

HIPPIDION SP. (MAMMALIA, PERISSODACTYLA, EQUIDAE) EN SEDIMENTOS DEL PLEISTOCENO SUPERIOR DEL URUGUAY (EDAD MAMIFERO LUJANENSE)

M. Ubilla * y M. T. Alberdi **

RESUMEN

Se describen los restos más completos de *Hippidion* sp. reportados hasta el momento para el Pleistoceno de Uruguay. Corresponden a una forma robusta con extremidades anteriores relativamente cortas respecto del cráneo grande. Se analizan sus caracteres craneo-mandibulares y postcraneales comparados con otros «hippidiformes» de Sudamérica. El marco sedimentario corresponde a una planicie de inundación de un sistema fluvial meandriforme de la Fm. Sopas (Pleistoceno superior; Edad mamífero Lujanense) del Uruguay.

Palabras clave: *Perissodactyla*, *Hippidion*, *Pleistoceno superior*, *Paleoambiente*, *Fm. Sopas*, *Uruguay*.

ABSTRACT

The most complete remains of *Hippidion* sp. to the Pleistocene of Uruguay are described. They agree with a robust form with fore limbs relatively short to the large skull. Cranial, mandibles and postcranial characters are analyzed and compared with respect to others «hippidiformes» of South America. The depositional environment belongs to floodplain facies of meandering fluvial systems.

Key words: *Perissodactyla*, *Hippidion*, *Upper Pleistocene*, *Paleoenvironment*, *Sopas Fm.*, *Uruguay*.

Introducción

En estos últimos años los caballos monodáctilos del Pleistoceno de Neotrópica son objeto de nuevos estudios. Existe un renovado interés por dilucidar aspectos vinculados a su ordenamiento taxonómico, a las relaciones filogenéticas de los taxones involucrados y a su contexto bioestratigráfico. (Alberdi, 1987; Alberdi *et al.*, 1986; Alberdi *et al.*, 1987; MacFadden y Azzarolli, 1987, y Prado, 1984 a y b.)

La presencia de équidos en el Pleistoceno de Sudamérica es consecuencia del «Gran Intercambio Faunístico Americano», acontecido en el Plio-pleistoceno y relacionado con la instalación del istmo centroamericano (Bond, 1986; Reig, 1981, y Webb, 1978). Se reconocen los «equidiformes», representados por varias especies de *Equus* (*Amerhippus*) (ver MacFadden y Azzarolli, 1987) y los «hippidiformes», sobre los cuales existe controversia a nivel genérico. Estos últimos eran considerados formas endémicas sudamericanas hasta la publicación de MacFadden y

Skinner (1979), quienes describen *Onohippidium galushai* para el Plioceno temprano (Hemphilliense tardío) de Arizona, e *Hippidion* sp. para el Mioceno tardío (Hemphilliense temprano) de Texas, USA. Tales hallazgos descartan el endemismo e implican un carácter alóctono y de emigrantes primarios (*sensu* Marshall *et al.*, 1982) a nivel genérico de las formas representadas en el Pleistoceno sudamericano, sin perjuicio del desarrollo de categorías específicas eventualmente autóctonas secundarias (*sensu* Reig, 1981).

Recientemente, Alberdi y Prado (en prensa), dudan de la presencia de este grupo en Norteamérica y consideran que los restos descritos por MacFadden y Skinner (1979), tanto desde un punto de vista estratigráfico como morfológico, deben considerarse próximos al grupo *Dinohippus-Astrohippus* y podrían situarse en la línea filética de los «hippidiformes».

Respecto del Uruguay, las referencias bibliográficas de restos fósiles de équidos, en especial de «hippidiformes», tienen en general una dudosa asignación

* Dpto. de Paleontología, Facultad de Ciencias. 11200 Tristán Narvaja 1674. Montevideo, Uruguay.

** Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. J. Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid. España.

estratigráfica o carecen de ella y están basados en elementos aislados o fragmentarios: dientes o partes esqueléticas incompletas (cf. Burmeister, 1875; Jones, 1956; Kraglievich, 1928; Lambert, 1941; Roselli, 1938, y Teisseire, 1928).

