



ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL DE PROTEROTÉRIDOS DEL CUATERNARIO (MAMMALIA, LITOPTERNA) Y DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO EJEMPLAR DE *NEOLICAPHRIUM RECENS* FRENGUELLI, 1921

MARTÍN GHIZZONI

Escuela Tecnológica Superior de Administración y Servicios, Consejo de Educación Técnico Profesional,
Juan Carlos Gómez 351, 50000 Salto, Uruguay.
martinghizzoni@gmail.com

ANDREA CORONA , MARTÍN UBILLA & DANIEL PEREA

Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias,
Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay.
acorona@fcien.edu.uy, martinubilla@gmail.com, pereadnl@gmail.com

ABSTRACT – Body mass estimation of Quaternary proterotheriids (Mammalia, Litopterna) and description of a new specimen of *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921. A body mass estimation for Quaternary specimens of the family Proterotheriidae was performed using predictive regression equations for extant ungulates. A body mass of 20–40 kg for *Neolicaphrium recens* and of <70 kg for *Uruguayodon alius* are determined based on the analysis of dental, mandibular, and postcranial dimensions including lengths, areas, and volumes. This study incorporates estimates obtained through measurements of elements of the appendicular skeleton, humerus, tibia and astragalus. Limb bones are directly related to body support and locomotion, and therefore their measurements are better estimators of body mass than craniodental dimensions. Additionally, is described and studied a new material of *N. recens* exhumed from Pleistocene deposits of Colonia Department, southwestern Uruguay.

Keywords: body mass, Litopterna, *Neolicaphrium recens*, Proterotheriidae, *Uruguayodon alius*.

RESUMO – Uma estimativa de massa corporal é feita para espécimes quaternários da família Proterotheriidae por meio de equações de regressão preditiva para ungulados atuais. Com base na análise de dimensões dentária, mandibular e pós-craniana, que inclui comprimentos, áreas e volumes, foram determinadas massas corporais de 20 a 40 kg para *Neolicaphrium recens* e <70 kg para *Uruguayodon alius*. Este estudo incorpora estimativas obtidas através de medidas de elementos do esqueleto apendicular, úmero, tíbia e astrágalo. Os ossos dos membros estão diretamente relacionados ao suporte e a locomoção do corpo e, portanto, suas medidas são melhores estimadores de massa corporal do que as dimensões crânio-dentárias. Além disso, um novo material de *N. recens* proveniente de sedimentos pleistocênicos do Departamento de Colonia, sudoeste do Uruguai, é descrito e estudado.

Palavras-chave: Litopterna, masa corporal, *Neolicaphrium recens*, Proterotheriidae, *Uruguayodon alius*.

INTRODUCCIÓN

Durante el Cenozoico, Sudamérica se mantuvo mayormente aislada del resto de las masas continentales, lo que motivó el origen y diversificación de grupos particulares endémicos (Simpson, 1980; Croft, 1999; Benton, 2005). Los Litopterna son uno de estos grupos, constituido por ungulados superficialmente semejantes a caballos, jirafas o camellos. Los miembros recuerdan los de los perisodáctilos, con una tendencia a la reducción de dígitos (siendo el dedo III el principal) como adaptación al hábito cursorial (Ubilla

et al., 2011). Su dentición es completa, aunque relativamente más sencilla que la de otros ungulados y con diastema breve o ausente. La familia Proterotheriidae Ameghino, 1887 (Paleoceno tardío–Pleistoceno tardío) es la más diversa del orden, con una amplia distribución que incluye Colombia, Venezuela, Bolivia, Brasil, Chile, Argentina y Uruguay (Villafañe *et al.*, 2006; Scherer *et al.*, 2009, McGrath *et al.*, 2020). En los últimos años los proterotéridos han sido objeto de varios análisis sistemáticos, habiéndose profundizado también en aspectos paleoecológicos (Soria, 2001; Schmidt, 2015; Corona *et al.*, 2018, 2019a,b, 2020).

La masa corporal es una de las características descriptivas fundamentales de un organismo y en los mamíferos tiene un estrecho vínculo con variables fisiológicas (McNab, 1990; Heusner, 1991; White & Seymour, 2005), comportamentales y ecológicas (Damuth, 1981; Garland, 1983a; Eisenberg, 1990), y biomecánicas (Biewener, 1982; Garland, 1983b; Selker & Carter, 1989; Farley *et al.*, 1993; Iriarte-Díaz, 2002). Por lo tanto, su estimación en especies fósiles es importante para posteriores estudios paleobiológicos y paleoecológicos.

La estimación del tamaño corporal puede ser realizada a través de la aplicación de diferentes metodologías. Los modelos predictivos basados en ecuaciones de regresión relacionan la masa corporal de organismos actuales con dimensiones del esqueleto como medidas y propiedades mecánicas de los huesos largos, y medidas cráneo-dentales (Alexander *et al.*, 1979; Anderson *et al.*, 1985; Biknevičius, 1999; Millien & Bovy, 2010; Torregrosa, 2010). Por otra parte, los métodos volumétricos están basados en la reconstrucción tridimensional, como *Physical Sculpting* (Gregory, 1905; Colbert, 1962; Kitchener, 1993; Paul, 1997), *Geometric Slicing* (Heptonstall, 1971), *3-D Mathematical Slicing* (Henderson, 1999), *Rotational Solids* (Gunga *et al.*, 1999), *NURBS (Nonuniform Rational B-splines)* (Hutchinson *et al.*, 2007) y *Convex Hulling* (Sellers *et al.*, 2012).

En este trabajo se realiza una estimación de masa corporal para ejemplares de la familia Protheroheriidae, del Cuaternario sudamericano. Como antecedente, Ortiz Jaureguizar *et al.* (2003) realizan una estimación para *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 en base a la superficie oclusal de los molares aplicando ecuaciones predictivas. En este estudio se aplica un método similar analizándose varios especímenes de *Neolicaphrium* y uno de *Uruguayodon alius* Corona, Perea & Ubilla, 2019, pero incorporando otras dimensiones cráneo-dentales y adicionalmente se analizan elementos postcraneales. Complementariamente, se describe nuevo material dentario para la especie *N. recens*, ampliando así su registro geográfico y estratigráfico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 12 especímenes de proterotéridos, de los géneros *Neolicaphrium* y *Uruguayodon*, representados por fragmentos de mandíbulas y cráneos, con su correspondiente dentición. Fueron analizados también restos del esqueleto apendicular que incluyen un astrágalo, un fragmento de húmero y una tibia. Todos los materiales proceden de depósitos cuaternarios de Argentina, Brasil y Uruguay.

