

# CONSIDERACIONES SISTEMÁTICAS Y BIOESTRATIGRÁFICAS ACERCA DE *THOATHERIOPSIS MENDOCENSIS* SORIA, 2001 (LITOPTERNA, PROTEROTHERIIDAE)



AMALIA L. VILLAFANE<sup>1</sup>, GABRIELA I. SCHMIDT<sup>2</sup> y ESPERANZA CERDEÑO<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Av. Fontana 140, U9100GYO Trelew, Argentina. [avillafane@mef.org.ar](mailto:avillafane@mef.org.ar)

<sup>2</sup>Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción CICYTTP- CONICET, Matteri y España, E3105BWA Diamante, Argentina. [gschmidt@cicytp.org.ar](mailto:gschmidt@cicytp.org.ar)

<sup>3</sup>Departamento de Paleontología, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), Centro Científico Tecnológico-CONICET-Mendoza. Av. Ruiz Leal s/n, 5500 Mendoza, Argentina. [espe@mendoza-conicet.gov.ar](mailto:espe@mendoza-conicet.gov.ar)

**Resumen.** En el marco de la revisión de la Familia Proterotheriidae, se ha estudiado el ejemplar MLP 81-XI-28-1 de *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, procedente del Anfiteatro de Cacheuta (Mendoza, Argentina). Se ha completado la diagnosis, incorporando caracteres dentarios no considerados previamente. Su origen es impreciso, pero podría corresponder al hallazgo mencionado por Rolleri en un informe inédito, en los “niveles de Mariño”, aunque no se descarta totalmente que fuera Minoprio el colector del fósil. Se concluye que MLP 81-XI-28-1 procede de la Formación Mariño, sin precisar si proviene del Miembro Areniscas Entrecruzadas o del Miembro Estratos de Mariño, ambos aflorantes en el Anfiteatro de Cacheuta. Constituye, en cualquier caso, un nuevo elemento faunístico de esta formación que se suma a los mamíferos hallados en las Areniscas Entrecruzadas del área de Divisadero Largo (Mendoza; Mioceno temprano). El análisis filogenético sugiere que *T. mendocensis*, junto al clado que contiene a *Neobrachytherium intermedium* (Moreno y Mercerat) del Huayqueriense, a *Thoatherium minusculum* Ameghino del Santacrucense y a *Epitherium laternarium* Ameghino y *Eoauchenia primitiva* Ameghino del Montehermosense, aparece más próximo a *Diadiaphorus majusculus* Ameghino del Santacrucense que a *Lophogonodon paranensis* Ameghino del Huayqueriense. Estos resultados podrían sugerir que algunos linajes de Proterotheriidae registrados entre el Mioceno medio y el Mioceno tardío tuvieron un origen en una diversificación temprana (Santacrucense) y se registran desigualmente tanto desde el punto de vista geográfico como estratigráfico. Un futuro análisis con un muestreo más amplio de taxones y caracteres podría confirmar esta hipótesis.

**Palabras clave:** Proterotheriidae. Sistemática. Formación Mariño. Mioceno. Mendoza.

**Abstract.** SYSTEMATIC AND BIOSTRATIGRAPHIC CONSIDERATIONS ON *THOATHERIOPSIS MENDOCENSIS* SORIA, 2001 (LITOPTERNA, PROTEROTHERIIDAE). The revision of the Family Proterotheriidae has led to the study of the specimen MLP 81-XI-28-1 of *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, found in the so-called Anfiteatro de Cacheuta (Mendoza Province, Argentina). We expanded the diagnosis, incorporating dental characters that were not considered previously. Its origin is uncertain, but it could correspond to the finding mentioned by Rolleri in an unpublished report, in the “Mariño beds”, without totally discarding the possibility of being Minoprio the collector of the fossil. We conclude that the specimen MLP 81-XI-28-1 comes from the Mariño Formation, though it cannot be established whether it comes from the Areniscas Entrecruzadas Member or the Estratos de Mariño Member, both outcropping at Anfiteatro de Cacheuta. It constitutes in any case a new faunal element of this formation and adds to the mammals found at the Areniscas Entrecruzadas in Divisadero Largo area (Mendoza; early Miocene). The phylogenetic analysis suggests that *T. mendocensis*, together with the clade that contains the Huayquerian *Neobrachytherium intermedium* (Moreno y Mercerat), the Santacrucian *Thoatherium minusculum* Ameghino, and the Montehermosan *Epitherium laternarium* Ameghino and *Eoauchenia primitiva* Ameghino, is closer to *Diadiaphorus majusculus* Ameghino (Santacrucian Age) than to *Lophogonodon paranensis* Ameghino (Huayquerian Age). These results suggest that some lineages of Proterotheriidae recorded between the middle and late Miocene had an origin in an early diversification (Santacrucian), and they are unequally recorded both geographically and stratigraphically. A future analysis with a broader sampling of taxa and characters may confirm this hypothesis.

**Key words:** Proterotheriidae. Systematic. Mariño Formation. Miocene. Mendoza.

EN el contexto de la revisión sistemática de la Familia Proterotheriidae (Litopterna), se ha reestudiado la especie *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, 2001, fundada sobre el ejemplar MLP 81-XI-28-1, procedente del Anfiteatro de Cacheuta (Mendoza, Argentina; Fig. 1). La presencia de proterotéridos en la provincia de Mendoza fue mencionada por primera vez por Yrigoyen (1993), aludiendo a un informe inédito de

Rolleri (Hoja 23c, Mendoza, de 1950). Yrigoyen (1993, p. 127) señaló: “dentro de la zona al este del yacimiento Cacheuta, en niveles de Mariño, Rolleri coleccionó restos de *Licaphrium* cf. *floweri*, al parecer de Edad santacruciana, del Mioceno temprano”. Estos restos nunca fueron descriptos ni figurados como tal especie —*L. floweri* Ameghino, 1887a es sinónimo de *Anisolophus floweri* (Ameghino, 1887a) según

Soria (2001)— ni aparecieron referidos en trabajos posteriores. Por otra parte, Soria (2001) consideró el ejemplar MLP 81-XI-28-1, procedente del Anfiteatro de Cacheuta (Mendoza) como el holotipo de un taxón nuevo que denominó *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, 2001, refiriéndolo a una posible Edad Huayqueriense (Mioceno tardío). Asimismo, Soria (2001) consideró que este taxón posee mayores afinidades con *Lophogonodon* Ameghino, 1904, un taxón de Edad Huayqueriense, pero evolutivamente comparable a algunos taxones de Edad Santacrucense.

En este trabajo se realiza una redescrición de la especie *Thoatheriopsis mendocensis*, se pone a prueba su posición filogenética entre los Protheroheriidae a través de un análisis cladístico y se discute su procedencia geográfico-estratigráfica y su relación con la fauna conocida de la Formación Mariño.