A partir de esta perspectiva y en relación con un estudio del contenido paleomastofaunístico de depósitos pleistocénicos tardíos del norte del Uruguay, fueron hallados materiales de équidos significativos. Se trata de los restos de «hippidiformes» más completos hasta ahora exhumados en este país, los que reúnen elementos cráneo-mandibulares y dentarios, con parte del postcráneo pertenecientes a un mismo individuo. Nos proponemos dar a conocer estos materiales, analizando los caracteres relevantes para su

determinación y aportando elementos para ulteriores estudios del grupo en general.

Hemos adoptado como hipótesis de trabajo, la condición monogenérica de los «hippidiformes» sudamericanos (*sensu* Alberdi, 1987) —esto es— la existencia de *Hippidion* compuesto por un conjunto de especies cuyo análisis se encuentra en prensa (Alberdi y Prado).

Estratigrafía

En el norte del Uruguay, especialmente en los Dptos. de Artigas, Salto, Paysandú y Tacuarembó, se encuentran sedimentos continentales denominados por Antón (1975) como Fm. Sopas (ver fig. 1 A).

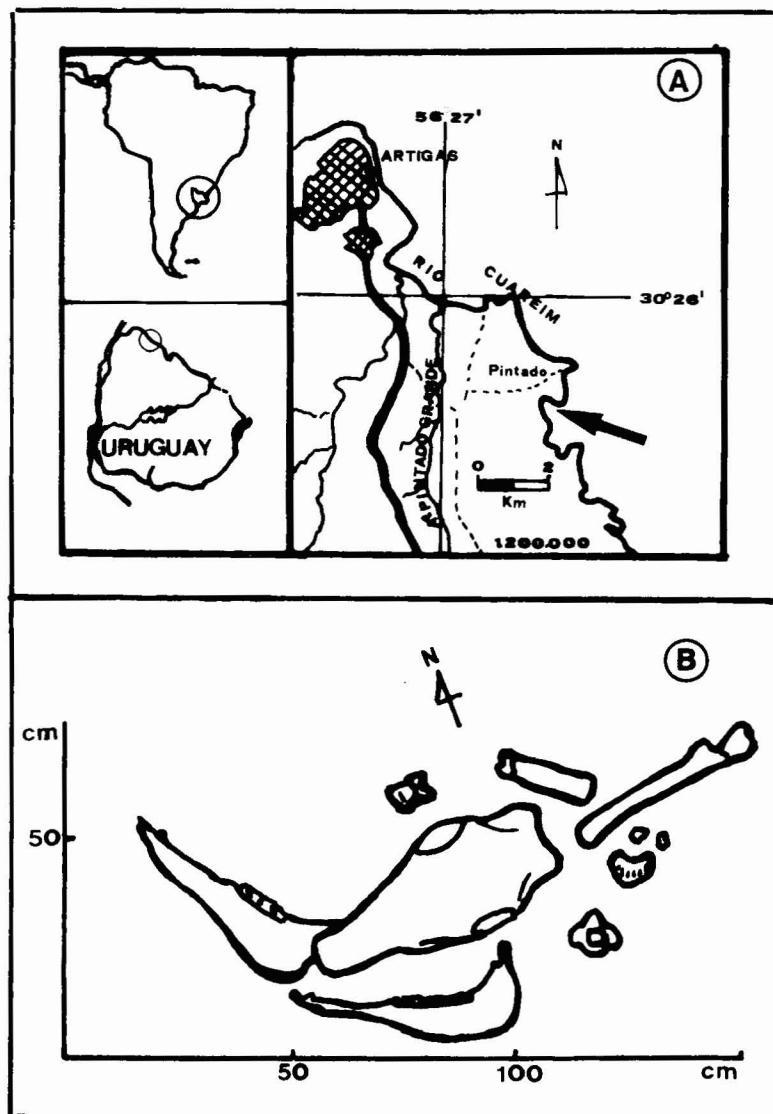


Fig. 1.—A) Ubicación geográfica del material estudiado.
B) Distribución espacial de los restos de *Hippidion* sp.