Las estimaciones fueron realizadas mediante ecuaciones de regresión desarrolladas por varios autores (Tabla 1). Estos modelos predictivos relacionan la masa con varias variables morfológicas cráneo-dentales y apendiculares para ungulados en general. La selección de variables se realizó en base al estado de preservación de cada espécimen e incluye longitudes, áreas y volúmenes.

Variables morfológicas. Húmero: longitud (**H1**), ancho transverso anterior de la tróclea (**H4**), ancho transverso máximo de la epífisis distal (**H5**), ancho transverso posterior

de la tróclea (**H6**), circunferencia al punto medio de la diáfisis (**Ch**); Astrágalo: longitud lateral (**L**), ancho transverso (**I**), ancho transverso de la tróclea (**Li1**), longitud lateral de la tróclea (**Li2**), ancho anteroposterior de la porción medial (**Li9**); Tibia: longitud (**T1**), ancho transverso proximal (**T2**), ancho transverso distal (**T4**), ancho anteroposterior distal (**T5**), ancho transverso de la diáfisis (**T6**), ancho anteroposterior de la diáfisis (**T7**); Dentición inferior y mandíbula: longitud del 1^{er} al 3^{er} molar (**M₁₋₃ length**), longitud del 1^{er} molar (**FLML**), longitud del 2^{do} molar (**SLML**), longitud del 3^{er} molar (**TLML**), longitud posterior de la mandíbula (**PJL**); Dentición superior: longitud del 1^{er} al 3^{er} molar (**M¹⁻³ length**), longitud del 1^{er} molar (**M¹ length**), longitud del 2^{do} molar (**SUML**), longitud del 3^{er} molar (**M³ length**); Cráneo: altura occipital (**OCH**). Las abreviaturas de las variables morfológicas son las definidas por los autores correspondientes (Tabla 1).

La longitud del húmero (material MPAB 1554) debió ser estimada debido a que este no se preserva completo y se realizó con la ecuación:

$$L = 12.27 \times D^{0.867} \quad (r = 0.986)$$

(Bertram & Biewener, 1992), que relaciona la longitud total (**L**) con el diámetro de la diáfisis (**D**). Los diámetros, anteroposterior (15.0 mm) y transverso (12.6 mm), fueron medidos en el punto más cercano a la posible ubicación de la parte media de la diáfisis. La longitud humeral resultante, que se estimó como el promedio de los valores arrojados por cada diámetro, es 119 mm. La razón entre la longitud total humeral y el ancho transverso máximo de la epífisis distal para proterotéridos en base a medidas publicadas por Corona *et al.* (2018, Tabla 1) es en promedio 4.5 (muestra n = 5, mín = 4.1, máx = 5.2, coeficiente de variación CV = 11 %), asumiendo similitud geométrica le corresponde al húmero del espécimen MPAB 1554 una longitud estimada de 26.9 mm \times 4.5 \cong 120 mm. Los resultados de estas estimaciones son próximos al reportado por Kraglievich (1930) como longitud probable: 120 mm.

Con las estimaciones obtenidas por cada variable osteológica se determinó un valor promedio ponderado en función del poder predictivo de cada ecuación. Algunas estimaciones tienen mayor peso sobre otras lo cual está establecido por sus estadísticos (r^2 , %SEE, %PE, etc.). En este trabajo se consideraron los valores de %SEE dado que están disponibles para todas las ecuaciones excepto para las relativas al húmero, para este último se usaron los valores de r^2 . Para la ecuación de la circunferencia humeral (ecuación 05) no fue reportado el valor de r^2 por sus autores por lo que debió ser determinado a través de la base de datos, en Anderson *et al.* (1985). El promedio ponderado se calculó con la función $W_M = \Sigma ((M_i / \%SEE_i) \times \%SEE) \times n^2$, siguiendo un procedimiento similar al de Christiansen & Harris (2005). Las estimaciones relativas al húmero se determinaron con la relación $W_M = \Sigma (M_i \times r_i^2) / \Sigma r^2$ (Sokal & Rohlf, 2009).

Abreviaturas institucionales. Ctes-PZ UNNE, Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina; FC-DPV, Colección Paleontológica de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, Universidad de

Tabla 1. Ecuaciones de predicción de masa corporal. **Abreviaturas:** %PE, error de predicción promedio; %SEE, error standard de estimación; r², coeficiente de determinación; s/d, sin datos; (a), valor determinado en este trabajo.

Table 1. Body mass prediction equations. **Abbreviations:** %PE, mean percentage prediction error; %SEE, standard error of estimate; r², coefficient of determination; s/d, no data; (a), value obtained in this work.

Variable	Ecuación	% PE	% SEE	r ²	Referencia
H1	01) log M = 3.4026 log H1 – 2.3707	28	43	0.9209	Scott (1990)
H4	02) log M = 2.4815 log H4 + 0.4516	22	33	0.9516	Scott (1990)
H5	03) log M = 2.5752 log H5 + 0.2863	20	30	0.9575	Scott (1990)
H6	04) log M = 2.7630 log H6 + 1.3617	s/d	s/d	0.9274	Scott (1983)
Ch	05) Ch = 1.08 W ^{0.38}	s/d	s/d	0.9873 (a)	Anderson et al. (1985)
L x l = X	06) M = 3.16 X ^{1.482}	44	63	s/d	Martínez & Sudre (1995)
Li1	07) ln M = 2.789 ln Li1 + 2.078	s/d	41.98	0.9846	Tsubamoto (2014)
Li1 x Li2 = Ar1	08) ln M = 1.411 ln Ar1 + 1.837	s/d	45.00	0.9827	Tsubamoto (2014)
Li1 x Li9 = Ar3	09) ln M = 1.400 ln Ar3 + 2.116	s/d	43.05	0.9839	Tsubamoto (2014)
Ar1 x Li9 = Vo1	10) ln M = 0.939 ln Vo1 + 1.949	s/d	46.13	0.9820	Tsubamoto (2014)
T1	11) log M = 3.5808 log T1 – 3.1732	65	88	0.7567	Scott (1990)
T2	12) log M = 2.8491 log T2 – 0.2495	21	32	0.9534	Scott (1990)
T4	13) log M = 2.6075 log T4 + 0.4247	28	41	0.9269	Scott (1990)
T5	14) log M = 2.8949 log T5 + 0.6420	24	35	0.9450	Scott (1990)
T6	15) log M = 2.7382 log T6 + 0.8761	24	34	0.9469	Scott (1990)
T7	16) log M = 2.9060 log T7 + 0.9909	27	42	0.9243	Scott (1990)
M ₁₋₃ length	17) log M = 3.14 log M ₁₋₃ length – 0.60	36.34	55.82	0.93	Damuth (1990)
FLML	18) log M = 3.263 log FLML + 1.337	34.6	51.4	0.933	Janis (1990)
SLML	19) log M = 3.201 log SLML + 1.130	31.9	46.6	0.944	Janis (1990)
TLML	20) log M = 3.183 log TLML + 0.801	41.7	64.1	0.905	Janis (1990)
PJL	21) log M = 2.412 log PJL + 0.031	36.5	52.8	0.931	Janis (1990)
M ¹⁻³ length	22) log M = 3.05 log M ¹⁻³ length – 0.37	39.54	60.30	0.92	Damuth (1990)
M ¹ length	23) log M = 3.09 log M ¹ length + 1.21	42.34	60.73	0.92	Damuth (1990)
SUML	24) log M = 3.184 SUML + 1.091	34.7	51.7	0.932	Janis (1990)
M ³ length	25) log M = 2.81 log M ³ length + 1.29	48.60	81.61	0.86	Damuth (1990)
OCH	26) log M = 2.873 log OCH – 0.457	28.1	42.5	0.948	Janis (1990)

