8
	MLP 92-XI-18-30b	4,6

Entre grupos:	Suma de cuadrados 2,34814	df 7	Media cuadrática 0,335448	F 4,583	p (igual) 1,44E-04
Dentro grupos:	8,78405	120	0,0732004		
Total:	11,1322	127		Permutación p (n=99999) 1,30E-04	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,4266
Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,5157

Prueba de comparación múltiple de Tukey
Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	' <i>P. absis</i> '	<i>P. moyani</i>	' <i>P. naevius</i> '	<i>P. politus</i>	' <i>P. teres</i> '	' <i>P. trivius</i> '	<i>P. sp.</i>	<i>P. sp. 1</i>
' <i>P. absis</i> '		1	0,9793	0,9987	1	0,9039	0,9324	0,02765
<i>P. moyani</i>	0,2331		0,9112	0,99	1	0,8029	0,3724	0,001151
' <i>P. naevius</i> '	1,355	1,783		1	0,9015	0,4925	0,4825	0,5568
<i>P. politus</i>	0,8624	1,196	0,4268		0,9849	0,7169	0,7536	0,3486
' <i>P. teres</i> '	0,4356	0,3662	1,822	1,282		0,9392	0,951	0,003259
' <i>P. trivius</i> '	1,813	2,13	2,815	2,338	1,653		0,9994	0,0008115
<i>P. sp.</i>	1,688	3,08	2,836	2,253	1,586	0,7667		4,11E-05
<i>P. sp. 1</i>	4,656	5,986	2,681	3,137	5,583	6,117	7,157	

Taxón	Espécimen	Longitud del m2
' <i>P. absis</i> '	MACN A 325	4,3
	MACN A 3313	4,2
	MACN A 9959	3,9
	MACN A 9960	3,8
	MACN A 9962	4,3
<i>P. moyani</i>	MACN A 259	4,2
	MACN A 260	4,1
	MACN A 272-276	4,2
	MACN A 272-276	4,1
	MACN A 330-335 d	4,1
	MACN A 330-335 i	4,2
	MACN A 330-335 d	3,8
	MACN A 3314-3317 d	4,4
	MACN A 3314-3317 i	4,3
	MANC A 3318-3320 d	4,5
	MACN A 3318-3320 i	4,2
	MACN A 3318-3320 i	4,2
	MACN A 9958 d	4,3
	MACN A 9958 i	4,3
	MLP 12-1922	3,9
	MLP 12-1923	4,0
	MLP 12-1930	4,2
	MLP 12-1934	3,9
	MLP 12-1959	4,1
	MLP 12-1962	4,1
	MLP 12-1985	4,1
	MLP 12-2042	4,2
	MLP 12-2111	4,0
	MLP 12-2115	3,7
	MLP 12-2118	4,1
	MLP 12-2120	3,8
	MLP 12-2121	4,0
	MLP 12-2141	4,1
	MLP 12-2142	3,9
	MLP 12-2146	3,7
	MLP 12-2149	4,2
	MLP 12-2158	4,1
	MLP 12-2735	4,1
	MLP 12-2738	4,1
	MLP 12-2749	3,9
	MLP 12-2830	3,7
	MLP 74-II-1-6	4,1
MLP 91-IX-2-180a i	4,1	
MLP 92-V-10-115a i	4,1	
MLP 92-V-10-117a d	3,8	
MLP 92-V-10-117a i	3,9	
MLP 92-V-10-119c	4,3	
MLP 92-XI-18-30a	4,5	
YPM 15743	4,5	
' <i>P. naevius</i> '	MACN A 278	4,2
	MACN A 328	4,3
<i>P. politus</i>	MACN A 52-438	4,1
	MACN A 52-439	4,5
	MLP 82-V- 2-107	4,3
' <i>P. teres</i> '	MACN A 262	4,1
	MACN A 3304	4,5
	MACN A 3305	4,1