En esta unidad predominan litologías finas, en especial limos pardos-claros, enriquecidos ocasionalmente por elementos groseros, con una potencia que puede alcanzar los 6 m, con consolidación pobre y frecuentes inclusiones de materia orgánica. Como expresiones de variación faciología locales y sedimentologías de tipo limo-arcillosas, limo-arenosas, arcillo-arenosas a franco-limosas; en algunas áreas estos depósitos desarrollan en el tope niveles calcáreos planares de gran extensión horizontal y de potencia de 0,50 a 1 m. En afloramientos del Dpto. de Artigas, se ha registrado un conjunto de taxones de vertebrados —en especial mamíferos— como resultado de relevamientos paleontológicos que uno de los autores (MU) se encuentra realizando. En el cuadro 1 se brinda la lista de taxones de mamíferos, incluyendo el área con los sedimentos portadores de *Hippidion* sp. así como otras próximas, pertenecientes a los mismos depósitos. La información en particular de estos materiales se encuentra en Ubilla (1983, 1986). La sedimentología del nivel portador de *Hippidion* sp. incluida en la columna estratigráfica correspondiente a la localidad Pintado y áreas vecinas (ver fig. 2) que-

da comprendida en la caracterización previa. Los niveles representados por sedimentos limo-arenosos y limosos comportan a nivel global la mayor parte de los fósiles de vertebrados hasta ahora exhumados. La Fm. Sopas ha sido asumida —en términos prácticos— como unidad litológica de referencia para asignar estratigráficamente restos fósiles (cf. Martínez, 1988; Olazarri, 1980; Ubilla, 1986, y Ubilla y Martínez, 1988). Prost (1982) y Bombín (1975, 1976), correlacionaron estos depósitos con sedimentos pleistocénicos tardíos denominados Fm. Touro Passo (Rio Grande do Sul, Brasil). El momento en el cual se produjeron los procesos depositacionales parece acotarse al Pleistoceno superior: el conjunto de géneros y especies de mamíferos hallados asociados sugieren la Edad-mamífero Lujanense, correspondiente a dicho intervalo de tiempo (Ubilla, 1986). Tales consideraciones son ratificadas por Perea y Martínez (1989), quienes analizan el contenido paleofaunístico de otra localidad geográfica (Dpto. de Tacuarembó), pero perteneciente a esta formación y proponen el Pleistoceno superior como marco temporal. Estas propuestas coinciden con la correlación de Bombín

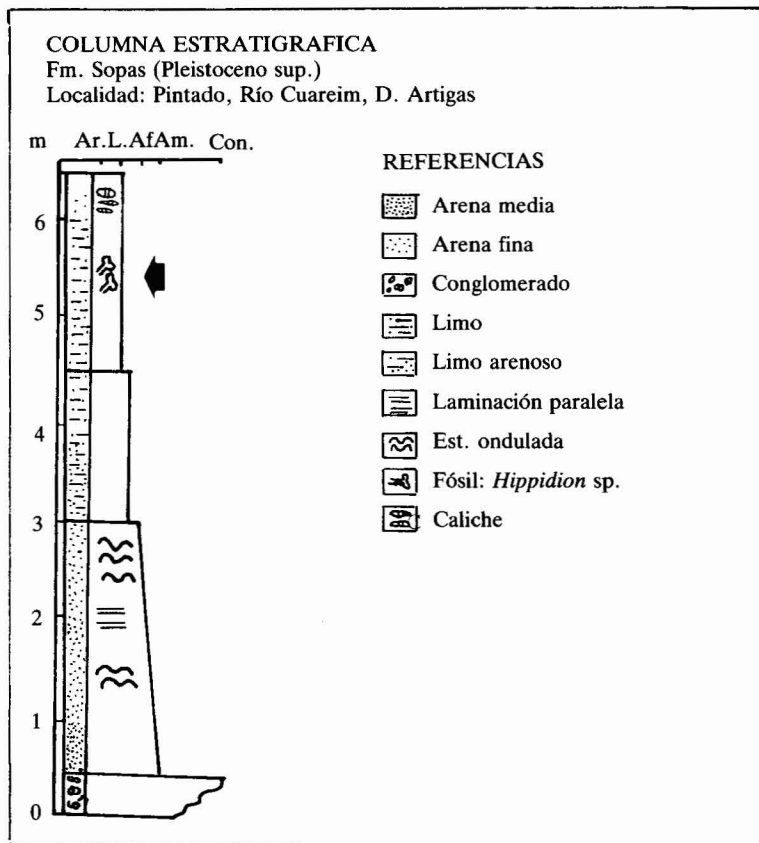


Fig. 2.— Columna estratigráfica de la localidad Pintado, Río Cuareim, Dpto. Artigas, Uruguay. Fm. Sopas, Pleistoceno superior. La flecha indica la ubicación de los restos de *Hippidion* sp.