la República, Montevideo, Uruguay; **MACN-A**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Ameghino, Buenos Aires, Argentina; **MACN-Pv**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; **MACN-S**, Museo Arqueológico y de Ciencias Naturales de Salto, Salto, Uruguay; **MCN-PV**, Coleção Científica de Paleovertebrados, Museu de Ciências Naturais, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brasil; **MHD-P**, Museo Histórico Departamental de Artigas, Artigas, Uruguay; **MLP**, Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MPAB**, Museo Paleontológico “Alejandro Berro”, Mercedes, Uruguay; **MPAC**, Museo Paleontológico “Armando Calcaterra”, Colonia del Sacramento, Uruguay; **MPAT**, Museo Paleoantropológico “Rincón de Atacama”, Termas de Río Hondo, Santiago del Estero, Argentina.

Materiales estudiados. *Neolicaphrium recens* Ctes-PZ UNNE 1604: rama mandibular izquierda con preservación de dp1–m2 (Bond *et al.*, 2001); holotipo de *Uruguayodon alius* FC-DPV 267: dentario derecho preservando p1–m3 y tibia izquierda (Corona *et al.*, 2019a); *Neolicaphrium* cf. *N.*

recens FC-DPV-749: M2–M3 derechos (Ubilla *et al.*, 2011b); *Neolicaphrium recens* FC-DPV-776: rama mandibular derecha con p3–m3 (Bond *et al.*, 2001); *Neolicaphrium* sp. MACN-Pv-16603b: M3 derecho (Ubilla *et al.*, 2011b y nueva descripción en Corona *et al.*, 2019b); *Neolicaphrium* cf. *N. recens* MACN-S-92: cráneo incompleto con preservación parcial de ambas series premolares y molares (Ubilla *et al.*, 2011b); cf. *Neolicaphrium recens* MCN-PV 6976: astrágalo izquierdo (Scherer *et al.*, 2009); *Neolicaphrium recens* MHD-P 509: serie dentaria superior derecha e izquierda con porción basal de cigomático preservando P4–M3 (Corona *et al.*, 2019b); holotipo de *Neolicaphrium recens* MLP-34-V-22-12: rama mandibular izquierda con preservación de p3–m3 (Bond *et al.*, 2001); cf. *Neolicaphrium recens* MPAB 1554: fragmento distal de húmero izquierdo (Corona *et al.*, 2018); *Neolicaphrium recens* MPAC 1113: porción de maxilar derecho incluyendo P4–M3. Este ejemplar representa un nuevo hallazgo y se describe más adelante; *Neolicaphrium recens* MPAT 073: hemimandíbula derecha con m1. El material también incluye m2 aislado que no fue considerado en este estudio debido a su estado incompleto (Gaudioso *et al.*, 2017).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden LITOPTERNA Ameghino, 1889
 Familia PROTEROTHERIIDAE Ameghino, 1887

Neolicaphrium Frenguelli, 1921

Especie tipo: *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921.

Neolicaphrium recens
 (Figuras 1–2, Tabla 2)

Material. MPAC 1113, porción de maxilar derecho incluyendo P4–M3.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Bahía de Colonia, Departamento de Colonia, Uruguay, en pelita arenosa verdosa, cuspidal, Formación Dolores (Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano).

Descripción. Las piezas dentarias preservadas presentan coronas altas con abundante cemento rellenando las cavidades externas y los valles internos, como en otros ejemplares conocidos de *Neolicaphrium recens*. Todos los dientes presentan los estilos muy desarrollados, con el parastilo y el mesostilo más que el metastilo. No se observan pliegues ni cíngulos labiales. En P4 y M1 el grado de desgaste es avanzado y no se distinguen cúspides, apreciándose solamente un cíngulo anterolingual fuertemente desarrollado y el protocono levemente separado del hipocono por un surco, mayormente visible en P4.

En el M1 la capa de esmalte de las paredes mesial y distal está muy adelgazada por la presión y el desplazamiento que ejercen las piezas adyacentes, generando una disposición imbricada de la dentición. El M2 posee el trígono más ancho que el talón. La pared mesial es lingualmente oblicua por

detrás del cíngulo anterolingual y por delante del protocono. Las cúspides menores están unidas por el desgaste. El M3 posee el protocono desarrollado y el hipocono reducido. El cíngulo anterolingual es fuerte y profundo, limitado a la cara mesial, no unido al protocono. La pared mesial del diente (por delante del cíngulo anterolingual) aún no ha emergido completamente del alvéolo.

Comentarios generales. La morfología de M2, con el ancho del trígono mayor que el talón y la disposición oblicua de la pared mesial, el grado de desarrollo de los cíngulos anterolinguales, la presencia de abundante cemento y la altura de las coronas permiten la asignación a *Neolicaphrium recens*. Este ejemplar presenta la particularidad de exhibir un menor grado de desgaste de las piezas dentarias respecto a otros especímenes hasta ahora conocidos de la especie. Esto permite conocer con mayor detalle la morfología dentaria siendo muy notable la erupción diferida del último molar en relación con los anteriores. El hallazgo de este material confirma la presencia de los proterotéridos en la Formación Dolores (sur de Uruguay) para la cual hasta ahora había sido citado cf. *Neolicaphrium* (Ubilla *et al.*, 2018). Según el catálogo del museo, el nuevo material aquí descrito para la especie fue hallado en un nivel superior verde asignado al “Bonaerense”. Dichos depósitos son claramente asimilables a la Formación Dolores, descritos con más detalle en otras zonas cercanas de la franja del Río de la Plata (Corona *et al.*, 2013). Asimismo, se trata del registro más austral del taxón, ampliándose el rango de distribución geográfica conocido hasta el momento. Esto también implica una posible adaptación a condiciones ambientales diversas.