	MACN A 3306	4,1	
	MACN A 3307	4,0	
	MACN A 3308	4,3	
	MACN A 3310	4,2	
	MLP 12-2127	3,5	
	MLP 12-2164	4,5	
<i>P. trivius</i>	MACN A 324	4,0	
	MLP 12-2000	3,5	
<i>P. sp.</i>	MACN A 9966-9976	3,7	
	MACN A 9966-9976	3,5	
	MACN A 9966-9976	4,1	
	MACN A 11199	4,2	
	MLP 12-2647	4,3	
	MLP 12-2674	4,0	
	MLP 12-2861	4,2	
	MLP 52-IX-30-87	4,3	
	MLP 63-XII-20-37	4,2	
	MLP 68-I-16-2	4,1	
	MLP 74-II- 1-13	3,9	
	MLP 74-V- 4-3	4,0	
	MLP 82-V-2-23a	4,2	
	MLP 83-III-2-3	4,1	
	MLP 91-IX-2-180b	4,2	
	MLP 91-IX-2-180d	4,1	
	MLP 91-IX-2-180f	3,8	
	MLP 91-IX-2-180i	3,8	
	MLP 91-IX-4-27h	4,0	
	MLP 91-IX-4-27l	4,4	
	MLP 92-V-10-117e	4,4	
	MLP 92-V-10-117l	4,2	
	MLP 92-V-10-117n	3,6	
	MLP 92-V-10-117p	4,7	
	MLP 92-V-10-117s	3,5	
	MLP 92-V-10-117y	3,8	
	MLP 92-V-10-119b	4,5	
	MLP 92-V-10-119f	3,7	
	MLP 92-V-10-119k	4,1	
	MLP 92-V-10-119m	3,9	
	MLP 92-V-10-119o	4,1	
	MLP 92-V-10-119q	3,8	
	MLP 92-V-10-119r	4,3	
		MPEF-PV 1642	3,8
	<i>P. sp. 1</i>	MLP 74-II-1-12	4,2
		MLP 91-IX-4-27a d	4,7
		MLP 91-IX-4-27a i	4,3
		MLP 91-IX-4-27d	4,7

	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Entre grupos:	1,0984	7	0,156915	2,583	0,01755
Dentro grupos:	5,7715	95	0,0607526		
Total:	6,8699	102			
				Permutación p (n=99999) 0,01823	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,327

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,4986

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	' <i>P. absis</i> '	<i>P. moyani</i>	' <i>P. naevius</i> '	<i>P. politus</i>	' <i>P. teres</i> '	' <i>P. trivius</i> '	<i>P. sp.</i>	<i>P. sp. 1</i>
' <i>P. absis</i> '		1	0,996	0,9529	1	0,689	0,9997	0,3221
<i>P. moyani</i>	0,08289		0,9872	0,8523	0,9992	0,537	0,9879	0,07105
' <i>P. naevius</i> '	1,029	1,244		1	0,9993	0,4686	0,9442	0,9645
<i>P. politus</i>	1,571	1,989	0,3143		0,9805	0,2327	0,672	0,9824
' <i>P. teres</i> '	0,4572	0,804	0,7747	1,339		0,4565	0,9583	0,3427
' <i>P. trivius</i> '	2,4	2,723	2,869	3,457	2,895		0,7249	0,02147
<i>P. sp.</i>	0,6694	1,233	1,624	2,438	1,536	2,319		0,02793
<i>P. sp. 1</i>	3,207	4,195	1,491	1,315	3,156	4,803	4,677	

Información suplementaria II.4.-Análisis estadístico de *Prosotherium* y

Propachyrucos: Cada tabla corresponde a un análisis estadístico diferente (p3–m2). Los especímenes indicados con * son datos duplicados, necesarios para realizar el análisis.

Las cifras en negrita son diferencias significativas.

Taxón	Espécimen	Longitud del p2
<i>Pr. smithwoodwardi</i>	MACN A 52-451	3,1
	MACN A 52-453	3,3
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	AMNH 29574	5
	AMNH 29574*	4,9
	AMNH 29574*	5,1
' <i>Pr. simpsoni</i> '	AMNH 29604 i	4,2
	AMNH 29604 d	4,3
<i>P. garzoni</i>	ACM 3731 i	4,8
	ACM 3731 d	4,9
	MACN A 52-456	4,5
	MACN A 52-459	4,7
	MACN A 52-461 i	4,1
	MPEF-PV 5753 i	4,9
	MPEF-PV 5753 d	4,7
	MPEF-PV 5754	4,7
	MPEF-PV 5755	4,7

	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Entre grupos:	4,50438	3	1,50146	34,32	3,62E-06
Dentro grupos:	0,525	12	0,04375		
Total:	5,02938	102		Permutación p (n=99999)	0,00019

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,6422

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,8208

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>Pr. smithwoodwardi</i>	' <i>Pr. ameghinorum</i> '	' <i>Pr. simpsoni</i> '	<i>P. garzoni</i>
<i>Pr. smithwoodwardi</i>		3,531E-06	0,001471	5,969E-06
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	13,33		0,009365	0,132
' <i>Pr. simpsoni</i> '	7,099	5,555		0,102
<i>P. garzoni</i>	12,69	3,381	3,604	

