

# EL NEÓGENO DE LA MESOPOTAMIA ARGENTINA



Diego Brandoni  
Jorge I. Noriega  
e d i t o r e s

---



Asociación Paleontológica Argentina  
Publicación Especial 14



# El Neógeno de la Mesopotamia argentina

Diego Brandoni y Jorge I. Noriega, Editores (2013)

Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14

---

## **Asociación Paleontológica Argentina**

Comisión Directiva (2012-2013)

**Presidente:** Dr. Emilio Vaccari

**Vicepresidente:** Dr. Francisco J. Prevosti

**Secretario:** Dr. Javier N. Gelfo

**Prosecretaria:** Dra. Carolina Acosta Hospitaleche

**Tesorero:** Dr. Leandro Martínez

**Protesorero:** Dra. Verónica Krapovickas

### **Vocales titulares:**

Dra. Andrea Arcucci

Dra. Raquel Guerstein

Dra. Ana Carignano

### **Vocales suplentes:**

Dra. María Teresa Dozo

Dra. Lucía Balarino

Dr. Oscar Gallego

Órgano de Fiscalización

### **Titulares:**

Lic. Mariano Bond

Dra. Julia Brenda Desojo

Dr. Darío Lazo

### **Suplente:**

Dra. Cecilia Deschamps

ISSN 0328-347X

---

A.P.A. Asociación Paleontológica Argentina  
Maipú 645 1º piso (C1006ACG)  
Ciudad autónoma de Buenos Aires, República Argentina.  
Teléfono y fax: 54-(0)11-4326-7463  
E-mail: [secretaria@apaleontologica.org.ar](mailto:secretaria@apaleontologica.org.ar)  
<http://www.apaleontologica.org.ar>

---

COPYRIGHT STATEMENT. Where necessary, permission is granted by the copyright owner for libraries and others registered with the Copyright Clearance Center (CCC) to photocopy an article herein for US\$ 0.50 per page. Payments should be sent directly to the CCC P.O. 222 Rosewood Drive, Danvers, Massachusetts 01923 USA. Copying done for other than personal or internal references use without permission of Asociación Paleontológica Argentina is prohibited. Requests for special permission should be addressed to Maipú 645, 1er piso, 1006 Buenos Aires, Argentina. 0328-347X/07\$00.00+.50

# ÍNDICE



LEANDRO M. PÉREZ Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	7
ERNESTO BRUNETTO, JORGE I. NORIEGA y DIEGO BRANDONI Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	13
MARIANA BREA, ALEJANDRO F. ZUCOL y MARÍA JIMENA FRANCO Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Tardío), Cuenca Chaco-Paranaense, Argentina .....	28
MARÍA JIMENA FRANCO, MARIANA BREA, OSCAR ORFEO y ALEJANDRO F. ZUCOL La paleoflora de la Formación Ituzaingó, Argentina .....	41
LEANDRO M. PÉREZ, MIGUEL GRIFFIN y MIGUEL MANCENÍDO Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina.....	56
ALBERTO L. CIONE, DANIEL A. CABRERA, MARÍA DE LAS MERCEDES AZPELICUETA, JORGE R. CASCIOTTA y MARÍA JULIA BARLA Peces del Mioceno marino y continental en Entre Ríos, Oriente central de Argentina.....	71
PAULA BONA, DOUGLAS RIFF y ZULMA GASPARINI Los Alligatoridae del Mioceno Tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur .....	84
JUAN M. DIEDERLE y JORGE I. NORIEGA Las aves del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	97
FRANCISCO J. GOIN, JORGE I. NORIEGA y MARTÍN DE LOS REYES Los Metatheria (Mammalia) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de la Provincia de Entre Ríos, Argentina, y una reconsideración de <i>Philander entrerianus</i> (Ameghino, 1899).....	109
GUSTAVO J. SCILLATO-YANÉ, FLÁVIO GÓIS, ALFREDO E. ZURITA, ALFREDO A. CARLINI, LAUREANO R. GONZÁLEZ RUIZ, CECILIA M. KRMPOTIC, CRISTIAN OLIVA y MARTÍN ZAMORANO Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del “Conglomerado osífero” (Mioceno Tardío) de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos, Argentina.....	118
DIEGO BRANDONI Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío de Entre Ríos, Argentina.....	135
GABRIELA I. SCHMIDT y ESPERANZA CERDEÑO Los ungulados nativos (Litopterna y Notoungulata: Mammalia) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina .....	145

NORMA L. NASIF, ADRIANA M. CANDELA, LUCIANO RASIA, M. CAROLINA MADOZZO JAÉN y RICARDO BONINI Actualización del conocimiento de los roedores del Mioceno Tardío de la Mesopotamia argentina: aspectos sistemáticos, evolutivos y paleobiogeográficos.....	153
LEOPOLDO H. SOIBELZON y MARIANO BOND Revisión de los carnívoros (Carnivora, Mammalia) acuáticos y continentales del Mioceno de la Mesopotamia argentina .....	170
DIEGO BRANDONI Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía.....	179
DANIEL PEREA, ANDRÉS RINDERKNECHT, MARTÍN UBILLA, ENRIQUE BOSTELMANN y SERGIO MARTÍNEZ Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay .....	192
ANA MARIA RIBEIRO, RICHARD HAROLD MADDEN, FRANCISCO RICARDO NEGRI, LEONARDO KERBER, ANNIE SCHMALTZ HSIOU y KAREN ADAMI RODRIGUES Mamíferos fósiles y biocronología en el suroeste de la Amazonia, Brasil.....	207

## PRÓLOGO



En el año 2000, los doctores Florencio Aceñolaza y Rafael Herbst editaron *El Neógeno de Argentina*, importante publicación en la que se discutieron diferentes aspectos de la geología y paleontología de la Mesopotamia argentina. Diez años más tarde, decidimos compendiar la información generada en diversas fuentes (Tesis doctorales, artículos, resúmenes, proyectos de investigación) desde aquella contribución en adelante, invitando a los autores a participar del Simposio “Paleontología y Biocronología del Terciario Superior de la Mesopotamia”, en el marco del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología realizado en la ciudad de La Plata durante 2010. A posteriori del citado evento, decidimos plasmar los avances en el abordaje de los temas y los resultados alcanzados por las nuevas revisiones, en la edición de esta Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina.