Figura 1. Ubicación del hallazgo del espécimen MPAC 1113. Modificado de Toriño & Perea (2018).

Figure 1. Location of the site where the specimen MPAC 1113 was found. Modified from Toriño & Perea (2018).

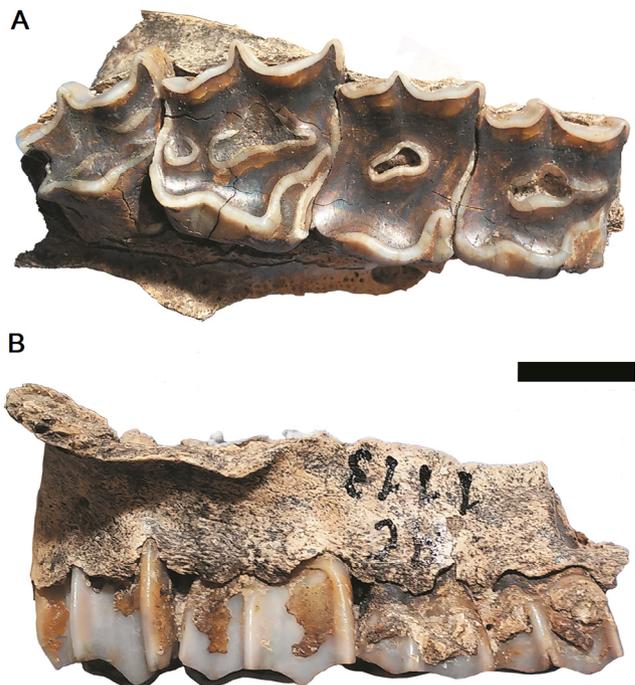


Figura 2. *Neolicaphrium recens* (MPAC 1113) en vista oclusal (A) y labial (B). Escala = 10 mm.

Figure 2. *Neolicaphrium recens* (MPAC 1113) in occlusal (A) and labial (B) view. Scale bar = 10 mm.

Tabla 2. Medidas del espécimen MPAC 1113 de *Neolicaphrium recens*.**Table 2.** Measurements of the specimen MPAC 1113 of *Neolicaphrium recens*.

Dimensión	Medida (mm)
Longitud M1	11.5
Ancho M1	15.4
Longitud M2	15.4
Ancho M2	17.8
Longitud M3	13.8
Ancho M3	16.5

ESTIMACIONES DE MASA CORPORAL

Neolicaphrium. En general la mayor parte de las estimaciones en base a los elementos postcraneales sugieren una masa corporal de entre 20–30 kg aproximadamente (Tabla 3). En particular, la mayoría de los resultados obtenidos para el húmero del espécimen MPAB 1554 se encuentran entre los 14.5–24.7 kg y únicamente la predicción en base a la variable H6 arroja un resultado de alrededor de 50 kg. Los obtenidos para el astrágalo del espécimen MCN-PV 6976 se encuentran entre 18.9–31.2 kg. Los promedios ponderados en función del poder predictivo de las ecuaciones son 25.2 y 22.2 kg respectivamente.

Los valores de masa corporal obtenidos del análisis de la dentición superior se encuentran, en general, próximos a los 12–56 kg. Los promedios ponderados para cada espécimen se ubican entre 20.9–38.2 kg.

El análisis de la dentición inferior resulta en valores de masa de entre 21–52 kg aproximadamente. Los promedios ponderados del total de estimaciones relativas a cada ejemplar están entre 31.2–37.9 kg. Creighton (1980, fig. 1) muestra la relación entre el área del 1^{er} molar inferior y la longitud corporal para mamíferos en general. El ejemplar FC-DPV-776, que exhibe un importante grado de desgaste, es el de mayor área para ese molar (123.9 mm²) y de acuerdo a la curva de ajuste ($r = 0.952$) le corresponde una longitud corporal de ~ 1000 mm. Silva (1998) exploró la relación entre la longitud del cuerpo y la masa siendo para mamíferos terrestres no voladores $\log(\text{Body Length}) = 0.334 \log(\text{Body Mass}) + 2.518$ ($r = 0.99$). Esto arroja un valor de 27.7 kg para la longitud corporal estimada del ejemplar antes mencionado, resultado coherente y que queda incluido en el rango de valores obtenidos a través de las ecuaciones de regresión para el mismo, y también cercano a los promedios derivados de la dentición. Una variable morfológica craneal no relacionada a la dentición (altura occipital) se analiza en el espécimen MACN-S-92, obteniéndose una predicción de 26.3 kg.

Uruguayodon alius. El análisis de las dimensiones dentarias resulta en predicciones de masa de entre 56.5–88.5 kg, con un promedio ponderado de 67.2 kg. La longitud posterior de la mandíbula (**PJL**) resulta en una estimación de 62.7 kg. Las obtenidas en base a las dimensiones de la tibia se ubican entre 21.0–117.3 kg, con un promedio de 73.0 kg. El promedio ponderado incluyendo todas las variables, dentarias, mandibular y apendiculares, es de 70.8 kg.

Tabla 3. Resultados de masa corporal obtenidos para cada variable morfológica, para cada espécimen. Abreviaturas: W_M , promedio ponderado del total de estimaciones; (a), estimado en base a ecuación de regresión; (b), estimado en base a fotografía; (c), estimado en base a suma de longitudes.**Table 3.** Body mass results obtained for each morphological variable, for each specimen. Abbreviations: W_M , weighted mean of all estimates; (a), estimate based on regression equation; (b), estimate based on picture; (c), estimate based on sum of lengths.

Especimen	Variable	Medida	Estimación y promedios (kg)
MPAB 1554 cf. <i>Neolicaphrium recens</i>	H1	11.9 cm (a)	19.5
	H4	1.93 cm	14.5
	H5	2.69 cm	24.7
	H6	1.33 cm	50.6
	Ch	44 mm	17.3
			$W_M = 25.2$
MCN-PV 6976 cf. <i>Neolicaphrium recens</i>	L x l	495.72 mm ²	31.2
	Ar1	291.6 mm ²	18.9
	Li1	16.2 mm	18.9
	Ar3	275.4 mm ² (b)	21.6
	Vo1	4957.2 mm ³ (b)	20.7
			$W_M = 22.2$
MACN-S-92 <i>Neolicaphrium</i> cf. <i>N. recens</i>	M ¹ length	14 mm	56.4
	SUML	1.25 cm	25.1
	M ³ length	12.6 mm	24.1
	M ¹⁻³ length	35.2 mm	22.2
	OCH	4.5 cm (b)	26.3
			$W_M = 32.0$

Tabla 3. Cont.