**MATERIALES Y MÉTODOS**

Para el estudio taxonómico del ejemplar MLP 81-XI-28-1 se siguió particularmente el trabajo de Soria (2001). Sin embargo, en cuanto a la nomenclatura anatómica, es conve-

niente aclarar que Soria utilizó los términos neoparacónido y neoparalófidio, en lugar de paracónido y paralófidio, porque sostenía que los ancestros directos de esta familia no poseen dichas estructuras, por lo que el lófidio anterior de los proterotéridos no sería homólogo al de otras especies más antiguas. Aquí se utilizan los términos tradicionales paracónido (Osborn, 1907) y paralófidio (Van Valen, 1966) en un sentido topológico, porque no se cuenta, hasta el momento, con un análisis filogenético que incluya especies representativas de otras familias relacionadas, como Anisolambdidae (según Soria, 2001) o Didolodontidae, que permita justificar la falta de homología.

Se efectuó un análisis filogenético a través de la metodología cladística (detallada en el apartado correspondiente) para tratar de establecer las relaciones de *T. mendocensis* con otros proterotéridos.

Los ejemplares de otras especies incluidas en las comparaciones morfológicas y en el análisis filogenético se encuentran como información suplementaria en línea (Apéndice 1).

**Abreviaturas institucionales.** MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (A, Colección Nacional Florentino Ameghino; Pv, Colección de Paleovertebrados); MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

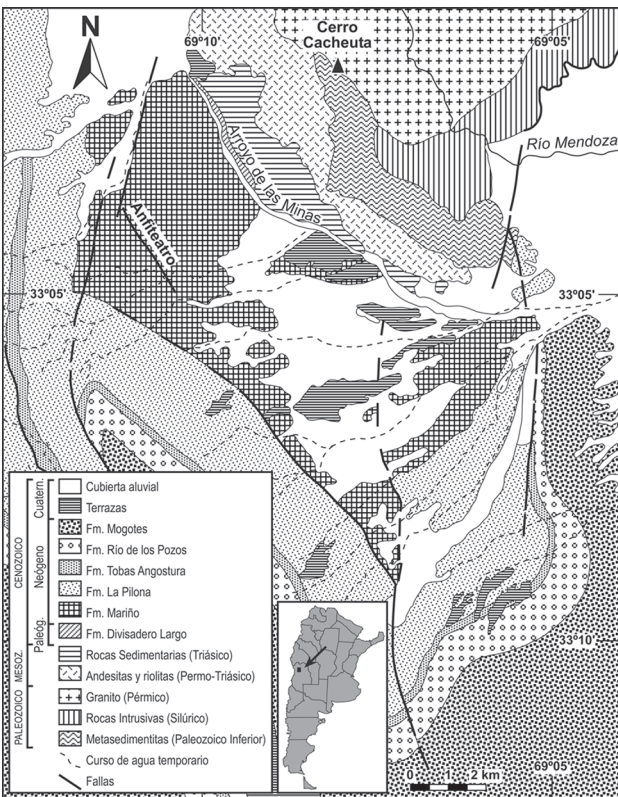
**Abreviaturas anatómicas.** LL, longitud labiolingual; M/m, molar superior/inferior; MD, longitud mesiodistal; P/p, premolar superior/inferior.

**CONTEXTO GEOGRÁFICO Y ESTRATIGRÁFICO**

Los afloramientos cenozoicos predominantes en el área mendocina de Cacheuta, en particular en el llamado Anfiteatro, unos 100 km al SO de la ciudad de Mendoza, corresponden a la Formación Mariño (Biondi, 1936; Rolleri y Criado Roque, 1970). La Formación Mariño se divide en tres miembros: Conglomerado Violáceo, en la base, Areniscas Entrecruzadas, en la sección media, y Estratos de Mariño en la sección superior.

En cuanto a la edad, la Formación Mariño fue asignada primero al Oligoceno–Mioceno temprano (Yrigoyen, 1993) y posteriormente al Mioceno medio, entre 15,7 y 12,2 Ma (Irigoyen, 1997; Irigoyen *et al.*, 2000, 2002). Los estudios recientes de los mamíferos hallados en los niveles aflorantes en Divisadero Largo (cercanos a la ciudad de Mendoza) pusieron de manifiesto que al menos el Miembro Areniscas Entrecruzadas de la formación corresponde al Mioceno temprano (Cerdeño *et al.*, 2006; Cerdeño, 2007; Cerdeño y Vucetich, 2007).

El registro paleontológico de la Formación Mariño es escaso



**Figura 1.** Localización geográfica del área del Anfiteatro de Cacheuta (Mendoza) y distribución de las formaciones geológicas aflorantes (modificado de Irigoyen *et al.*, 2002)/ geographic location of the Anfiteatro de Cacheuta area (Mendoza) and distribution of the outcropping geological formations (modified from Irigoyen *et al.*, 2002).

y fragmentario, incluyendo algunos restos de bivalvos de agua dulce al sur del cerro Cacheuta (Rusconi, 1949), microfloras halladas en la zona de Salagasta, en el extremo norte de la provincia (Sepúlveda, 1999), algunos restos vegetales (raíces, fragmentos de troncos y una probable semilla) e icnitas indeterminadas en la zona de Potrerillos-Cacheuta (Zavattieri *et al.*, 2001). En lo que se refiere a mamíferos, los únicos datos previos a las investigaciones recién mencionadas en Divisadero Largo eran el informe ya comentado de Rolleri referido por Yrigoyen (1993) y una alusión en el trabajo de Simpson *et al.* (1962, p. 281) a la presencia, en la cuenca de Cacheuta, de un xenartro notroterino similar a *Pronothrotherium* Ameghino, 1907, pero de aspecto más primitivo, encontrado unos 20 m sobre los niveles más altos de las Areniscas Entrecruzadas. De este hallazgo tampoco existen citas posteriores. Por tanto, el registro más preciso de mamíferos en la Formación Mariño se remite al mesotérido cf. *Altitypotherium chucalensis* (Cerdeño, 2007) y al roedor *Scleromys* sp. (Cerdeño y Vucetich, 2007), en el área de Divisadero Largo, y al proterotérido objeto de este estudio, *Thoatheriopsis mendocensis*, en el Anfiteatro de Cacheuta.

El informe original de Rolleri de 1950 no pudo ser localizado, aunque se encontró una copia-borrador de la Hoja geológica 23c-Mendoza del año 1956 por el mismo autor, inédita (biblioteca del SEGEMAR de Mendoza), en la que sólo aparece una breve mención (p. 79) del hallazgo de “restos de mamíferos en las Tobas Grises Inferiores y en los Estratos de Mariño (en la zona de Yagüel, Cacheuta)”, sin ninguna precisión sobre ellos.