*El Neógeno de la Mesopotamia argentina* reúne 15 contribuciones que versan sobre la geología, estratigrafía, cronología y paleobiodiversidad de las formaciones Paraná e Ituzaingó, aflorantes en el área mesopotámica; pero además incluye otros dos artículos sobre la diversidad de mamíferos fósiles del Neógeno de Brasil y Uruguay, regiones vecinas con innegables afinidades faunísticas con la Mesopotamia a lo largo de la historia geológica.

Entendemos que esta contribución, tal como lo fue para nosotros el tradicional trabajo de Aceñolaza y Herbst, debe considerarse como un nuevo punto de partida o hito para incrementar los estudios geopaleontológicos del área mesopotámica. Desde esta visión, *El Neógeno de la Mesopotamia argentina* no agota el estudio de los temas sino, por el contrario, constituye una actualización del conocimiento y una indicación de lo que aún resta por hacer.

Como editores deseamos expresar nuestro agradecimiento a los autores y árbitros de las distintas contribuciones; a la Asociación Paleontológica Argentina por el auspicio; al Comité Editor de *Ameghiniana* por colaborar en la edición de los artículos; al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por el financiamiento de la publicación.



Diego Brandoni y Jorge I. Noriega, Editores  
*Diamante, Entre Ríos, Argentina, noviembre de 2013*

# LOS UNGULADOS NATIVOS (LITOPTERNA Y NOTOUNGULATA: MAMMALIA) DEL “MESOPOTAMIENSE” (MIOCENO TARDÍO) DE ENTRE RÍOS, ARGENTINA



GABRIELA I. SCHMIDT<sup>1</sup> y ESPERANZA CERDEÑO<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET), Materi y España, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina. gschmidt@cicytpp.org.ar

<sup>2</sup>Paleontología, IANIGLA, Centro Científico Tecnológico CONICET-Mendoza. Avda. Ruiz Leal s/n, 5500 Mendoza, Argentina. espe@mendoza-conicet.gov.ar

**Resumen.** El extenso aislamiento temporal y geográfico que mantuvo incomunicada a América del Sur durante gran parte del Cenozoico promovió el desarrollo de una fauna terrestre exclusiva de esta región. Dentro de esta fauna, se incluye a los “ungulados nativos sudamericanos” que tuvieron una amplia distribución en Argentina. Durante el Mioceno Tardío, estos ungulados se encuentran representados por los órdenes Litopterna y Notoungulata. En la provincia de Entre Ríos, procedentes del “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero”, base de la Formación Ituzaingó, se encuentran dos familias de litopternos, Proterotheriidae y Macraucheniidae, y dos de notoungulados, Toxodontidae e Intertheriidae. El estudio de estos grupos ha sido abordado por diferentes autores desde fines del siglo XIX hasta la actualidad. El objetivo de este capítulo es resumir los principales antecedentes sobre los taxones entrerrianos y presentar el estado actual del conocimiento de la historia biogeográfica de esta fauna particular sudamericana.

**Palabras clave.** Litopterna. Notoungulata. Mioceno Tardío. Entre Ríos. Argentina.

**Abstract.** NATIVE UNGULATES (LITOPTERNA AND NOTOUNGULATA: MAMMALIA) FROM THE “MESOPOTAMIENSE” (LATE MIOCENE) OF ENTRE RÍOS PROVINCE, ARGENTINA. The extensive temporal and geographical isolation of South America during most of the Cenozoic allowed the development of an exclusive terrestrial fauna in this region. Within this fauna are the so-called South American native ungulates, which are widely spread in Argentina. During the late Miocene, these ungulates were represented by the orders Litopterna and Notoungulata. In Entre Ríos Province, two litoptern (Proterotheriidae and Macraucheniidae) and two notoungulate families (Toxodontidae and Intertheriidae) are recorded from the “Mesopotamiense” or “Conglomerado osífero”, base of the Ituzaingó Formation. The study of these groups has been addressed by different authors since the end of the XIX century. The aim of this chapter is to summarize the main information on the Entre Ríos taxa and to show the current state of knowledge on the biogeographic history of this South American particular fauna.

**Key words.** Litopterna. Notoungulata. Late Miocene. Entre Ríos. Argentina.

DURANTE casi todo el Cenozoico, América del Sur estuvo aislada del resto del continente. Como consecuencia de ese extenso aislamiento, se desarrolló en esta región una fauna terrestre única dominada por grupos autóctonos (Marshall *et al.*, 1979; Simpson, 1980; Cifelli, 1985, 1993; Bond, 1986; Bond *et al.*, 1995). Estos grupos incluyen, además de ciertas aves corredoras y algunas stirpes de marsupiales y xenartros, los denominados “ungulados nativos sudamericanos” que comprenden ciertas familias del Orden Condylarthra y los órdenes Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria (incluyendo Trigonostylopoidea), Xenungulata, Pyrotheria y Notopterna (Bond *et al.*, 1995; Vucetich *et al.*, 2007). Todos ellos son órdenes sin representantes actuales que, en su momento, constituyeron elementos notables entre los mamíferos herbívoros sudamericanos, alcanzando su máxima diversificación en el Paleógeno, para disminuir en el Neógeno hasta extinguirse a fines del Pleistoceno (Bond *et al.*, 1995).

En Argentina, los ungulados nativos tuvieron una amplia distribución geográfica y temporal. En sedimentos del “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero” (Mioceno Tardío; Cione *et al.*, 2000) de la provincia de Entre Ríos, sólo se han registrado los órdenes Litopterna y Notoungulata. En esta contribución, se resumen los principales antecedentes y el estado actual del conocimiento de la historia biogeográfica de esta fauna particular sudamericana.

**Abreviaturas.** CICYTTP, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Entre Ríos, Argentina; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MASP, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas Profesor Antonio Serrano, Paraná, Entre Ríos, Argentina; MLP, Museo de la Plata, La Plata, Argentina.