Table 3. Cont.

Espécimen	Variable	Medida	Estimación y promedios (kg)
MHD-P 509 <i>Neolicaphrium recens</i>	M ¹ length	10.1 mm	20.6
	SUML	1.29 cm	27.7
	M ³ length	9.8 mm	11.9
	M ¹⁻³ length	32.8 mm (c)	17.9
			W _M = 20.9
MPAC 1113 <i>Neolicaphrium recens</i>	M ¹ length	11.5 mm	30.7
	SUML	1.54 cm	48.8
	M ³ length	13.8 mm	31.1
	M ¹⁻³ length	40.7 mm (c)	34.6
			W _M = 38.2
FC-DPV-749 <i>Neolicaphrium cf. N. recens</i>	SUML	1.25 cm	25.1
	M ³ length	11.7 mm	19.6
			W _M = 24.2
MACN-Pv-16603b <i>Neolicaphrium sp.</i>	M ³ length	13.8 mm	31.1
FC-DPV-776 <i>Neolicaphrium recens</i>	FLML	1.18 cm	37.3
	SLML	1.36 cm	36.1
	TLML	1.46 cm	21.1
	M ₁₋₃ length	39.4 mm	25.7
			W _M = 31.2
MLP-34-V-22-12 <i>Neolicaphrium recens</i>	FLML	1.04 cm	24.7
	SLML	1.32 cm	32.8
	TLML	1.94 cm	52.1
	M ₁₋₃ length	38.3 mm	23.5
			W _M = 32.9
Ctes-PZ UNNE 1604 <i>Neolicaphrium recens</i>	FLML	1.25 cm	45.0
	SLML	1.3 cm	31.2
			W _M = 37.9
MPAT 073 <i>Neolicaphrium recens</i>	FLML	1.132 cm	32.6
FC-DPV 267 <i>Uruguayodon alius</i>	FLML	1.34 cm	56.5
	SLML	1.8 cm	88.5
	TLML	1.99 cm	56.5
	M ₁₋₃ length	51.3 mm (c)	58.9
	PJL	5.4 cm (b)	62.7
	T1	18 cm	21.0
	T2	4.79 cm	48.8
	T4	2.91 cm	43.1
	T5	2.83 cm	89.1
	T6	2.02 cm	51.5
	T7	2.35 cm	117.3
			W _M = 70.8

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este trabajo se realizó una aproximación a la masa corporal de algunos ejemplares de proterotéridos cuaternarios. Es una estimación basada solamente en el análisis de restos cráneo-dentales, mandibulares y postcraneales, fragmentarios y/o aislados.

En relación a la metodología aplicada, Brassey (2017) señala que la técnica de estimación de masa corporal por regresión posee ventajas de simplicidad, posibilidad de generar ecuaciones predictivas a partir de extensas bases de datos creadas con mediciones relativamente sencillas, objetividad en cuanto a que no requiere de la reconstrucción de la apariencia externa del organismo como en los métodos volumétricos y aplicabilidad a un registro fósil fragmentario o integrado por un pequeño número de elementos aislados. Pero, por otra parte, señala desventajas como riesgo de aplicación o interpretación incorrecta, cierta subjetividad en la elección de las variables morfológicas, incertidumbre en la selección de los grupos actuales a incluir en la base de datos para su posterior calibración, errores por potenciales deformaciones tafonómicas, influencia del estado ontogenético, aporte de un único valor escalar de masa sin datos sobre la distribución de la misma y por consiguiente sin información relativa al centro de masa ni las propiedades inerciales de los segmentos corporales necesarios para la estimación de varios aspectos biomecánicos, y cautela en el tratamiento de los resultados en los casos en que se realizan extrapolaciones fuera del rango de datos de los taxones actuales.

Además, Janis (1990) reconoce problemas en la estimación de masas corporales de ungulados en base a elementos cráneo-dentales indicando que a pesar de la existencia de relaciones de escalamiento estos no tienen relación directa con el soporte del cuerpo como los elementos del esqueleto apendicular y, adicionalmente en los mamíferos herbívoros en particular dado que procesan mayores volúmenes de alimento en comparación con otros mamíferos, es esperable que la configuración del cráneo y la dentición presente un vínculo más fuerte con la mecánica masticatoria que con el tamaño corporal. En lo relativo a las variables morfológicas, el poder predictivo en base a la longitud de los molares en ungulados es en general mayor al basado en áreas y anchos. Damuth (1990) también apoya lo último, y encuentra una tendencia a la sobrestimación de masas en ungulados del Paleógeno cuando se realiza en base a la superficie oclusal de los molares u otras variables que incluyan los anchos indicando que es consecuencia de los cambios en las proporciones de las estructuras dentarias, más angostas en faunas del Neógeno y más recientes, y que puede atribuirse a la adaptación al pastoreo.

Por otra parte, Damuth & MacFadden (1990) puntualizan que el uso de ecuaciones de regresión, aún con bajos errores de estimación, no garantiza la exactitud de las predicciones para todas las especies. Existen numerosas fuentes de error no reconocidas en la estimación de las especies fósiles y los errores estadísticos reportados en las regresiones basadas en formas vivientes son subestimaciones de la inexactitud de las predicciones para las especies extintas. También afirman

que el uso de más de una variable morfológica, como en la regresión múltiple, puede incrementar la exactitud.

En cuanto a la estimación de masa corporal en base a las dimensiones cráneo-dentales para *Neolicaphrium recens* realizada en este estudio, se determina un rango de ~20–40 kg de acuerdo a los promedios ponderados del total de estimaciones para cada espécimen. Este intervalo propuesto es consistente con los promedios obtenidos a partir de las variables dentarias y postcraneales para los ejemplares de asignación aún no confirmada a la especie. Lo anterior es coherente con la descripción de *N. recens* que realizan Bond *et al.* (2001) como de tamaño mediano a pequeño y comparable al del cérvido actual *Ozotoceros bezoarticus* (25–35 kg según González & Martínez-Lanfranco (2012)) y también con el estudio de Ortiz Jaureguizar *et al.* (2003) en el cual se le asigna menos de 50 kg. De acuerdo a lo anterior, las predicciones inferiores a 20 y superiores a 40 kg podrían representar subestimaciones y sobrestimaciones, respectivamente, pero se sugiere no descartar la posibilidad de masas corporales excepcionales superiores a ese intervalo tentativo.