Por otra parte, Soria (2001, p. 86) señaló los datos siguientes para el ejemplar MLP 81-XI-28-1: “Edad Huayqueriense? Unidad litoestratigráfica no precisada” y “Anfiteatro de Cacheuta, Dpto. Tupungato, Pcia. de Mendoza”. Además, indicó: “De acuerdo a la ficha correspondiente, el holotipo de este nuevo Proterotheriidae provendría de niveles asignados a la Edad Huayqueriense, del área de Cacheuta”; y más adelante: “De acuerdo a la información disponible (Pascual y Odreman Rivas, 1973; Rolleri y Fernández Garrasino, 1979), los niveles portadores podrían ser los correspondientes a las “Tobas grises superiores”, aflorantes en dicha región”. En cuanto a estas dos referencias, parece una mala interpretación del autor, ya que Rolleri y Fernández Garrasino (1979) se refirieron a los restos de mamíferos de las Tobas Grises Inferiores (no de las Superiores) aludiendo al trabajo de Pascual y Odreman Rivas (1973), quienes en realidad señalaron que “... no se conocen incuestionables restos de mamíferos que ratifiquen esta antigüedad” (Pascual y Odreman Rivas, 1973, p. 309 —refiriéndose, entre otras, a la Formación Mariño y las Tobas Grises Inferiores).

Las Tobas Grises Inferiores fueron renombradas como Tobas La Higuera por Yrigoyen (1993) e incluidas posteriormente como base de la Formación La Pilona, suprayacente a la Formación Mariño (Irigoyen 1997; Irigoyen *et al.*, 2002). Las Tobas Grises Superiores, renombradas Formación Tobas Angostura (Yrigoyen, 1993), suprayacen a la Formación La Pilona. De acuerdo a los datos de Irigoyen *et al.* (2002), ambas formaciones afloran hacia el oeste y el sur del llamado Anfiteatro, el cual está dominado por afloramientos de la Formación Mariño (Fig. 1). En esta última zona estaría localizado el yacimiento de petróleo Cacheuta aludido por Rolleri (en Yrigoyen, 1993; ver también Devizia, 1993, donde aparece también la nominación Jagüel).

Por otro lado, existe una incongruencia entre las fichas del MLP referidas al espécimen MLP 81-XI-28-1. Una se encuentra junto al ejemplar e indica como colector a “Minoprio (donado por Contreras)”; esto coincide con los datos proporcionados por el Lic. M. Bond (com. pers., 2011), quien asegura que el fósil en cuestión le fue entregado a él personalmente por el Dr. Contreras en una visita a Mendoza en 1979 (hecho que, sin embargo, no garantiza que el colector real fuera Minoprio). En otra ficha incluida en el fichero de la colección del MLP y en el libro de entradas (escrito en 1981 por el curador, Dr. Reguero, tras serle entregado el ejemplar por el Dr. Pascual; M. Reguero, com. pers., 2011) figura Edgardo Rolleri como colector. Este segundo caso sería más congruente con los datos del informe inédito de Rolleri, de acuerdo a lo expresado por Yrigoyen (1993). Más allá de esta incongruencia, ambas versiones mantienen como procedencia del fósil al área del Anfiteatro de Cacheuta. Con esta premisa y considerando los extensos afloramientos de la Formación Mariño en esa área (Fig. 1), se concluye que *T. mendocensis* proviene de dicha formación, sin poder precisar a qué miembro corresponde, ya que tanto el medio (Areniscas Entrecruzadas) como el superior (Estratos de Mariño) afloran en el Anfiteatro de Cacheuta (Irigoyen *et al.*, 2000).

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden LITOPTERNA Ameghino, 1889

Suborden LOPHOPTERNA Cifelli, 1983

Familia PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887a

Género *Thoatheriopsis* Soria, 2001

**Especie tipo.** *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, 2001.

**Diagnos amplificada.** Proterotérido de talla mediana, comparable en el tamaño de las piezas dentarias a las especies de *Neobrachytherium* Soria, 2001, y un 30% menor que *Dia-*

*diaphorus majusculus* Ameghino, 1887a. Presenta la siguiente combinación única de caracteres: premolares y molares mesodontes, sin pliegues labiales de paracono y metacono; cuenca del trigono poco profunda y P3–M3 con parastilo y mesostilo muy desarrollados, comparables a los que presenta *D. majusculus*, aunque el parastilo está proyectado más labialmente como en *N. intermedium* (Moreno y Mercerat, 1891); P1–P4 con cingulo lingual muy desarrollado, extendido desde la base del paraconulo hasta la base del hipocono, como en algunos especímenes de *D. majusculus*; P3–P4 con hipocono desarrollado y cercano al protocono como en *D. majusculus*, *N. morenoi* (Rovereto, 1914) y *N. intermedium*; P3 con metacónulo muy reducido y unido al protocono como en *D. majusculus*; P4 con metacónulo reducido y cercano al protocono como en *D. majusculus*, *N. intermedium* y *N. morenoi*; M1–M2 con hipocono aislado y muy desarrollado como en *Lophogonodon paranensis* Ameghino, 1904, y *D. majusculus*; M1–M2 con metacónulo conspicuo y cercano al protocono como en *L. paranensis* y con precingulo unido al protocono como en *D. majusculus*; M3 con hipocono, a diferencia de *L. paranensis* y *D. majusculus* que carecen de esta cúspide.

**Expanded diagnosis.** *Mid-sized proterotheriid, tooth size similar to the species of Neobrachytherium Soria, 2001, and 30% smaller than Diadiaphorus majusculus Ameghino, 1887a. It presents a unique combination of characters: mesodont premolars and molars, without paracone and metacone folds; shallow trigon basin and P3–M3 with parastyle and mesostyle markedly developed, comparable to D. majusculus, although the parastyle is more labially projected as in N. intermedium (Moreno y Mercerat, 1891); P1–P4 with well-developed lingual cingulum, extended from the base of paraconule to the base of hypocone, as in some specimens of D. majusculus; P3–P4 with developed hypocone, and close to the protocone as in D. majusculus, N. morenoi (Rovereto, 1914), and N. intermedium; P3 with very reduced metaconule and joined to the*

*protocone as in D. majusculus; P4 with reduced metaconule, and close to the protocone as in D. majusculus, N. intermedium, and N. morenoi; M1–M2 with isolated hypocone and very developed as in Lophogonodon paranensis Ameghino, 1904, and D. majusculus; M1–M2 with conspicuous metaconule and close to the protocone as in L. paranensis, with precingulum joined to the protocone as in D. majusculus; M3 with hypocone in contrast with L. paranensis and D. majusculus, which lack this cusp.*

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Anfiteatro de Cacheuta, Mendoza (Fig. 1) en niveles de la Formación Mariño: Miembro Areniscas Entrecruzadas (Mioceno temprano) o Miembro Estratos de Mariño (Mioceno medio; Irigoyen et al., 2000).