## ANTECEDENTES

Han sido varios los autores que hicieron sus aportes respecto de los “ungulados nativos” presentes en Entre Ríos (entre otros, Ameghino 1883a,b, 1885, 1886, 1889, 1904a,b; Burmeister, 1885, 1891; Frenguelli, 1920a; Kraglievich, 1931; Delupi de Bianchini y Bianchini, 1971; Soria, 2001). El hecho de que algunos taxones no hayan sido analizados desde su fundación e incluso varios hayan sido creados a partir de dientes aislados o piezas fragmentadas, llevó a la realización de una reciente revisión del grupo (ver Schmidt, 2013).

### *Litopterna*

En el “Mesopotamiense” de Entre Ríos sólo se reconocen dos familias de Litopterna: Proterotheriidae y Macrauchiidae.

La cita más antigua de un resto asignable a la Familia Proterotheriidae corresponde a Bravard (1858). Se trata de un molar aislado procedente de los “terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná”, que el autor denominó *Anoplotherium americanum* Bravard, 1858. Este mismo ejemplar fue figurado por Burmeister (1885) y por Ameghino (1889); si bien el primero dudó de la determinación de Bravard, no planteó una alternativa, aunque lo incluyó en una misma entidad sistemática junto a *Brachytherium* Ameghino, 1883, y *Proterotherium* Ameghino, 1883, procedentes también del Neógeno de Entre Ríos (Ameghino, 1883b). Soria (2001) indicó que el material estaba perdido, pero sostuvo que su morfología, a partir de las figuras publicadas, era comparable a los Macrauchiidae de edad Deseadense descriptos por Cifelli y Soria (1983), excluyéndolo, por tanto, de la Familia Proterotheriidae. Dado que Bravard (1858) no describió ni ilustró el espécimen, fue considerado *nomen nudum* por autores posteriores (Ameghino, 1886; Soria, 2001).

Los restos de proterotéridos procedentes de terrenos terciarios entrerrianos, encontrados por Pedro Scalabrini, fueron descriptos y publicados por Ameghino (1883a,b), quien fundó las especies *Brachytherium cuspidatum* Ameghino, 1883, y *Proterotherium cervioides* Ameghino, 1883 (ver Ameghino, 1883b). Dos años después, en otra contribución sobre el estudio de los fósiles entrerrianos, Ameghino (1885) volvió a referirse a los taxones anteriores e incluyó a *Proterotherium* dentro de un grupo con categoría taxonómica indeterminada, “Protocervina”, y a *Brachytherium* lo consideró un “Anoplotheridea” [sic.]. Las ilustraciones de los materia-

les tipo de estos taxones se compilaron en el trabajo de Ameghino (1889).

Si bien otros autores mencionaron los taxones reconocidos para el “Mesopotamiense” (Kraglievich, 1931, 1934; Pascual y Odreman Rivas, 1971), la obra de Delupi de Bianchini y Bianchini (1971) constituyó el primer trabajo en el que se abordaron en forma particular los proterotéridos de esta región geográfica.

Cione *et al.* (2000) llevaron a cabo un estudio sobre los vertebrados miocenos de Entre Ríos, incluyendo seis especies de proterotéridos en la lista faunística: *Proterotherium cervioides*, *Proterotherium gradatum* Ameghino, 1891, *Epitherium paranensis* (Ameghino, 1904) (ver Ameghino, 1904a), *Brachytherium cuspidatum*, *Licaphrium mesopotamiense* Delupi de Bianchini y Bianchini, 1971, *Coelosoma eversa* Ameghino, 1891, y con dudas una especie no determinada del género *Thoatherium* Ameghino, 1887.

La Tesis Doctoral de Miguel Soria, realizada en la década de 1980, pero publicada a título póstumo en 2001, presenta una revisión detallada de la Familia Proterotheriidae. En ella, se reconocen cinco especies para la provincia de Entre Ríos, las mismas mantenidas por Villafaña *et al.* (2006): *Neobrachytherium ameghinoi* Soria, 2001, *Lophogonodon gradatum* (Ameghino, 1891), *L. paranensis* Ameghino, 1904 (ver Ameghino, 1904a), *Proterotherium cervioides* y *Epitherium? eversus* (Ameghino, 1891). De esta lista, solamente *Neobrachytherium* ha sido registrado fuera de la provincia de Entre Ríos con tres especies nominadas y dos por determinar: *N. intermedium* (Moreno y Mercerat, 1891) y *N. morenoi* (Rovereto, 1914) en la provincia de Catamarca (Formación Corral Quemado); *N. ullumense* Soria, 2001, en las provincias de San Juan (Formación Ullum; Soria, 2001) y Buenos Aires (Formación Arroyo Chasicó; Cerdeño, 2003); *Neobrachytherium* sp. en la provincia de Mendoza (Formación Huayquerías; Soria, 2001) y un ejemplar en la provincia de La Rioja (Formación Salicas; Brandoni *et al.*, 2012).

Respecto a los macrauquénidos, los primeros estudios se iniciaron con Bravard (1858) quien recogió de las barrancas del río Paraná fragmentos de dientes de un animal que vinculó con el género europeo *Palaeotherium* Cuvier, 1804, y fundó la especie *P. paranense* Bravard, 1858.

Ameghino reconoció un nuevo taxón para la familia, que denominó *Scalabrinitherium bravardi* Ameghino, 1883, en honor al profesor Pedro Scalabrini, quien había recolectado el material en las barrancas del río Paraná (Ameghino, 1883a). Manifestó, además, que a este nue-

vo género debían referirse los fragmentos reconocidos previamente por Bravard (1858) como *P. paranense*. Ese mismo año, pero en otra contribución, Ameghino (1883b) asignó nuevos ejemplares de *Scalabrinitherium bravardi* y fundó el nuevo taxón *Oxydontherium zeballosi* Ameghino, 1883. Dos años más tarde, Ameghino (1885) complementó la lista de Macraucheniidae del Terciario antiguo del Paraná creando las especies *Scalabrinitherium rothi* Ameghino, 1885, y *Mesorhinus piramydatus* Ameghino, 1885.