Por su parte, para el espécimen de *Uruguayodon alius* los promedios de las predicciones basadas en medidas dentarias y del elemento apendicular son consistentes entre sí y próximos a 70 kg. Las dimensiones dentarias son en general superiores a las de *Neolicaphrium recens*, siendo esperable una masa corporal mayor. Los valores obtenidos de las mediciones en la tibia muestran mayor dispersión y los extremos (21.0 y 117.3 kg) deben considerarse con cautela. Posiblemente el valor mínimo represente una subestimación dado que las predicciones basadas en longitudes de los elementos apendiculares distales tienen asociados mayores errores predictivos que las basadas en longitudes de los elementos proximales, fémur y húmero (Scott, 1990). Si se excluye del conjunto de estimaciones a estos dos valores antes mencionados el promedio ponderado del total es 65.0 kg, resultado que continúa siendo próximo al promedio total sin excluir las predicciones dudosas (70.8 kg). La razón promedio entre las longitudes de los molares del espécimen de *U. alius* y las de FC-DPV-776 (*N. recens*) es 1.3 (n = 3, mín = 1.1, máx = 1.4, CV = 9.5 %). Asumiendo similitud geométrica ($M \propto L^3$) la masa de *U. alius* debe ser $1.3^3 \cong 2$ veces la de *N. recens*. Los resultados, además, sugieren la posibilidad de una masa corporal cercana a la de *Diadiaphorus majusculus* para la cual se han reportado, entre otras, estimaciones de entre 47 y 70 kg aproximadamente (Vizcaíno *et al.*, 2010; Cassini *et al.*, 2012).

El Índice de Robustez de la Tibia (cociente entre el ancho transversal de la diáfisis y la longitud funcional) es un indicador del ancho relativo disponible para la inserción de los músculos flexores y extensores del autopodio (Elissamburu, 2010) y de la resistencia a esfuerzos de flexión y de cizalladura (Samuels & Van Valkenburgh, 2008), y por lo tanto vinculado al sustento del peso corporal. Este índice, que se estimó como $IRT = T6 / T1 \times 100$, fue determinado en este trabajo para varios especímenes de proterotéridos (Figura 3) en base a datos tomados de Corona *et al.* (2019a, Tabla 2). El espécimen de *Uruguayodon alius* presenta un IRT menor que el del ejemplar de *Diadiaphorus majusculus* de índice más elevado

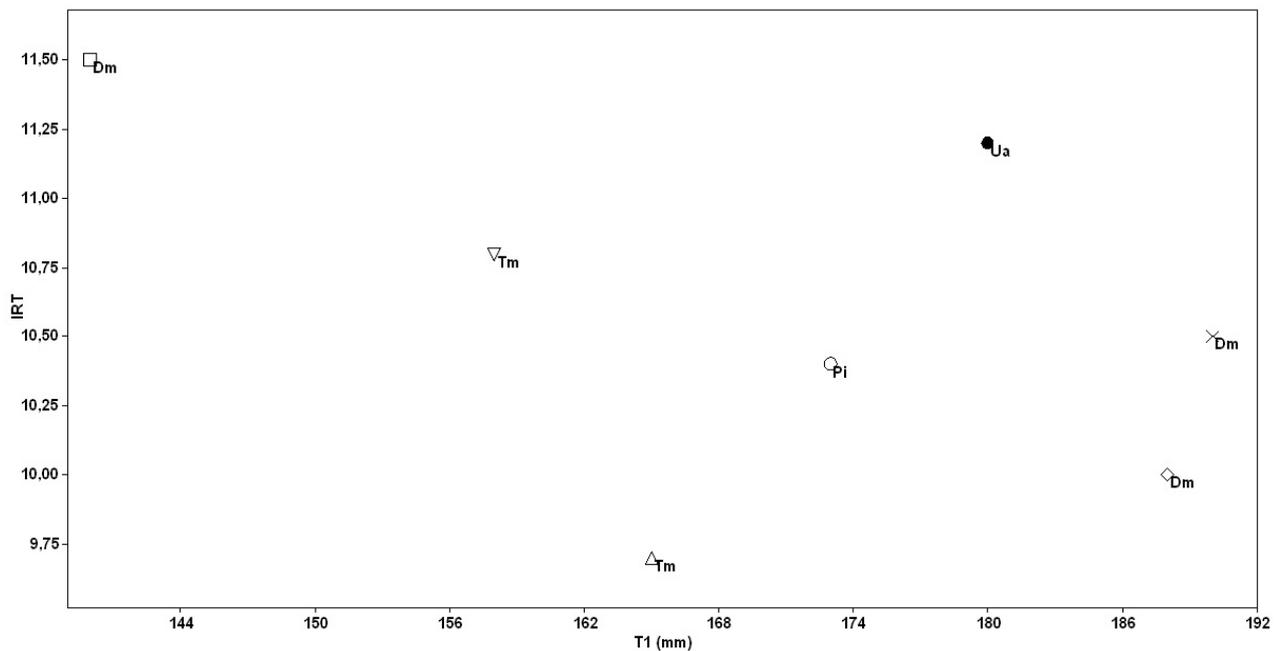


Figura 3. Longitud e Índice de Robustez de la Tibia para varios proteroteriidos. **Abreviaturas:** Dm, *Diadiaphorus majusculus*; Pi, Proterotheriinae indet.; Tm, *Tetramerorhinus mixtum*; Ua, *Uruguayodon alius* FC-DPV 267. **Símbolos:** Cuadrado, MACN-A 9176; triángulo, MACN-A 8970/1; triángulo invertido, MACN-A 8970/2; círculo, MLP 48-XII-16-1; cruz, MACN-A 9202; rombo, MACN-A 9180. En base a medidas tomadas de Corona *et al.* (2019a).

Figure 3. Length and Tibial Robustness Index for several proterotheriids. **Abbreviations:** Dm, *Diadiaphorus majusculus*; Pi, Proterotheriinae indet.; Tm, *Tetramerorhinus mixtum*; Ua, *Uruguayodon alius* FC-DPV 267. **Square,** MACN-A 9176; **triangle,** MACN-A 8970/1; **inverted triangle,** MACN-A 8970/2; **circle,** MLP 48-XII-16-1; **cross,** MACN-A 9202; **diamond,** MACN-A 9180. Based on measurements taken from Corona *et al.* (2019a).

en la muestra ($IRT U. alius / IRT D. majusculus = 0.97$) y una menor longitud de la tibia respecto a la del ejemplar de *D. majusculus* de mayor valor para esa dimensión ($T1 U. alius / T1 D. majusculus = 0.95$), resultando en concordancia con una masa corporal algo menor que la del proteroteriido últimamente mencionado. La tibia de *U. alius* FC-DPV 267, aunque más corta, tiene mayores dimensiones en la región media de la diáfisis (anteroposterior y transversalmente) y mayor ancho anteroposterior en la porción proximal que la del espécimen de *D. majusculus* de mayor tamaño de la muestra. Por lo tanto, en base a los resultados y a la discusión anterior, se propone asignar al ejemplar de *Uruguayodon* una masa corporal de <70 kg.