**Thoatheriopsis mendocensis Soria, 2001**

**Figura 2**

**Diagnosis.** La misma del género por monotipia.

**Holotipo.** MLP 81-XI-28-1, series dentarias superiores de un mismo individuo, con P1–P4 izquierdos y P1–M3 (P4 incompleto) derechos (Fig. 2).

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** La misma del género.

**Descripción.** El ejemplar MLP 81-XI-28-1 corresponde a un individuo adulto con un desgaste dentario moderado (Fig. 2; Tab. 1).

El P1 es de sección triangular como en *Diadiaphorus majusculus*. Presenta un cingulo lingual que se extiende desde la región mesial hasta la distal mientras que en *D. majusculus* aparece desde la mitad mesiolingual hasta el extremo distal y está menos desarrollado que el de *T. mendocensis*. Los P1 y P2 presentan un cingulo labial en forma de W abierta, bajo, delgado y poco saliente. Este cingulo está más desarrollado en P3–M3 e interrumpido por la presencia del mesostilo.

El P2 es de contorno trapezoidal, pero más alargado labiolingualmente que en *Lophogonodon gradatum* (Ameghino, 1891), *Neobrachytherium intermedium* y *D. majusculus*. Presenta cinco cúspides muy marcadas, más evidentes en el P2 derecho debido al menor desgaste respecto al izquierdo. Hay una cúspide principal labial, el paracono, un protocono conspicuo, esbozos de hipocono y paraconulo y una pequeña cúspula sobre el cingulo mesiolingual. Si bien hay un patrón de cúspides similar en el P2 de algunos especímenes de *D. majusculus* (MACN A 9118-35, MACN A 9198-99), en *T. mendocensis* dichas cúspides están más diferenciadas.

Los P3–M3 poseen el parastilo y el mesostilo muy desarrollados como en *D. majusculus*, pero a diferencia de esta especie, el parastilo en los P3–M1 está proyectado más la-

**TABLA 1 - Dimensiones (en mm) de la dentición de Thoatheriopsis mendocensis, MLP 81-XI-28-1/ dental dimensions of Thoatheriopsis mendocensis, MLP 81-XI-28-1.**

	P1	P2	P3	P4
MD	8,7 9,6	10,7 10,9	12,2 11,5	- (12,6)
LL	8,4 8,1	11,3 11,6	14,4 15,4	- -
	M1	M2	M3	
MD	13,8 -	(15) -	14,5 -	
LL	17,4 -	18,6 -	17,5 -	

bialmente, como en *N. intermedium*. Como ocurre en algunos proterotéridos (e.g., *D. majusculus*, *L. paranensis*, *N. morenoi*), los P3–P4 son molariformes, con protocono, paracono, metacono e hipocono desarrollados. El cíngulo lingual es fuerte y se extiende desde el margen mesial del paracónulo hasta el margen lingual del hipocono, como en algunos especímenes de *D. majusculus* (MLP 12-306, MLP 12-305, MACN A 2844); sin embargo y a diferencia de éstos, el cíngulo está más engrosado y presenta crenulaciones. El P3 posee hipocono y metacónulo al igual que *N. intermedium*, pero difieren en la posición de estas cúspides. El metacónulo es intermedio entre el protocono y el hipocono en *T. mendocensis*, mientras que se une al hipocono en *N. intermedium* (MACN Pv 8429). Los molares de *T. mendocensis* carecen de cíngulo lingual y en su lugar presentan una superficie crenulada y ensanchada en la base de la corona. Los M1–M2 son similares en morfología, aunque el M2 es un 17% mayor. El metacónulo está presente en ambos dientes y en el M2, que presenta menor desgaste, es conspicuo y cercano al protocono, condición también presente en el espécimen MACN Pv 14303 referido a *L. paranensis*, siendo una condición variable en esta especie (Soria, 2001). El precíngulo es relativamente corto, debido a que el paracónulo se ubica próximo al protocono, casi a un mismo nivel y en el sector medio de la cara mesial. En *Diadiaphorus* Ameghino, 1887a, en cambio, el precíngulo es más alargado labiolingualmente, ya que el paracónulo está ubicado en una posición más labial respecto al protocono. Como se observa en otras especies de

proterotéridos, como *D. majusculus*, *Anisolophus floweri* y *Tetramerorhinus lucarius* Ameghino, 1894, el precíngulo se conecta al protocono. El hipocono está muy desarrollado y no hay entocrista, quedando un *sulcus* lingual bien marcado entre dicha cúspide y el protocono. El M3 es trapezoidal, con el margen distal más corto que el mesial. El hipocono está presente y está separado del protocono y del metacónulo.

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Con el propósito de poner a prueba la posición filogenética de *Thoatheriopsis mendocensis*, dentro del contexto de los Proterotheriidae, se realizó un análisis cladístico a partir del presentado por Kramarz y Bond (2005), con modificaciones en el número y la codificación de los caracteres y en la cantidad de unidades terminales, resultando en una matriz de 16 taxones y 21 caracteres (Apéndices 2 y 3).

Se utilizaron cinco de los siete taxones de Proterotheriidae (*sensu* Soria, 2001) analizados originalmente por Kramarz y Bond (2005): *Lambdaconus lacerum* (Ameghino, 1902), *Paramacrauchenia scamnata* (Ameghino, 1902), *Picturotherium migueli* Kramarz y Bond, 2005, *Thoatherium minusculum* Ameghino, 1887a, y *Neobrachytherium intermedium*, y se incorporaron once especies más: *Diadiaphorus majusculus*, *Prolicaphrium specillatum* Ameghino, 1902, *Proterotherium cervioides* Ameghino, 1883, *Thoatheriopsis mendocensis*, *Anisolophus floweri*, *Anisolophus minusculus* (Roth, 1899), *Lophogonodon paranensis*, *Epitherium laternarium* Ameghino, 1888, *Tetramerorhinus lucarius* y *Eoauchenia pri-*