Hacia fines de 1885, Burmeister consideró que los géneros *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium* no se diferenciaban de *Macrauchenia* Owen, 1838, un género pleistoceno creado a partir de restos colectados por Darwin en el Puerto San Julián (Santa Cruz), y cambió las denominaciones específicas *Scalabrinitherium bravardi*, *Scalabrinitherium rothi* y *Oxydontherium zeballosi* por *Macrauchenia paranensis* Burmeister, 1885, *M. media* Burmeister, 1885, y *M. minuta* Burmeister, 1885, respectivamente. La respuesta de Ameghino no tardó y publicó una Memoria sobre los fósiles del Paraná (Ameghino, 1886) refutando la crítica de Burmeister (1885) sobre la identidad de *Scalabrinitherium* y *Oxydontherium* con respecto a *Macrauchenia*.

Ameghino (1889) brindó una detallada descripción de los géneros y especies de Macraucheniidae procedentes de Entre Ríos. Dos años más tarde, fundó *Scalabrinitherium denticulatum* Ameghino, 1891, que posteriormente designó como especie tipo del género *Paranauchenia* Ameghino, 1904 (ver Ameghino, 1904a).

Lydekker (1894) creó *Scalabrinia paranaensis* Lydekker, 1894, considerando sinónimos a *Palaeotherium paranense*, *Scalabrinitherium bravardi* y *Macrauchenia paranensis*. Ameghino (1894) publicó una crítica a este trabajo indicando las razones por las cuales no podía usarse esa especie y defendió su denominación previa (Ameghino, 1883a), *Scalabrinitherium bravardi*.

Ameghino (1904b) brindó detalles sobre la morfología de los molares superiores, describiendo los patrones de desplazamiento y evolución de las cúspides de ungulados, entre los que se cuentan los taxones reconocidos para Entre Ríos: *Scalabrinitherium*, *Oxydontherium*, *Paranauchenia* y *Promacrauchenia* Ameghino, 1904 (ver Ameghino, 1904a); este último fundado a partir de restos procedentes de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires).

En su trabajo sobre la Geología de Entre Ríos, Frenquelli (1920b) listó las especies que pudo reconocer en las vitrinas del Museo provincial de Entre Ríos, entre las

cuales se encontraban: *Scalabrinitherium bravardi*, *S. rothi* y *Oxydontherium zeballosi*.

Rusconi (1932) describió un fragmento posterior de cráneo que asignó a *Scalabrinitherium bravardi* y con dudas una hemimandíbula. Además, asignó también con dudas un fragmento mandibular al género *Promacrauchenia*.

Pascual y Odreman Rivas (1971) incluyeron dentro de la Familia Macraucheniidae del "Mesopotamiense" a los géneros: *Oxydontherium*, *Paranauchenia* y *Scalabrinitherium*.

En el estudio de los vertebrados miocenos de Entre Ríos, Cione *et al.* (2000) dieron una lista en la que se cuentan seis especies distintas de Macraucheniidae: *Scalabrinitherium bravardi*, la mejor representada, *S. rothi*, *Oxydontherium zeballosi*, *Mesorhinus piramydatus*, *Paranauchenia denticulata*, *Promacrauchenia antiqua* (Ameghino, 1887) (ver Ameghino, 1887a) y, con dudas, el género *Cullinia* Cabrera y Kraglievich, 1931.

Recientemente, Cerdeño *et al.* (2008) determinaron la presencia de *Oxydontherium zeballosi* en la Formación Río Quinto, provincia de San Luis, a partir de un cráneo y fragmentos de la mandíbula de un individuo juvenil. Éste constituye el primer hallazgo que se reporta de la especie fuera de la provincia de Entre Ríos.

### **Notoungulata**

De acuerdo al listado de especies de Cione *et al.* (2000), los notoungulados "mesopotamienses" se caracterizan por la abundancia de Toxodontidae, la ausencia de Hegetotheriidae y Mesotheriidae y el último registro de Intertheriidae.

Los antecedentes referidos a la Familia Toxodontidae se inician con d'Orbigny (1842) quien describió la estratigrafía y varios fósiles procedentes de las barrancas del Paraná. Entre dichos fósiles se hallaba la especie *Toxodon paranensis* Laurillard en d'Orbigny, 1842. Poco después, Bravard (1858) mencionó la misma especie para esos niveles a partir de un fragmento de molar superior.

Ameghino reconoció *Toxodontherium compressus* [sic.] Ameghino, 1883, basado en un diente de tamaño considerable procedente de la misma localidad, descrito por él como un canino (Ameghino, 1883a). En trabajos posteriores (Ameghino, 1883b, 1885, 1886), sumó nuevos ejemplares completando la diagnosis de este taxón y también asignó a *Toxodon paranensis* nuevas piezas dentarias indicando, entre las diferencias con *Toxodon* de la región pampeana, su tamaño menor. Ameghino (1885) creó tres



taxones nuevos procedentes del “Mesopotamiense”: una especie que asignó con dudas al género en cuestión, *Toxodon? plicidens* Ameghino, 1885, y otra, de pequeña talla, que denominó *Toxodon foricurvatus* Ameghino, 1885. Además, fundó un taxón nuevo que designó *Haplodontherium wildei* Ameghino, 1885, citando entre sus caracteres dentarios superiores la pérdida de una faja de esmalte y el ensanchamiento de la cavidad de la raíz.

Burmeister (1885) revisó los restos nominados por Bravard (1858), describiendo y figurando nuevas piezas dentarias de *Toxodon paranensis*.

Ameghino (1886) sinonimizó *Toxodon parvulus* Burmeister, 1885, con *T. foricurvatus*; además, creó la especie *T. virgatus* Ameghino, 1886, y una nueva de *Haplodontherium*, *H. limun* [sic.] Ameghino, 1886. También fundó el género *Stenotephanos* Ameghino, 1886, considerando como tipo la especie que el año anterior había asignado con dudas a *Toxodon*, conformando la nueva combina-

ción *S. plicidens* (Ameghino, 1885). Finalmente, creó los taxones *Dilobodon lutarius* Ameghino, 1886, y *Tomodus elautus* Ameghino, 1886.