Taxón	Espécimen	Longitud del p3
<i>Pr. smithwoodwardi</i>	MACN A 52-451	3,7
	MACN A 52-452	3,6
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	AMNH 29574	4,9
	AMNH 29574*	4,8
	AMNH 29574*	5,0
' <i>Pr. simpsoni</i> '	AMNH 29604 i	4,6
	AMNH 29604 d	4,5
<i>P. garzoni</i>	ACM 3731 i	5,4
	ACM 3731 d	5,5
	MACN A 52-456	4,6
	MACN A 52-459	5,3
	MACN A 52-461	4,8
	AMNH 14154	4,5
	MPEF-PV 5753 d	4,5
	MPEF-PV 5754	4,9
	MPEF-PV 5755	4,9
	MPEF-PV 5761	5,0
	MPEF-PV 5761	4,9
	MPEF-PV 5761	5,1

	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Entre grupos:	3,04421	3	1,01474	12,28	0,000256
Dentro grupos:	1,24	15	0,0826667		
Total:	4,28421	18		Permutación p (n=99999)	0,00284

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,1357

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,218

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>Pr. smithwoodwardi</i>	' <i>Pr. ameghinorum</i> '	' <i>Pr. simpsoni</i> '	<i>P. garzoni</i>
<i>Pr. smithwoodwardi</i>		0,001285	0,0312	0,0001484
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	6,735		0,5571	0,9929
' <i>Pr. simpsoni</i> '	4,427	1,886		0,3019
<i>P. garzoni</i>	8,372	0,381	2,576	

Taxón	Espécimen	Longitud del p4
<i>Pr. smithwoodwardi</i>	MACN A 52-451	3,9
	MACN A 52-452	3,7
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	AMNH 29574	4,9
	AMNH 29574*	4,8
	AMNH 29574*	5,0
' <i>Pr. aequilatus</i> '	MACN A 52-454	4,8
	MACN A 52-454*	4,9
	MACN A 52-454*	4,7
' <i>Pr. simpsoni</i> '	AMNH 29604 i	4,7
	AMNH 29604 d	4,8
<i>P. garzoni</i>	ACM 3731 i	5,7
	ACM 3731 d	5,6
	MACN A 52-456	5,4
	MACN A 52-459	5,4
	MACN A 52-461	5,0
	AMNH 14154	4,9
	MPEF-PV 5753 d	4,7
	MPEF-PV 5754	5,2
	MPEF-PV 5755	5,2
	MPEF-PV 5761	5,0
	MPEF-PV 5761	4,9
MPEF-PV 5761	5,1	

	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
Entre grupos:	3,39114	4	0,847784	14,62	3,944E-05
Dentro grupos:	1,0675	17	0,0627941		
Total:	4,45864	21		Permutación p (n=99999)	0,00058

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,1119

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,1184

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>Pr. smithwoodwardi</i>	' <i>Pr. ameghinorum</i> '	' <i>Pr. aequilatus</i> '	' <i>Pr. simpsoni</i> '	<i>P. garzoni</i>
<i>Pr. smithwoodwardi</i>		0,001344	0,003319	0,01105	1,349E-05
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	6,8		0,9874	0,9632	0,4596
' <i>Pr. aequilatus</i> '	6,182	0,6912		0,9994	0,1868
' <i>Pr. simpsoni</i> '	5,361	0,9273	0,3091		0,2191
<i>P. garzoni</i>	10,16	2,404	3,279	3,14	

Taxón	Espécimen	Longitud del ml
<i>Pr. smithwoodwardi</i>	MACN A 52-451	4,5
	MACN A 52-452	4,3
	MACN A 52-453	4,1
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	AMNH 29574	5,4
	AMNH 29574*	5,5
	AMNH 29574*	5,3
' <i>Pr. aequilatus</i> '	MACN A 52-454	5,2
	MACN A 52-454*	5,1
	MACN A 52-454*	5,3
' <i>Pr. simpsoni</i> '	AMNH 29604 i	5,6
	AMNH 29604 d	5,5
<i>P. garzoni</i>	ACM 3731 i	6,2
	ACM 3731 d	6,4
	AMNH 14154	5,7
	MACN A 52-459	6,0
	MACN A 52-460	5,6
	MACN A 52-461	6,1
	MACN A 52-463	5,9
	MPEF-PV 5761	6,1
	MPEF-PV 5761	6,0
MPEF-PV 5761	6,2	

Entre grupos:	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
08	7,3171	4	1,82927	45,66	1,48E-
Dentro grupos:	0,641	16	0,0400625		
Total:	7,9581	20		Permutación p (n=99999)	
				1E-05	