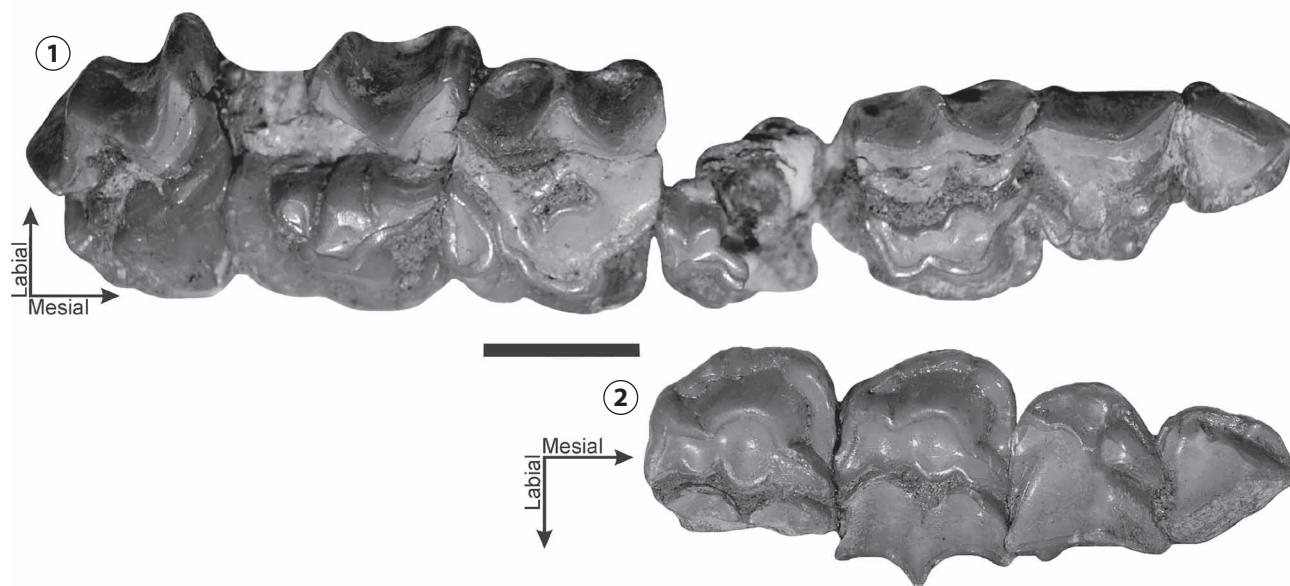


Figura 2. *Thoatheriopsis mendocensis* Soria, MLP 81-XI-28-1. 1, P1–M3 derechos/ right P1–M3; 2, P1–P4 izquierdos/ left P1–P4. Escala/ scale= 1 cm.

*mitiva* Ameghino, 1887b. Las topologías fueron enraizadas con *Paranisolambda prodromus* (Paula Couto, 1952), dado que representa el taxón mejor conocido para el grupo considerado como Familia Anisolambdidae dentro de Liptopterna (Soria, 2001) o bien como una subfamilia de Proterotheriidae (Cifelli, 1983).

En este análisis sólo se incluyeron caracteres dentarios, que son los únicos que pudieron ser codificados para todos los taxones analizados. Se agregaron cuatro caracteres nuevos a la lista publicada por Kramarz y Bond (2005) y se modificaron los estados de otros seis (Apéndice 2), al tiempo que se eliminaron los caracteres originales 1 y 7. Respecto del primero, Kramarz y Bond (2005) consideraron la forma de M1 y M2 con dos estados: (0) más ancho que largo y (1) cuadrangular. Sin embargo, en los taxones incluidos en este análisis, no es posible determinar claramente la condición de uno u otro estado debido a que existe una variación continua y la separación de estados es arbitraria. El carácter 7 de Kramarz y Bond (2005) contempla la presencia o ausencia del cíngulo anterolingual en P2. En el P2 de todos los taxones aquí considerados hay un cíngulo que se extiende desde el paracono hasta el protocono, excepto en *D. majusculus*, donde este cíngulo corre desde el parastilo hasta el hipocono, por lo cual este carácter no es informativo en el contexto del presente análisis filogenético.

En cuanto a las modificaciones realizadas, el grado de hipsodontia (carácter 1 del presente análisis) incorpora un estado más (protohipsodonte) a los dos considerados por Kramarz y Bond (2005; braquiodonte y mesodonte), por el hecho de incluir a *Epitherium laternarium* y *Eoauchenia primitiva* en el análisis, con un grado de hipsodontia más avanzado que los restantes proterotéridos mesodontes. Respecto a los pliegues labiales, no solo se considera su presencia o ausencia (carácter 3 de Kramarz y Bond, 2005), sino también el grado de desarrollo de los mismos (Apéndice 2, carácter 2), ya que se observa, por ejemplo, que *Proterotherium cervioides* tiene pliegues labiales más desarrollados que *Prolicaphrium specillatum*.

El carácter 9, relativo al metacónulo en el P4, ha sido modificado agregando un estado más: metacónulo cercano al metacono [2] debido a la condición presente en *D. majusculus*. Respecto al metacónulo de M1–M2 (Apéndice 2, carácter 10), se separó el estado 1 de Kramarz y Bond (2005, carácter 11) en dos estados (unido al hipocono y unido a la pared entre el hipocono y el protocono), se eliminó el estado 2 de la definición original (metacónulo ausente), dado que esta condición no es observada en ninguno de los taxones

en estudio, y se agregaron dos estados más (unido al metacono y aislado). En cuanto al desarrollo del hipocono de P4 (Kramarz y Bond, 2005; carácter 10), los taxones aquí considerados no presentan estadios intermedios, por lo que se codifica como ausente/presente (Apéndice 2, carácter 14). Por último, los caracteres 20 y 21 resultan de la modificación del carácter 15 de la lista de Kramarz y Bond (2005). Estos autores consideraron paracónido y paralófidio como estructuras dependientes. Sin embargo, ante la presencia de especies que no presentan paracónido, pero sí paralófidio, se impone la necesidad de tratarlos como dos caracteres independientes. En el carácter 20, además, se agregó el estado [2] para caracterizar a *P. prodromus* que posee un paracónido desarrollado con tendencia a unirse al metacónido.

El análisis filogenético fue realizado usando máxima parsimonia bajo pesos iguales, mediante el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008a,b), utilizando una búsqueda exhaustiva de enumeración implícita que garantiza encontrar todos los árboles de máxima parsimonia. Los caracteres multiestado 1, 2, 4, 6 y 19 se consideraron como ordenados.

La búsqueda resultó en tres árboles más parsimoniosos de 51 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 0,59 y un índice de retención (RI) de 0,7. Las tres hipótesis filogenéticas muestran diferencias en la resolución de las formas más basales tales como *T. lucarius*, *P. cervioides*, *P. specillatum*, el clado formado por *A. floweri*, *A. minusculus* y el clado formado por *P. migueli*, *L. lacerum* y *P. scamnata*. Estas diferencias se reflejan en una politomía basal en el árbol de consenso estricto (Fig. 3, nodo 1). El clado formado por *P. migueli*, *P. scamnata* y *L. lacerum* (Fig. 3, nodo 2) está soportado por una sola sinapomorfia no ambigua: hipocono y protocono muy unidos en M1–M2 (6 [0]). Dentro de este clado, las dos últimas especies se ubican como grupos hermanos (Fig. 3, nodo 3), compartiendo dos sinapomorfias no ambiguas presentes en todos los árboles: ausencia de hipocono en el P4 (14 [0]) y ausencia de protocono en el P2 (17 [0]). *Anisolophus minusculus* y *A. floweri* forman un grupo monofilético (Fig. 3, nodo 4) con una sola sinapomorfia no ambigua: protocono e hipocono con tendencia a separarse (6 [1]).