Ameghino (1887b) erigió el género *Xotodon* Ameghino, 1887, adoptando como especie tipo la que había creado en 1885 para *Toxodon*, surgiendo la nueva combinación *X. foricurvatus* (Ameghino, 1885). Asimismo, Ameghino (1887b), a partir de un incisivo inferior, fundó *Toxodon protoburmeisteri* Ameghino, 1887. Ameghino (1889) definió el género *Eutomodus* Ameghino, 1889, pasando a sinonimia de éste a *T. elautus* y sumó una nueva especie para el género *Toxodontherium*, *T. reverendum* Ameghino, 1889.

Ameghino (1891) asignó con dudas al género santacruzense *Adinotherium* Ameghino, 1887, un premolar inferior recogido de las barrancas del río Paraná por Pedro Scalabrini, que denominó *Adinotherium? paranense* Ameghino, 1891. Ese mismo año, Burmeister (1891) reconoció un taxón nuevo, *Pachynodon modicus* Burmeister, 1891.

Mercerat (1885) creó el género *Dinotoxodon* Mercerat, 1895, con la especie tipo *D. paranensis* (Burmeister, 1885).

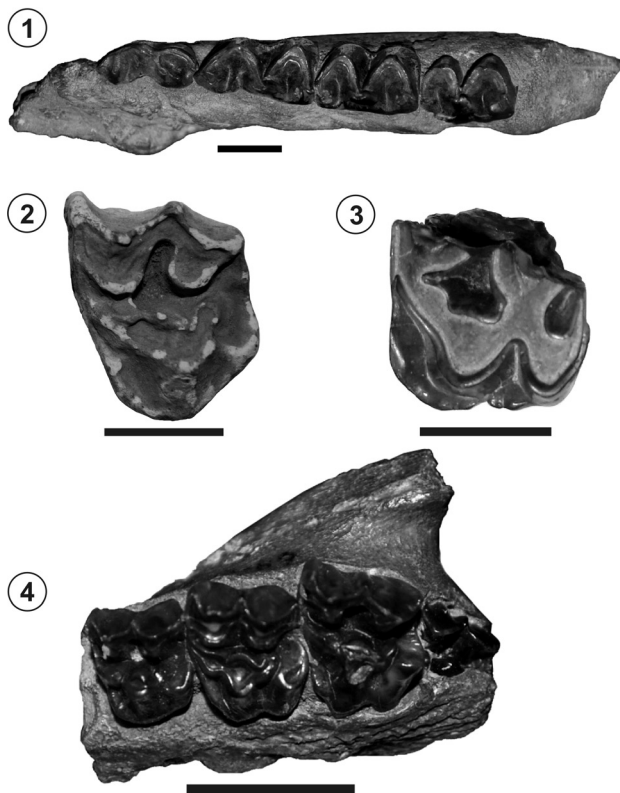
Ameghino (1904a) fundó el género *Palaeotoxodon* Ameghino, 1904, incluyendo la especie *P. paranensis* (Laurillard, en d’Orbigny, 1842); en la lista faunística de la Fm. Ituzaingó de Cione *et al.* (2000, tab. 1) aparecen también asignadas con dudas a este género dos de las especies de Entre Ríos previamente establecidas por Ameghino (1887c), *T. virgatus* y *T. protoburmeisteri*.

Frenguelli (1920a) creó la especie *Xotodon doellojuradi* [sic.] Frenguelli, 1920, a partir de un fragmento mandibular derecho con tres piezas dentarias.

Un ejemplar no determinado específicamente, procedente de Entre Ríos, se asignó con dudas al género *Berroia* Kraglievich, 1931, definido en Uruguay (Cione *et al.*, 2000, tab. 1).

Respecto a la Familia Interatheriidae, Ameghino (1885) describió un fragmento mandibular procedente del “Mesopotamiense” que asignó a *Protypotherium antiquum* Ameghino, 1885. Este taxón había sido mencionado en un catálogo de la sección de la provincia de Buenos Aires en la Exposición continental sudamericana, en 1882, por el mismo Ameghino, permaneciendo como *nomen nudum* hasta 1885 cuando fue descrito.

Kraglievich (1931) fundó un nuevo género y especie de interatérido, *Muñizia paranensis* [sic.] Kraglievich, 1931, que ubicó en la nueva Subfamilia Muñizinae [sic.],



**Figura 1.** Proterotéridos del “Mesopotamiense”. 1, *Brachytherium cuspidatum* (MLP 69-XII-2-4, holotipo), fragmento mandibular derecho con dp2-m1; 2, *Neobrachytherium ameghinoi* (MLP M178), M3 izquierdo; 3, *Diadiaphorus eversus* (MACN A-5866, holotipo), fragmento de molar superior izquierdo; 4, *Protheroherium cervioides* (MLP 69-XII-2-9, holotipo), fragmento de maxilar izquierdo con P4-M3. Escala, 10 mm.

basado en un fragmento de maxilar izquierdo que, según el mismo autor, doblaba en tamaño al de *Protypotherium antiquum*. Posteriormente, fue considerado como un Hegetotheriidae (Patterson, 1934; Simpson, 1945; Paula Couto, 1979), hasta que Cifelli (1985, 1993) volvió a situarlo entre los Intertheriidae, tal como se mantiene actualmente.

Respecto a la Familia Mesotheriidae, Ameghino (1906) incluyó con dudas el género *Trachytypotherium* [sic.] (= *Eutyptotherium*) en la "fauna entrerriana", duda que se mantiene en la lista de Cione *et al.* (2000, tab. 1), aunque en el texto se aclara que la cita previa se debe probablemente a un error de identificación (Cione *et al.*, 2000, p. 208) y, por tanto, sostienen que los mesotéridos están ausentes en el "Conglomerado osífero".

## DISCUSIÓN

De la información suministrada en los antecedentes, se puede reconocer la gran diversidad de "ungulados nativos" registrados en el "Mesopotamiense" y, al mismo tiempo, la necesidad intrínseca de elucidar su compleja sistemática.