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,4051

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,4235

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>Pr. smithwoodwardi</i>	' <i>Pr. ameghinorum</i> '	' <i>Pr. aequilatus</i> '	' <i>Pr. simpsoni</i> '	<i>P. garzoni</i>
<i>Pr. smithwoodwardi</i>		4,167E-05	0,000399	3,43E-05	5,495E-09
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	9,519		0,7383	0,9203	0,001915
' <i>Pr. aequilatus</i> '	7,788	1,731		0,3487	0,000104
' <i>Pr. simpsoni</i> '	9,675	1,161	2,709		0,05316
<i>P. garzoni</i>	18,46	6,655	8,801	4,287	

Taxón	Espécimen	Longitud del m2
<i>Pr. smithwoodwardi</i>	MACN A 52-451	4,6
	MACN A 52-452	4,4
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	AMNH 29574	5,5
	AMNH 29574*	5,6
	AMNH 29574*	5,4
' <i>Pr. aequilatus</i> '	MACN A 52-454	5,2
	MACN A 52-454*	5,1
	MACN A 52-454*	5,3
' <i>Pr. simpsoni</i> '	AMNH 29604 i	5,7
	AMNH 29604 d	5,9
<i>P. garzoni</i>	ACM 3731 i	6,3
	ACM 3731 d	6,5
	AMNH 29608	6,0
	MACN A 52-456	5,5
	MACN A 52-459	6,2
	MACN A 52-460	5,6
	MACN A 52-461	6,1
	MACN A 52-463	6,0
	MPEF-PV 5753 d	5,8
	MPEF-PV 5761	6,1
	MPEF-PV 5761	6,0
	MPEF-PV 5761	6,2

Entre grupos:	Suma de cuadrados	df	Media cuadrática	F	p (igual)
06	75,03023	4	1,25756	22,21	1,444E-
Dentro grupos:	0,9625	17	0,0566176		
Total:	5,99273	21			Permutación p (n=99999)
					1E-05

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medias p (igual): 0,4117

Prueba de Levene: homogeneidad de la varianza desde las medianas p (igual): 0,4213

Prueba de comparación múltiple de Tukey

Q de Tukey debajo de la diagonal, p (igual) sobre la diagonal

	<i>Pr. smithwoodwardi</i>	' <i>Pr. ameghinorum</i> '	' <i>Pr. aequilatus</i> '	' <i>Pr. simpsoni</i> '	<i>P. garzoni</i>
<i>Pr. smithwoodwardi</i>		0,002051	0,03508	0,0003556	1,697E-06
' <i>Pr. ameghinorum</i> '	6,511		0,5498	0,6471	0,0237
' <i>Pr. aequilatus</i> '	4,558	2,184		0,08528	0,0004278
' <i>Pr. simpsoni</i> '	7,726	1,953	3,906		0,7302
<i>P. garzoni</i>	11,87	4,834	7,596	1,751	

Información suplementaria II.5: Problemas metodológicos intrínsecos detectados en RASP 4.2, método Bayesiano. **A**, probabilidad alfabética. **B**, eventos dispersivos adicionales.

A: Probabilidad alfabética.

Uno de los problemas de este método es la asignación de probabilidades mayores de acuerdo con el orden alfabético. Esto causa que cuando dos áreas poseen la misma probabilidad de ser el área ancestral, el programa incrementa la probabilidad del área cuya letra se encuentra primero en el alfabeto.

El siguiente ejemplo sencillo demuestra el procedimiento del RASP 4.2. Dada la relación filogenética de las especies sp. 1, sp. 2 y sp. 3. cómo se indica en la Figura II.27, se establece la distribución de estas. La especie 1 se encuentra en el área C, mientras que las especies 2 y 3 se encuentran en las áreas A y B. Se realiza un análisis Bayesiano (BBM) de 50.000 ciclos y 10 cadenas, cuyo resultado se muestra en la Figura II.28. El resultado del análisis Bayesiano muestra que el área ancestral asignada al nodo 1 es A, con un soporte bayesiano de 99,65%. Incluso si se realiza un análisis más exhaustivo, con 50.000 ciclos y 100 cadenas, el área A resulta la más probable, con un 99,55% de soporte y el área B no es considerada, cuando el resultado debería considerar ambas áreas con un 50% de soporte cada una.