Por otro lado, el nodo 5 (Fig. 3) muestra a *L. paranensis* como grupo hermano de los taxones restantes y se encuentra soportado por dos sinapomorfias no ambiguas: molares mesodontes (1 [1]) y parastilo más desarrollado en M1–M3 (5 [2]). *Lophogonodon paranensis* se ubica basalmente dentro de este clado debido a que las formas más derivadas (Fig. 3, nodo 6) comparten dos sinapomorfias no

ambiguas: estilos desarrollados (4 [2]) y lóbulo distal del m3 ausente (18 [1]). *Thoatheriopsis* comparte con formas más derivadas (tales como *N. intermedium*, *T. minusculum*, *E. primitiva* y *E. laterarium*; Fig. 3, nodo 7) la presencia

de hipocono en el M3 (16[1]). Las sinapomorfias no ambiguas de los nodos sucesivos que justifican la posición basal de *Thoatheriopsis* dentro del nodo 7 son las siguientes: nodo 8: precíngulo de M1–M3 no unido al protocono (7[0]) y

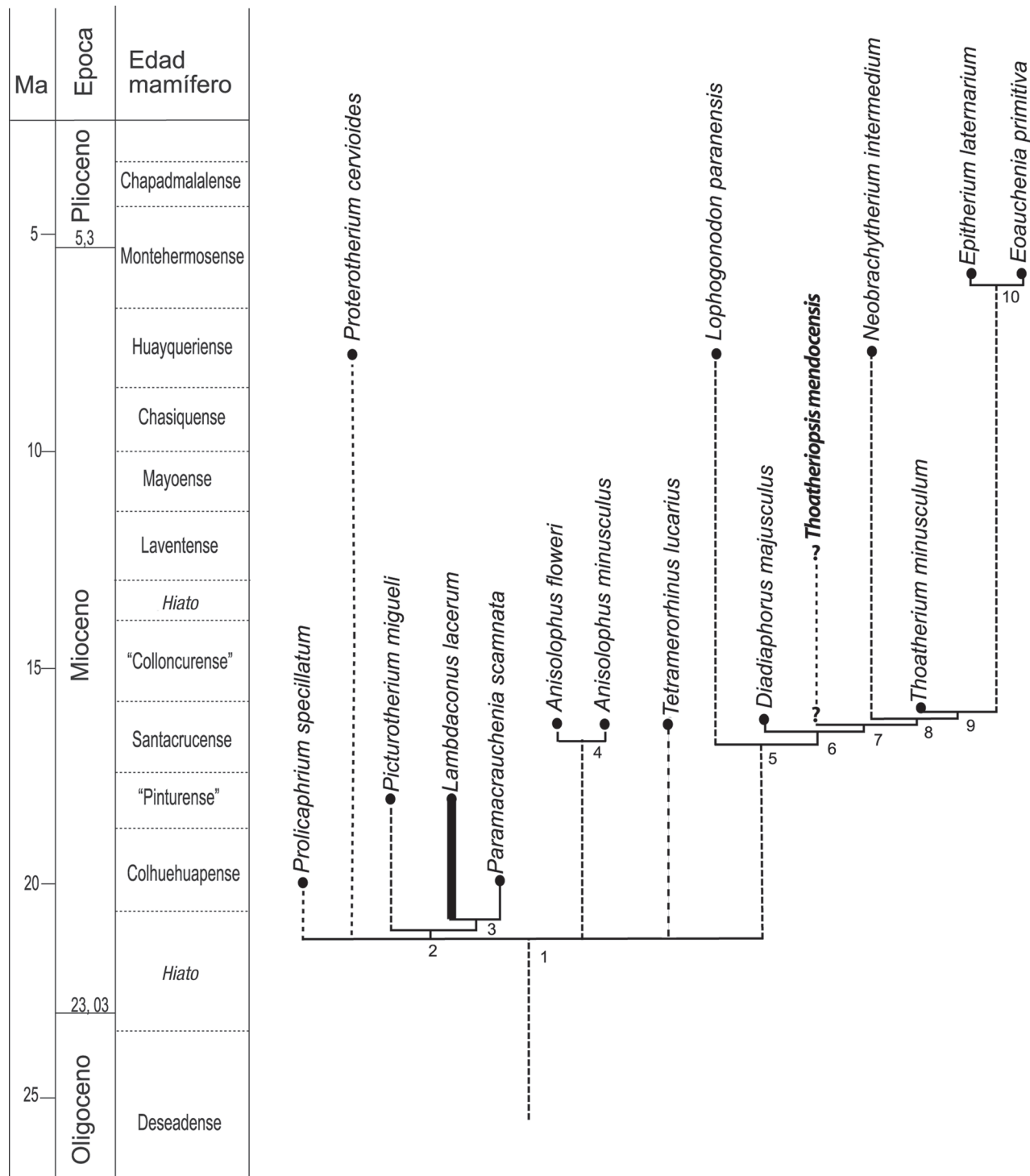


Figura 3. Árbol de consenso estricto del análisis cladístico de los Proterotheriidae (largo del árbol= 51) con la correlación temporal de los taxones utilizados/ strict consensus tree of the cladistic analysis of Proterotheriidae (tree length= 51) with the temporal correlation of the taxa.

metacónulo en M1–M2 poco desarrollado (11[0]); nodo 9: estilos moderadamente desarrollados (4[1]); y nodo 10: molares protohypsodontes (1[2]) (Fig. 3).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La revisión del espécimen MLP 81-XI-28-1 y los datos disponibles han permitido redescubrir el taxón y relacionarlo filogenéticamente dentro de los proterotéridos, así como discutir su procedencia geográfica y estratigráfica.

Se ha completado la diagnosis de *Thoatheriopsis mendocensis*, incorporando algunos caracteres relativos a los pliegues labiales del paracono y el metacono, la profundidad de la cuenca del trigono, el grado de desarrollo de los estilos en los molares y premolares, el cíngulo lingual en los premolares superiores y el grado de desarrollo de hipocono y metacónulo en los molares, que no habían sido tenidos en cuenta en la diagnosis original.

Al definir el taxón, Soria (2001) sostuvo que *T. mendocensis* posee mayores afinidades con *Lophogonodon*, taxón Huayqueriense del “Mesopotamiense” (Formación Ituzaingó) de Entre Ríos, y que a su vez presenta caracteres comparables a los de los proterotéridos santacruceses. Los resultados del análisis filogenético, sin embargo, sugieren que *T. mendocensis* se ubica basalmente en un clado que también contiene a *Neobrachytherium intermedium*, *Thoatherium minusculum*, *Epitherium laternarium* y *Eoauchenia primitiva*. *Diadiaphorus majusculus* se ubica como grupo hermano de este clado, estando más próximo que *Lophogonodon*. Los taxones santacruceses, *D. majusculus* y *T. minusculum* forman parte de un clado mayor que incluye a *T. mendocensis* y a formas de edad más reciente (Fig. 3, nodo 5). De esta misma manera, los taxones huayquerienses, *L. paranensis* y *N. intermedium*, no se encuentran agrupados: *L. paranensis* se posiciona basalmente dentro de este clado, mientras que *N. intermedium* se encuentra agrupado con *T. minusculum* y las formas del Montehermosense (*E. laternarium* y *E. primitiva*, los cuales sí se agrupan formando un clado).