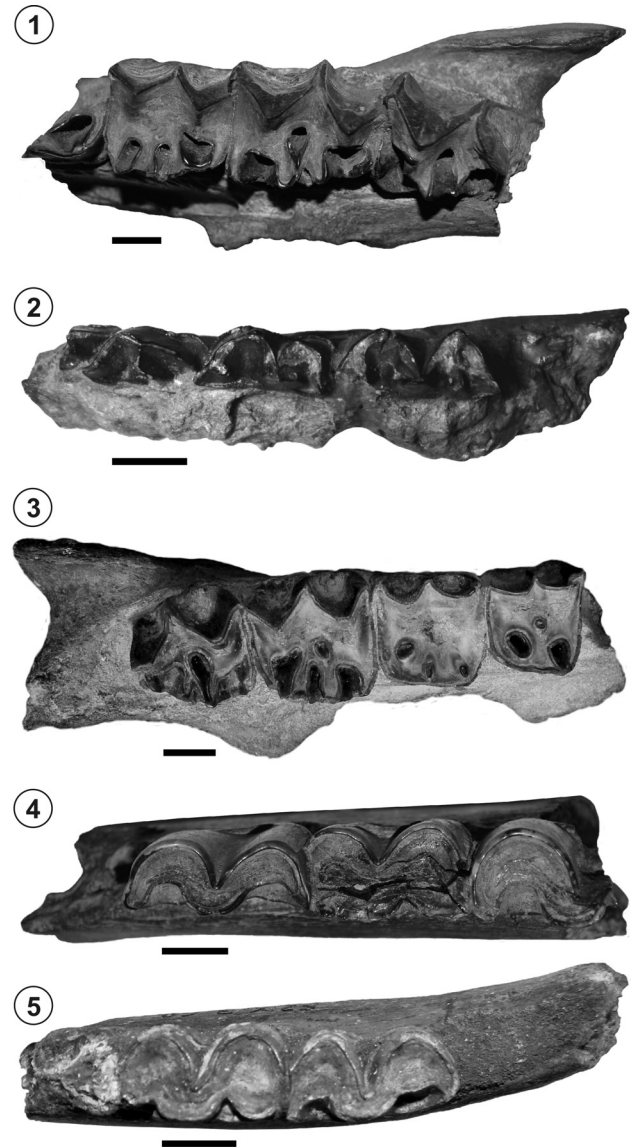
En el "Mesopotamiense", los litopternos son sumamente abundantes, estando representados por las familias Proterotheriidae y Macraucheniidae.

La lista de especies de proterotéridos entrerrianos mencionadas por Soria (2001) y reconocidas posteriormente por Villafañe *et al.* (2006) ha sufrido ciertos cambios a partir del estudio reciente de este grupo llevado a cabo por uno de los autores (Schmidt, 2013). La revisión del material depositado en diferentes instituciones del país (CICYTTP, MASP, MACN, MLP) ha permitido modificar parcialmente el estatus taxonómico de estos ungulados, proponiendo la revalidación de la especie *Brachytherium cuspidatum* –considerada *nomen dubium* por Soria (2001)– a partir de comparaciones del holotipo (MLP 69-XII-2-4, Fig. 1.1) con ejemplares reconocidos preliminarmente como *Lophogonodon gradatum* (ver Schmidt y Cerdeño, 2009). A su vez, las diferencias de tamaño –pero no morfológicas– que separan a las especies de *Lophogonodon* (*L. paranensis* y *L. gradatum*) podrían interpretarse como un dimorfismo sexual intraespecífico. Todo ello lleva al establecimiento de algunas sinonimias genéricas y específicas (Schmidt, 2013).

El género *Neobrachytherium* está registrado en el "Mesopotamiense" de Entre Ríos por una especie, *N. ameghinoi* (Fig. 1.2), coincidiendo con Soria (2001). El estudio del ejemplar tipo de *Epitherium? eversus* (MACN

A-5866, Fig. 1.3) permite corroborar, con ciertas reservas en función de lo escaso del material, la propuesta de Soria (2001) de sus afinidades con *Diadiaphorus* Ameghino, 1887 (ver Ameghino, 1887b).

Finalmente, *Proterotherium cervioides* (Fig. 1.4) se reconoce como el proterotérido más pequeño de Entre Ríos y la única especie del género que da nombre a la familia



**Figura 2.** Macrauchenidos del "Mesopotamiense". 1, *Scalabrinitherium bravardi* (MLP 12-1480), fragmento de maxilar izquierdo con M1–M3; 2, *Oxydontherium zeballosi* (MLP 69-XII-2-8, holotipo), fragmento mandibular derecho con dp1–dp4; 3, *Paranauchenia denticulata* (MACN 4444), fragmento de maxilar derecho con P4–M3; 4, *Promacrauchenia antiqua* (MACN 13201), fragmento mandibular derecho con p4–m1 y trigónido de m2; 5, *Cullinia* sp. (MLP 52-X-3-69), fragmento mandibular derecho con m2–m3. Escala, 10 mm.

(Delupi de Bianchini y Bianchini, 1971; Soria, 2001; Schmidt, 2011, 2013).

Los taxones de Macraucheniiidae entrerrianos también han sufrido algunas modificaciones respecto de la lista presentada por Cione *et al.* (2000). Los cambios más destacados involucran a *Scalabrinitherium bravardi* y *Oxydontherium zeballosi*. Cada una de estas especies incluye ejemplares que manifiestan diferencias métricas, frente a la ausencia de variaciones morfológicas, lo cual permite considerar la existencia de dimorfismo sexual intraespecífico (Schmidt, 2013).

A partir del estudio de un ejemplar inédito, se cuenta con nuevos datos que apoyan la sinonimia de *Mesorhinus* con *Oxydontherium* previamente propuesta por Lydekker (1894), Ameghino (1904a) y Soria (2001).

Finalmente, *Cullinia* estaría representado en el “Mesopotamiense” con una forma no determinada específicamente, pero diferente de la especie tipo *Cullinia levis* Cabrera y Kraglievich, 1931, procedente de la localidad clásica de Arroyo Chasicó (Formación Arroyo Chasicó, Chasicuense, Mioceno Tardío) de Buenos Aires.