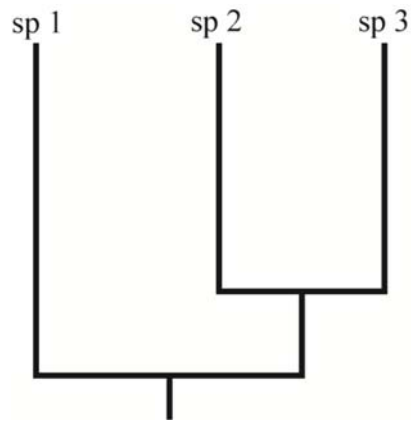


Figura II.27: Relación filogenética de las especies 1, 2 y 3.

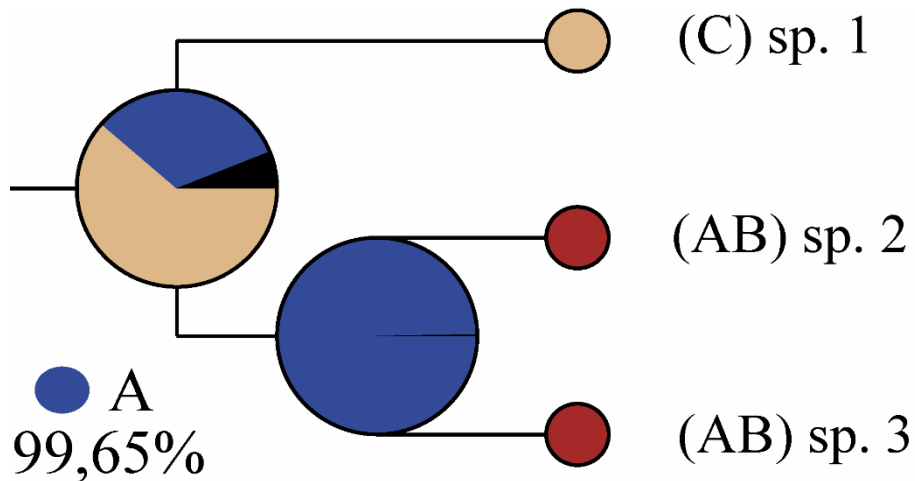


Figura II.28: Resultado del análisis Bayesiano mediante el programa RASP 4.2.

B: Eventos dispersivos adicionales.

El otro problema detectado en el método Bayesiano es la consideración de eventos dispersivos donde no hay sentido biogeográfico para ello. En el análisis realizado en la tesis (Tomo I, Capítulo VII) se pudo determinar que el programa consideró eventos dispersivos adicionales en algunos nodos. Por ejemplo, el nodo 33 en la Figura II.29 representa el ancestro común entre *Paedotherium typicum* y

Paedotherium bonaerense. El área ancestral más probable para dicho nodo es GIJ y la distribución de las especies hijas es GIJ para *Paedotherium typicum* e IJ para *Paedotherium bonaerense*. Dado que tanto el ancestro hipotético, como la dos especies hijas tiene la misma distribución (áreas GIJ), no hubo ningún evento dispersivo en la historia biogeográfica de estas especies. Sin embargo, el programa establece dos eventos dispersivos para el nodo 33. Dichos eventos coinciden con procesos de especiación simpátrica, pero es un error metodológico del programa reconocerlos como eventos dispersivos.

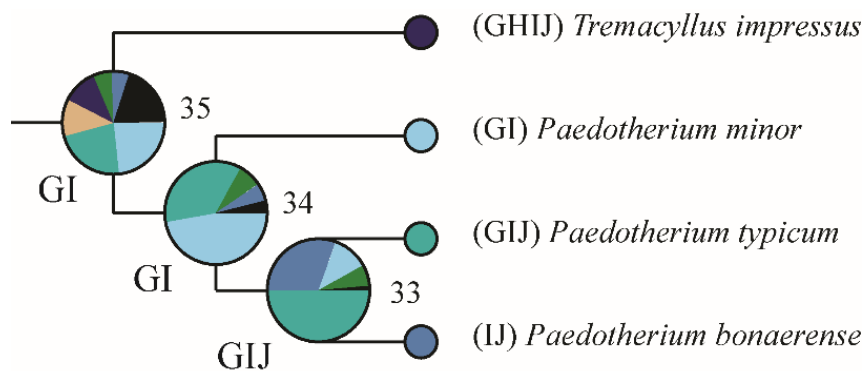


Figura II.29: Extracto del resultado del análisis Bayesiano realizado para la familia Hegetotheriidae (ver Tomo I, Capítulo VII).

CONCLUSIÓN

Resolver los problemas metodológicos detectados, intrínsecos del programa, permitiría la obtención de probabilidades más precisas en cuanto a la asignación de las áreas ancestrales, así también evitaría establecer eventos dispersivos adicionales y malinterpretar los procesos evolutivos simpátricos.