Estos resultados podrían sugerir que algunos linajes de Proterotheriidae registrados entre el Mioceno medio y el Mioceno tardío tuvieron un origen en una diversificación temprana (Santacrucesense), pero se registran desigualmente tanto desde el punto de vista de su distribución geográfica como estratigráfica.

Hay que tener en cuenta que muchos de los taxones se conocen de manera incompleta y sería fundamental contar con rasgos craneanos y postcraneanos que permitieran ampliar el número de caracteres considerados, limitados ahora

a la dentición. Un futuro análisis podría reafirmar esta hipótesis propuesta.

En cuanto a su origen estratigráfico, MLP 81-XI-28-1 podría corresponder al hallazgo de Rollerí mencionado por Yrigoyen (1993), sin descartar la posibilidad de que fuera Minoprio el colector del fósil. En cualquier caso, la procedencia sería la misma, el Anfiteatro de Cacheuta, situado al SO del cerro homónimo, donde afloran sedimentos de la Formación Mariño. El origen exacto dentro de los miembros de la formación no se ha podido concretar, ya que en el Anfiteatro afloran tanto los niveles del Miembro Areniscas Entrecruzadas (miembro medio) como el Miembro Estratos de Mariño (miembro superior). *Thoatheriopsis mendocensis* constituye, por tanto, un nuevo elemento faunístico de la Formación Mariño que se suma a los mamíferos previamente identificados en el Miembro Areniscas Entrecruzadas (Mioceno temprano).

## AGRADECIMIENTOS

A los revisores, G. López y A. Kramarz, y al Comité Editor por sus valiosos comentarios. A M. Reguero (MLP) y A. Kramarz (MACN), por facilitar la consulta de las colecciones a su cargo. A E. Rusconi (SEGEMAR-Mendoza), por su ayuda en la obtención de datos geológicos inéditos. A M. Bond (MLP) y D. Pol (Museo Egidio Feruglio, Trelew) por sus comentarios y sugerencias. A A.M. Zavattieri y B. González Riga por los datos geológicos del área de Cacheuta. R. Vezzosi (CICYTTR, Diamante) realizó las fotos del material y R. Bottero (IANIGLA, CCT-CONICET-Mendoza) preparó la figura 1. Este trabajo se encuadra en el proyecto PIP 1723 de CONICET.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1883. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 257–306.
- Ameghino, F. 1887a. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles recogidos 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. 1887b. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de Monte Hermoso. *Obras completas y correspondencia científica. Paraná y Monte Hermoso* 5: 337–353.
- Ameghino, F. 1888. *Lista de las especies de mamíferos fósiles del mioceno superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidas*. P.E. Coni, Buenos Aires, 21 p.
- 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.
- Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de Patagonia austral. Especies nuevas: adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 289–328.
- Ameghino, F. 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259–455.
- Ameghino, F. 1901. Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 16: 349–426.



- Ameghino, F. 1902. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 71–141.
- Ameghino, F. 1904. Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 9: 1–541.
- Ameghino, F. 1907. Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga en el Estado de São Paulo, Brasil. *Revista do Museu Paulista* 7: 59–124.
- Biondi, J.L. 1936. [Exploraciones geológicas en las inmediaciones del Cerro Cacheuta. Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires. Informe inédito].
- 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., González Riga, B. y Bordonaro, O. 2006. Primer hallazgo de mamíferos en la Formación Mariño (Mioceno) en Divisadero Largo (Mendoza, Argentina). *Ameghiniana* 43: 205–214.
- 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.
- Cifelli, R. 1983. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates* 2772: 1–49.
- Devizia, C.A. 1993. Yacimiento Cacheuta. En: V.A. Ramos (Ed.), Geología y recursos naturales de Mendoza. *12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Explotación de Hidrocarburos* (Mendoza, 1993), *Relatorio* 1: 387–389.
- Goloboff, P., Farris, J. y Nixon, K. 2008a. TNT: Tree Analysis Using New Technology, version 1.1 (Williensus Hennig Society Edition). Programa y documentos disponibles en: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>
- Goloboff, P., Farris, J. y Nixon, K. 2008b. A free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Irigoyen, M.V. 1997. [Magnetic polarity stratigraphy and geochronological constraints on the sequence of thrusting in the Principal and Frontal Cordillera and the Precordillera of the Argentine Central Andes (33° S latitude)]. Doctoral Thesis, Carleton University, Ottawa, 392 p. Inédita].
- Irigoyen, M.V., Buchan, K.L. y Brown, R.L. 2000. Magnetostratigraphy of Neogene Andean fore-land-basin strata, lat 33° S, Mendoza Province, Argentina. *Geological Society of America Bulletin* 112: 803–816.
- Irigoyen, M.V., Buchan, K.L., Villeneuve, M.E. y Brown, R.L. 2002. Cronología y significado tectónico de los estratos sinorogénicos neógenos aflorantes en la región de Cacheuta-Tupungato, (Mendoza). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57: 3–18.
- Kramarz, A.G. y Bond, M. 2005. Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano–Medio de Patagonia. *Ameghiniana* 42: 611–625.
- Moreno, F.P. y Mercerat, A. 1891. Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* 1: 222–236.
- Osborn, H.F. 1907. Evolution of mammalian molar teeth to and from the triangular type. En: W.K. Gregory (Ed.), Mc Millan, Nueva York-Londres, 250 p.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *5º Congreso Geológico Argentino* (Villa Carlos Paz, 1972), *Actas* 3: 293–338.
- Paula Couto, C. de 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata, and Astrapotheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 99: 355–394.
- Rolleri, E.O. y Criado Roque, P. 1970. Geología de la provincia de Mendoza. *4ª Jornadas Geológicas Argentinas* (Mendoza, 1969), *Actas* 2: 1–60.
- Rolleri, E.O. y Fernández Garrasino, C.A. 1979. Comarca septentrional de Mendoza. *2º Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 1: 771–810.
- Roth, S. 1899. Apuntes sobre la geología y la paleontología de los territorios del Río Negro y Neuquén. *Revista del Museo de La Plata*, 9: 143–197.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires* 25: 1–250.
- Rusconi, C. 1949. Los moluscos miocénicos de Cacheuta, Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural* 3: 237–239.
- Sepúlveda, E. 1999. Datos palinológicos de la Formación Mariño en la localidad de Salagasta, Mendoza, Argentina. En: C. Nánuez (Ed.), Simposio “Paleógeno de América del Sur” 1996. IGCP Project 301. *South American Regional Committee on Paleogene Stratigraphy, Anales* 33: 75–78.
- 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* 127: 139–293.
- Soria, M.F. 2001. Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1–167 p.
- Van Valen, L. 1966. Deltatheridia, a new Order of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 132: 1–126.
- Yrigoyen, M.R. 1993. Los depósitos sinorogénicos terciarios. En: V.A. Ramos (Ed.), Geología y recursos naturales de Mendoza. *12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Mendoza, 1993), *Relatorio* 1: 123–148.
- Zavattieri, A.M., Cerdeño, E., Bottero, R. y Londero, S. 2001. [Estudio, prospección y propuesta de rescate y protección de yacimientos paleontológicos en el área de Potrerillos y zonas aledañas. Ministerio de Ambiente y Obras Públicas de Mendoza, Mendoza. Informes parciales y final inéditos].