Por lo tanto, actualmente se consideran cinco géneros de macraucheníidos en Entre Ríos: *Scalabrinitherium* (Fig. 2.1), *Oxydontherium* (Fig. 2.2), *Paranauchenia* (Fig. 2.3), *Promacrauchenia* (Fig. 2.4) y *Cullinia* (Fig. 2.5), cada uno representado por una especie.

Respecto a los notoungulados entrerrianos, se toma como referencia para la discusión de esta parte del trabajo la lista publicada por Cione *et al.* (2000). Según dicha lista, el Orden Notoungulata está representado en Entre Ríos por dos subórdenes: Toxodontia y Typotheria. En el primero, se incluye la Familia Toxodontidae (Fig. 3) con las cinco subfamilias: Nesodontinae, Xotodontinae, Haplodontheriinae, Toxodontinae y Dinotoxodontinae, reconocidas hasta ese momento. El análisis filogenético realizado por Nasif *et al.* (2000) no apoya esta diferenciación de los toxodóntidos en las subfamilias mencionadas, ya que la mayoría no aparece representando grupos

monofiléticos; por ello, dichos autores solo consideraron como válidas las subfamilias Nesodontinae y Toxodontinae, esta última incluyendo la mayor parte de los géneros reconocidos hasta ahora.

El Suborden Typotheria está presente con la Familia Interatheriidae, Subfamilia Interatheriinae, con dos taxones, cada uno reconocido por un solo resto: *Protypotherium antiquum*, por un fragmento mandibular, y *Munizia paranensis* Kraglievich, 1931, por un maxilar de talla mucho mayor. La actual revisión de materiales inéditos del “Mesopotamiense” no ha proporcionado nuevos ejemplares sobre este grupo (Schmidt, 2013).

Fuera de la provincia de Entre Ríos, en el Mioceno Tardío de Uruguay, Perea *et al.* (1994) y Perea (2005), reconocieron la presencia del toxodóntido *Dinotoxodon paranensis*, a partir de restos colectados en el área de Arazatí (Formación Camacho). Sin embargo, actualmente, Perea *et al.* (2013) sostienen que el resto provendría de la Formación Raigón suprayacente y corresponde a un toxodóntido indeterminado. Cione *et al.* (2000) también indicaron el registro de los toxodontes *Berroia*, *Xotodon*, *Toxodontherium* y *Palaeotoxodon* en el Mio-Plioceno de Uruguay.

El registro de las faunas sudamericanas del Mioceno Tardío presentado por Latrubesse *et al.* (2010, tab. 7) incluye la Formación Solimões (Acre, Brasil), la Formación Urumaco (Venezuela) y la Formación Ituzzaingó (“Mesopotamiense”; Entre Ríos, Argentina); además, refieren la fauna del Mioceno Medio de La Venta (Grupo Honda, Colombia). Las tres primeras son consideradas contemporáneas, correlacionadas faunísticamente sobre la base de sus taxones compartidos. La región de La Venta presenta importantes similitudes faunísticas con las anteriores, pero es más antigua (Cozzuol, 2006). Para los Litopterna Protherootheriidae, Latrubesse *et al.* (2010) indicaron que *Protherootherium* también se halla en Brasil. Además, incluyeron a *Licaphrium* Moreno y Mercerat, 1891 (presente también en Venezuela), *Thoatherium* Ameghino, 1887 (ver Ameghino, 1887b), y *Coelosoma* Ameghino, 1891,



**Figura 3.** Toxodóntidos del “Mesopotamiense”. *Xotodon doellojuradoi* (MLP 52-X-6-21, holotipo), fragmento mandibular derecho con m1–m3. Escala, 10 mm.

como integrantes de la fauna "mesopotamiense", siendo que estos géneros ya habían sido sinonimizados por Soria (2001).

Respecto a los notoungulados, Latrubesse *et al.* (2010) indicaron que *Protypotherium* también está presente en Venezuela y *Toxodontherium* se registra en Brasil. La actual revisión de los notoungulados "mesopotamienses" podrá establecer, probablemente, importantes modificaciones sistemáticas.

## AGRADECIMIENTOS

A J. Noriega y D. Brandoni por invitarnos a participar de este volumen especial. Al Comité Editor y a los revisores C. Montalvo y M. Bond, por sus valiosos comentarios y sugerencias.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1883a. Sobre una colección de mamíferos fósiles recogidos por el profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del río Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 101–116.
- Ameghino, F. 1883b. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del río Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 257–306.
- 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: 1–207.
- Ameghino, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 9: 5–228.
- Ameghino, F. 1887a. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de Monte Hermoso existentes en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 3–20.
- Ameghino, F. 1887b. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1–26.
- Ameghino, F. 1887c. Observaciones generales sobre el orden de los mamíferos extinguidos llamados toxodontes (Toxodontia) y sinopsis de los géneros y especies hasta ahora conocidos. *Anales del Museo de La Plata* 1: 1–66.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–127.
- Ameghino, F. 1891. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 129–167.
- Ameghino, F. 1894. Sobre los ungulados fósiles de la Argentina. Examen crítico de la obra del Señor Lydekker intitulada "a study of the extinct ungulates of Argentina". *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 2: 193–303.
- Ameghino, F. 1904a. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina de Buenos Aires* 57: 162–175.
- Ameghino, F. 1904b. Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 9: 1–541.
- Ameghino, F. 1906. Les Formations sedimentaires du Cretacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 15: 1–568.
- Bond, M. 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: Evolución y paleoambientes. 4<sup>o</sup> Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza, 1986), *Actas* 2: 173–185.
- Bond, M., Cerdeño, E. y López, G. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (Eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Monografías Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid* 12: 257–276.
- Brandoni, D., Schmidt, G.I., Candela, A.M., Noriega, J.I., Brunetto, E. y Fiorelli, L.E. 2012. Fossil Mammals from the Salicas Formation (late Miocene), La Rioja Province, Northwestern Argentina: paleobiogeography, age, and paleoenvironment. *Ameghiniana* 49: 375–387.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná*. (Reimpresión facsimilar) Imprenta del Congreso de la Nación, Buenos Aires, 107 p.
- Burmeister, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por Don Augusto Bravard. *Anales Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 95–173.
- Burmeister, G. 1891. Continuación a las adiciones al examen crítico de los mamíferos terciarios. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 401–461.
- Cabrera, A. y Kraglievich, L. 1931. Diagnóstico previas de los ungulados fósiles de la Formación Arroyo Chasicó. *Notas del Museo La Plata* 1: 107–113.
- Cerdeño, E. 2003. *Neobrachytherium ullumense* (Protheroitheriidae, Litopterna) en el Mioceno Superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 40: 505–508.
- Cerdeño, E., Chiesa, J. y Ojeda, G. 2008. Presence of *Oxydontherium* (Macraucheniiidae, Litopterna) in the Río Quinto Formation, San Luis (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 25: 217–226.
- Cifelli, R. 1985. South American Ungulate Evolution and Extinction. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, Nueva York, p. 249–266.
- Cifelli, R.L. 1993. The Phylogeny of the Native South American Ungulates. En: F. Szalay, M. Novacek y M. McKenna (Eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag, Nueva York, p. 195–216.
- Cifelli, R.L. y Soria, M.F. 1983. Notes on Deseadan Macraucheniiidae. *Ameghiniana* 20: 141–153.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: Age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 185–203.
- Cuvier, G. 1804. Sur les espèces d'animaux dont proviennent les os fossiles répandus dans la pierre à plâtre des environs de Paris. *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris* 3: 275–303.