Finalmente, teniendo presente las características fragmentarias de los materiales estudiados y las limitaciones de la metodología aplicada se recomienda que los resultados sean considerados con precaución hasta que sean hallados ejemplares más completos que permitan la aplicación de otros métodos de estimación.

AGRADECIMIENTOS

A la memoria del Prof. Walter Planke, artista y paleontólogo autodidacta. A L. Salvarrey y P. Toriño por sus sugerencias durante la preparación del manuscrito. A las personas e Instituciones que facilitaron el acceso a los materiales

estudiados: A. Kramarz, C. Luna, Museos de Colonia del Sacramento, M. Reguero, A. Rojas, y muy especialmente S. Calcaterra. A los árbitros anónimos por sus importantes comentarios. Contribución al Proyecto de Doctorado PEDECIBA Biología A.C. (Becas CAP 2014 y 2017).

REFERENCIAS

- Alexander, R.McN.; Jayes, A.S.; Maloiy, G.M.O. & Wathuta, E.M. 1979. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *Journal of Zoology*, **189**:305–314. doi:10.1111/j.1469-7998.1979.tb03964.x
- Ameghino, F. 1887. 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. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, **6**:1–1027.
- Anderson, J.F.; Hall-Martin, A. & Russel, D.A. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs *Journal of Zoology*, **207**:53–61. doi:10.1111/j.1469-7998.1985.tb04915.x
- Benton, M.J. 2005. *Vertebrate Palaeontology*. 3rd ed. Oxford, Blackwell Publishing, 455 p.
- Bertram, J.E.A. & Biewener, A.A. 1992. Allometry and curvature in the long bones of quadrupedal mammals. *Journal of Zoology*, **226**:455–467. doi:10.1111/j.1469-7998.1992.tb07492.x

- Biewener, A.A. 1982. Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? *Journal of Experimental Biology*, **98**:289–301.
- Biknevicius, A.R. 1999. Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *Journal of Zoology*, **248**:179–187. doi:10.1111/j.1469-7998.1999.tb01194.x
- Bond, M.; Perea, D.; Ubilla, M. & Tauber, A. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Proterotheriidae (Liptopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Palaeovertebrata*, **30**:37–50.
- Brassey, C.A. 2017. *Body-mass estimation in Paleontology: a review of volumetric techniques*. Bethesda, The Paleontological Society, p. 133–156 (Papers 22). doi:10.1017/scs.2017.12
- Cassini, G.H.; Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S. 2012. Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology*, **287**:53–64. doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00886.x
- Christiansen, P. & Harris, J.M. 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology*, **266**:369–384. doi:10.1002/jmor.10384
- Colbert, E.H. 1962. The weights of dinosaurs. *American Museum Novitates*, **2076**:1–16.
- Corona, A.; Perea, D. & McDonald, G. 2013. *Catonyx cuvieri* (Xenarthra, Mylodontidae, Scelidotheriinae) from the late Pleistocene of Uruguay with comments regarding the systematics of the subfamily. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **33**:1214–1225. doi:10.1080/02724634.2013.764311
- Corona, A.; Perea, D. & Ubilla, M. 2018. The humerus of Proterotheriidae (Mammalia, Liptopterna) and its systematic usefulness: the case of “*Proterotherium berroi*” Kraglievich, 1930. *Ameghiniana*, **55**:150–161. doi:10.5710/AMGH.10.12.2017.3148
- Corona, A.; Perea, D. & Ubilla, M. 2019a. A new genus of Proterotheriinae (Mammalia, Liptopterna) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **39**:e1567523. doi:10.1080/02724634.2019.1567523
- Corona, A.; Ubilla, M. & Perea, D. 2019b. New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Liptopterna, Proterotheriidae). *Andean Geology*, **46**:153–167. doi:10.5027/andgeoV46n1-3136
- Corona, A.; Badín, A.C.; Perea, D.; Ubilla, M. & Schmidt, G.I. 2020. A new genus and species and additional reports of the South American native ungulates Proterotheriidae (Mammalia, Liptopterna) in the Late Miocene of Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, **102**. doi:10.1016/j.jsames.2020.102646.
- Creighton, G.K. 1980. Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and body size in contemporary mammals. *Journal of Zoology*, **191**:435–443. doi:10.1111/j.1469-7998.1980.tb01475.x
- Croft, D.A. 1999. Placentals: endemic South American ungulates. In: R. Singer (ed.) *The Encyclopedia of Paleontology*, Fitzroy-Dearborn Publishers, p. 890–906.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, **290**:699–700. doi:10.1038/290699a0
- Damuth, J. 1990. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 229–253.
- Damuth, J. & MacFadden, B.J. 1990. Introduction: body size and its estimation. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 1–10.
- Eisenberg, J.F. 1990. The behavioral/ecological significance of body size in the Mammalia. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 25–37.
- Elissamburu, A. 2010. Estudio biomecánico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Homalodotherium* Flower 1873 (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana*, **47**:25–43. doi:10.5710/AMGH.v47i1.2
- Farley, C.T.; Glasheen, J. & McMahon, T.A. 1993. Running springs: speed and animal size. *Journal of Experimental Biology*, **185**:71–86.
- Frenguelli, J. 1921. Sobre un proterotérido del Pampeano superior de Córdoba, *Neolicaphrium recens*, nov. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, **7**:7–23.
- Garland, T., Jr. 1983a. Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *The American Naturalist*, **121**:571–587. doi:10.1086/284084
- Garland, T., Jr. 1983b. The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. *Journal of Zoology*, **199**:157–170. doi:10.1111/j.1469-7998.1983.tb02087.x
- Gaudioso, P.J.; Gasparini, G.M.; Herbst, R. & Barquez, R.M. 2017. First record of the *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Mammalia, Liptopterna) in the Pleistocene of Santiago del Estero Province, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, **57**:23–29. doi:10.11606/0031-1049.2017.57.03
- González, E.M. & Martínez-Lanfranco, J.A. 2012. *Mamíferos de Uruguay. Guía de campo e introducción a su estudio y conservación*. Montevideo, Ediciones de la Banda Oriental, 464 p.
- Gregory, W.K. 1905. The weight of the *Brontosaurus*. *Science*, **22**:572. doi:10.1126/science.22.566.572
- Gunga, H-Chr. *et al.* 1999. Body size and body volumen distribution in two sauropods from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaftliche Reihe*, **2**:91–102. doi:10.1002/mmng.1999.4860020106
- Henderson, D.M. 1999. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. *Paleobiology*, **25**:88–106. doi:10.1666/0094-8373(1999)025<0088:ETMACO>2.3.CO;2
- Heptonstall, W.B. 1971. An analysis of the flight of the Cretaceous pterodactyl *Pteranodon ingens* (March). *Scottish Journal of Geology*, **7**:61–78. doi:10.1144/sjg07010061
- Heusner, A.A. 1991. Size and power in mammals. *Journal of Experimental Biology*, **160**:25–54.
- Hutchinson, J.R.; Ng-Thow-Hing, V. & Anderson, F.C. 2007. A 3D interactive method for estimating body segmental parameters in animals: application to the turning and running performance of *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Theoretical Biology*, **246**:660–680. doi:10.1016/j.jtbi.2007.01.023
- Iriarte-Díaz, J. 2002. Differential scaling of locomotor performance in small and large terrestrial mammals. *Journal of Experimental Biology*, **205**:2897–2908.
- Janis, C.M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology*:

- estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 255–299.
- Kitchener, A.C. 1993. On the external appearance of the dodo, *Raphus cucullatus* (L. 1758). *Archives of Natural History*, **2**:279–301. doi:10.3366/anh.1993.20.2.279
- Kraglievich, L. 1930. Hallazgo de un proteroterídeo en la República del Uruguay (*Proterotherium berroi* n. sp.). *Revista de la sociedad "Amigos de la Arqueología"*, **4**:197–203.
- Martínez, J-N & Sudre, J. 1995. The astragalus of Paleogene artiodactyls: comparative morphology, variability and prediction of body mass. *Lethaia*, **28**:197–209. doi:10.1111/j.1502-3931.1995.tb01423.x
- McGrath, A.; Flynn, J. & Wyss, A.R. 2020. Proterotheriids and macraucheniids (Liptopterna: Mammalia) from the Pampa Castillo Fauna, Chile (Early Miocene, Santacrucian SALMA) and a new phylogeny of Proterotheriidae. *Journal of Systematic Palaeontology*, **18**:717–738. doi:10.1080/14772019.2019.1662500
- McNab, B.K. 1990. The physiological significance of body size. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 11–23.
- Millien, V. & Bovy, H. 2010. When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent. *Journal of Mammalogy*, **91**:11–18. doi:10.1644/08-MAMM-A-347R1.1
- Ortiz Jaureguizar, E.; Bond, M.; López, G.; Giallombardo, A & Villafañe, A. 2003. Estimación de la masa corporal de los Proterotheriidae (Mammalia, Liptopterna) y análisis de su patrón de cambio a través del tiempo. *Ameghiniana*, **40**:64R.
- Paul, G.S. 1997. Dinosaur models: the good, the bad, and using them to estimate the mass of dinosaurs. In: D.L. Wolberg; E. Stump & E. Rosenberg (eds.) *Dinofest™*, Academy of Natural Sciences, p. 129–142.
- Samuels, J.X. & Van Valkenburgh, B. 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology*, **269**:1387–1411. doi:10.1002/jmor.10662
- Scherer, C.S.; Pitana, V.G. & Ribeiro, A.M. 2009. Proterotheriidae and Macraucheniidae (Liptopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**:231–246. doi:10.4072/rbp.2009.3.06
- Schmidt, G.I. 2015. Actualización sistemática y filogenia de los Proterotheriidae (Mammalia, Liptopterna) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **18**:521–546. doi:10.4072/rbp.2015.3.14
- Scott, K.M. 1983. Prediction of body weight of fossil Artiodactyla. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **77**:199–215. doi:10.1111/j.1096-3642.1983.tb00098.x
- Scott, K.M. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (eds.) *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, p. 301–335.
- Selker, F. & Carter, D.R. 1989. Scaling of long bone fracture strength with animal mass. *Journal of Biomechanics*, **22**:1175–1183. doi:10.1016/0021-9290(89)90219-4
- Sellers, W.I.; Hepworth-Bell, J.; Falkingham, P.L.; Bates, K.T.; Brassey, C.A.; Egerton, V.M. & Manning, P.L. 2012. Minimum convex hull mass estimations of complete mounted skeletons. *Biology Letters*, **8**:842–845. doi:10.1098/rsbl.2012.0263
- Silva, M. 1998. Allometric scaling of body length: elastic or geometric similarity in mammalian design. *Journal of Mammalogy*, **79**:20–32. doi:10.2307/1382839
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid isolation. The curious history of South American Mammals*. New Haven, Yale University Press, 266 p.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 2009. *Introduction to Biostatistics*. Mineola, Dover Publications, 365 p.
- Soria, M. 2001. *Los Proterotheriidae (Liptopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia*. Buenos Aires, Museo Argentino de Ciencias Naturales, 167 p. (Monografías 1).
- Toriño, P. & Perea, D. 2018. New contributions to the systematics of the “Plohophorini” (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae) from Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences*, **86**:410–430. doi:10.1016/j.jsames.2018.07.006
- Torregrosa, V.; Petrucci, M.; Pérez-Claros, J.A. & Palmqvist, P. 2010. Nasal aperture area and body mass in felids: Ecophysiological implications and paleobiological inferences. *Geobios*, **43**:653–661. doi:10.1016/j.geobios.2010.05.001
- Tsubamoto, T. 2014. Estimating body mass from the astragalus in mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**:259–265. doi:10.4202/app.2011.0067
- Ubilla, M.; Perea, D.; Bond, M. & Rinderknecht, A. 2011. The first cranial remains of the Pleistocene proterotheriid *Neolicaphrium Frenguelli*, 1921 (Mammalia, Liptopterna): a comparative approach. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**:193–201. doi:10.1080/02724634.2011.539647
- Ubilla, M.; Rinderknecht, A.; Corona, A. & Perea, D. 2018. Mammals in last 30 to 7 ka interval (Late Pleistocene-Early Holocene) in Southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): last occurrences, climate, and biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*, **25**:291–300. doi:10.1007/s10914-017-9380-2
- Villafañe, A.L.; Ortiz-Jaureguizar, E. & Bond, M. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Proterotheriidae (Mammalia, Liptopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos*, **62**:155–166. doi:10.3989/egol.0662115
- 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. & 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. doi:10.1016/j.palaeo.2010.04.022
- White, C.R. & Seymour, R.S. 2005. Allometric scaling of mammalian metabolism. *Journal of Experimental Biology*, **208**:1611–1619. doi:10.1242/jeb.01501

Received in 09 August, 2019; accepted in 03 March, 2020.