doi: 10.5710/AMGH.v49i3(480)

Recibido: 28 de junio de 2011

Aceptado: 10 de febrero de 2012

**Apéndice 2.** Listado de caracteres y sus estados utilizados en el análisis filogenético de los Protheroheriidae; (car. n) se refiere al número de carácter en Kramarz y Bond (2005) y N indica un carácter nuevo respecto a dicho análisis/ list of characters and character states used in the phylogenetic analysis of Protheroheriidae; (car. n) refers to the character number in Kramarz and Bond (2005) and N indicates a new character with respect to that analysis.

- Hipsodoncia (car. 2):** (0) braquiodonte; (1) mesodonte; (2) protohipodonte.
- Pliegues labiales del paracono y metacono (car. 3):** (0) desarrollados; (1) poco desarrollados; (2) ausentes.
- Cíngulos labiales en los molares superiores (car. 4):** (0) ausentes; (1) presentes.
- Desarrollo de los estilos (car. 5):** (0) pequeños; (1) moderados; (2) desarrollados.
- Desarrollo relativo de los estilos en M1–M3 (N):** (0) igualmente desarrollados; (1) mesostilo más desarrollado; (2) parastilo más desarrollado.
- Unión del protocono al hipocono en M1–M2 (N):** (0) muy unidos sin dejar un *sulcus* muy marcado; (1) con tendencia a separarse dejando un *sulcus* marcado; (2) separados, dejando un *sulcus* profundo.
- Precíngulo en M1–M3 (N):** (0) sin unión al protocono; (1) unido al protocono.
- Metacónulo en P3 (car. 9):** (0) presente; (1) ausente.
- Metacónulo en P4 (car. 11 modificado):** (0) unido al protocono (1) unido al hipocono, (2) cercano al metacono (3) aislado.

- 10. **Metacónulo en M1–M2 (car. 12 modificado):** (0) unido al protocono; (1) unido al hipocono; (2) unido a la pared entre el hipocono y el protocono; (3) unido al metacono; (4) aislado.
- 11. **Desarrollo del metacónulo en M1–M2 (N):** (0) poco desarrollado; (1) desarrollado.
- 12. **Metacónulo en M3 (car. 14):** (0) presente; (1) ausente.
- 13. **Hipocono en P3 (car. 8):** (0) ausente; (1) presente.
- 14. **Hipocono en P4 (car. 10 modificado):** (0) ausente; (1) presente.
- 15. **Desarrollo del hipocono en P4 (car. 10):** (0) débil; (1) desarrollado.
- 16. **Hipocono en M3 (car. 13):** (0) ausente; (1) presente.
- 17. **Protocono en P2 (car. 6):** (0) ausente; (1) presente.
- 18. **Lóbulo distal en m3 (car. 17):** (0) presente; (1) ausente.

- 19. **Entocónido en m1–m2 (car. 16):** (0) mayor que el hipoconúlido; (1) igual o menor que el hipoconúlido; (2) ausente.
- 20. **Paracónido en m1–m2 (car. 15 modificado):** (0) ausente; (1) vestigial unido al paralófidio; (2) desarrollado, con tendencia a unirse al metacónido.
- 21. **Paralófidio en m1–m2 (car. 15 modificado):** (0) desarrollado, terminado lingualmente; (1) menos desarrollado, terminado en posición medial anterior.

**Apéndice 3.** Matriz de caracteres utilizada en el análisis filogenético de los Proterotheriidae/ *character-taxon matrix used in the phylogenetic analysis of Proterotheriidae*. Las letras representan estados polimórficos/ *letters represent polymorphic codings*: A= 0, 1; B= 0, 3; C= 1, 2; D= 2, 3.

Taxón	5	10	15	20	
<i>Paranisolambda prodromus</i>	0 0 1 1 0	2 1 – – 1	1 0 – – –	– 1 – 0 2	0
<i>Paramacrauchenia scamnata</i>	0 0 0 1 0	0 0 0 ? 2	0 A 0 0 –	0 0 0 1 0	1
<i>Prolicaphrium specillatum</i>	0 1 1 1 1	2 1 0 3 4	1 0 0 1 0	0 1 0 1 0	1
<i>Lambdaconus lacerum</i>	0 0 0 0 0	0 1 0 0 2	A 0 0 0 –	0 0 0 0 0	1
<i>Picturotherium migueli</i>	0 0 1 1 0	0 1 0 0 2	1 0 1 1 0	0 1 0 1 0	1
<i>Tetramerorhinus lucarius</i>	0 2 1 1 0	2 1 0 3 4	1 0 1 1 1	1 1 0 1 1	0
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	1 2 1 2 2	2 1 1 D 3	1 0 1 1 1	0 1 1 1 0	0
<i>Thoatherium minusculum</i>	1 2 1 1 2	1 0 1 B 0	0 A 1 1 1	A 1 1 2 A	0
<i>Anisolophus floweri</i>	0 1 1 1 C	1 1 ? 3 4	1 0 ? 1 0	0 ? 0 0 0	0
<i>Anisolophus minusculus</i>	0 1 1 1 1	1 1 0 ? 4	1 ? 1 ? ?	? ? 0 0 0	0
<i>Thoatheriopsis mendocensis</i>	1 2 1 2 2	2 1 0 0 0	1 0 1 1 1	1 1 ? ? ?	?
<i>Proterotherium cervioides</i>	0 0 0 1 0	2 0 ? 0 0	1 0 ? 1 0	? ? ? ? ?	?
<i>Lophogonodon paranensis</i>	1 1 1 1 2	2 0 0 0 4	1 0 1 1 1	0 ? 0 1 1	0
<i>Neobrachytherium intermedium</i>	1 2 1 2 1	2 0 0 A 0	0 0 1 1 1	1 1 1 1 0	0
<i>Epitherium laternarium</i>	2 2 1 1 2	2 A 0 ? 1	0 0 ? 1 ?	1 1 ? ? 0	0
<i>Eoauchenia primitiva</i>	2 2 1 1 2	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	?