- Delupi de Bianchini, L.H. y Bianchini, J.J. 1971. Revisión de los Protheroheriinae (Mammalia, Litopterna) del Mesopotamiense. *Ameghiniana* 8: 1–24.
- d'Orbigny, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique Méridionale. Paléontologie*. P. Bertrand, Paris 3: 1–188.
- Freguelli, J. 1920a. Apuntes sobre mamíferos fósiles entrerrianos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 27–54.
- Freguelli, J. 1920b. Contribución al conocimiento de la Geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Kraglievich, L. 1931. Cuatro notas paleontológicas sobre *Octomyodon aversus* Ameghino, *Argyrolagus palmeri* Ameghino, *Tetrastylus montanus* Ameghino y *Muñizia paranensis* n. gen., n. sp. *Physis* 10: 242–266.
- 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*. Imprenta El Siglo Ilustrado, Montevideo, 136 p.
- Latrubesse, E.M., Cozzuol, M.A., da Silva-Caminha, S.A.F., Rigsby, C.A., Apsy, M.L. y Jaramillo, C. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth Science Reviews* 99: 99–124.
- Lydekker, R. 1894. Contributions to knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. 3. A study of extinct argentine ungulates. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina* 2: 1–91.
- Marshall, L.G., Butler, R.F., Drake, R.E., Curtis, G.H. y Tedford, R.H. 1979. Calibration of the Great American Interchange. A radiocarbon chronology for late Tertiary interchange of terrestrial faunas between the Americas. *Science* 204: 272–279.
- Mercerat, A. 1895. Étude comparée sur des molaires de *Toxodon* et d'autres représentants de la même famille. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 4: 207–215.
- Moreno, F.P. y Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica en la provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* 1: 222–236.
- Nasif, N.L., Musalem, S. y Cerdeño E. 2000. A new toxodont from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a phylogenetic analysis of the toxodontidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 591–600.
- Owen, R. 1838. Fossil Mammalia. En: C. Darwin (ed.) *The Zoology of the voyage of H. M. S. Beagle*. Smith, Elder y Co., p. 1–111.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O.E. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana* 7: 372–412.
- Paula Couto, J.C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 590 p.
- Patterson, B. 1934. *Trachytherus*, a tyotherid from The Deseado beds of Patagonia. *Geological series of Field Museum of Natural History* 6: 119–139.
- Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42: 175–190.
- Perea, D., Ubilla, M., Martínez, S., Piñeiro, G. y Verde, M. 1994. Mamíferos neógenos del Uruguay: la Edad Mamífero Huayqueriense en el “Mesopotamiense”. *Acta Geologica Leopoldensia* 12: 375–389.
- Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M., Bostelmann, E. y Martínez, S. 2013. Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 192–206.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25:1–250.
- Rusconi, C., 1932. Nuevos restos de *Scalabrinitherium* del Terciario de Paraná y apuntes relativos a su anatomía craneana. *Revista de Medicina y Veterinaria* 15–19 (2–6), 3–18.
- Schmidt, G.I. 2011. Los Protheroheriidae (Litopterna) de Entre Ríos Argentina: consideraciones nomenclaturales e implicancias sistémáticas. *Ameghiniana* 48: 405–408.
- Schmidt, G.I. 2013. [*Litopterna y Notoungulata (Mammalia) de la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos: Sistemática, Bioestratigrafía y Paleobiogeografía*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 423 p.].
- Schmidt, G.I. y Cerdeño, E. 2009. Nuevos ejemplares de Protheroheriinae (Protheroheriidae, Litopterna) de la Fm. Ituzaingó (“Mesopotamiense”, Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 46: 48R.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–367.
- Simpson, G.G., 1980. *Splendid Isolation. The curious history of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven y Londres, 266 p.
- Soria, M.F. 2001. Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1–167.
- Van Frank, R. 1957. A fossil collection from northern Venezuela. I. Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata). *American Museum Novitates* 1850: 1–38.
- Villafañe, A.L., Ortiz-Jaureguizar, E. y Bond, M. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos* 62: 155–166.
- Vucetich, M.G., Reguero, M.A., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A.A., Deschamps, C.M., Gelfo, J.N., Goin, F.J., López, G.M., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Scillato Yané, G.J. y Vieytes, C.E. 2007. Mamíferos continentales del Paleógeno argentino: las investigaciones de los últimos cincuenta años. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (Eds.), *Ameghiniana, 50 aniversario. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 11: 239–255.