(1976) mencionada *supra*, entre la Fm. Touro Passo (Rio Grande do Sul, Pleistoceno sup., C¹⁴: 11.000 ± 190 años AP) y la Fm. Sopas de Uruguay; por otra parte, Olazarri (1980), le asigna una edad entre 11.000 y 15.000 años de acuerdo con dataciones de C¹⁴ realizadas en estos depósitos.

Paleoambientes

Según Antón (1975), habrían actuado en la génesis de los sedimentos de la Fm. Sopas, factores eólicos y regímenes fluviales. Numerosas observaciones tafonómicas realizadas en torno a los fósiles incluidos en afloramientos del Dpto. de Artigas, permiten constatar una marcada tendencia a registrarse —además de elementos óseos aislados— esqueletos bastante completos con asociación y articulación de diversas estructuras, sugiriendo procesos de desarticulación incompletos, lo que puede estar vinculado con

breves exposiciones subaéreas y traslado ausente o en pequeña escala (Hill, 1979, y Beherensmeyer, 1988). Tales expresiones tafonómicas son compatibles con los procesos depositacionales vinculados a sistemas fluviales (Beherensmeyer, *op. cit.*) y globalmente pueden corresponder a agregados fosilíferos parautóctonos-alóctonos siguiendo a Kidwell *et al.* (1986).

En el caso particular de los restos exhumados de *Hippidion* la disposición de los elementos en el sedimento —tal como lo ilustra la figura 1B— indica una estrecha asociación espacial de estructuras que no conservan la articulación original. Dichas estructuras conforman en el esqueleto unidades mayores (v. gr.: cráneo-mandíbula, miembro anterior derecho) íntimamente asociadas entre sí.

En un análisis primario de los sedimentos portadores de *Hippidion* sp. observamos una secuencia grano-decreciente, con depósitos conglomeráticos y arenosos basales y limo-arenosos y limosos terminales (ver fig. 2). Tales expresiones sugieren respecto de la base, la existencia de canal fluvial y barras de meandros y para los elementos finos un ambiente de planicie de inundación. En primera instancia serían asimilables a un sistema fluvial de tipo meandri-forme.

La información paleoambiental que puede inferirse de los taxones hasta ahora analizados pone en evidencia la existencia de cuerpos de agua lénticos y reotópicos así como áreas de planicies (Ubilla, 1986); a esto debe agregarse información concurrente proporcionada por la malacofauna perteneciente a esta formación (Martínez, 1988; Olazarri, *op. cit.*, y Ubilla y Martínez, *op. cit.*)

Cuadro 1.—Lista de géneros y especies de mamíferos correspondientes a los afloramientos de la Fm. Sopas en la localidad Pintado, Dpto. Artigas y áreas vecinas.

Clase MAMMALIA	
Orden Tardigrada	Orden Notoungulata
Familia Megatheriidae <i>Megatherium</i> cf. <i>americanum</i>	Familia Toxodontidae <i>Toxodon</i> <i>platensis</i>
Familia Mylodontidae <i>Glossotherium</i> <i>robustum</i> <i>Lestodon</i> cf. <i>armatus</i>	Orden Litopterna Familia Macraucheniidae cf. <i>Macrauchenia</i>
Orden CINGULATA	Orden PROBOSCIDEA
Familia Dasypodidae <i>Pampatherium</i> <i>humboldti</i>	Familia Gomphotheriidae Gomphotheriinae <i>indet.</i>
Familia Glyptodontidae <i>Panochthus</i> <i>tuberculatus</i> <i>Glyptodon</i> <i>clavipes</i>	Orden Perissodactyla Familia Equidae <i>Hippidion</i> sp.
Orden CARNIVORA	Familia Tapiridae <i>Tapirus</i> sp.
Familia Felidae <i>Felis</i> <i>concolor</i> cf. <i>Smilodon</i>	Orden ARTIODACTYLA
Orden RODENTIA	Familia Tayassuidae <i>Catagonus</i> sp.
Familia Cricetidae <i>Holochilus</i> sp.	Familia Camelidae <i>Palaeolama</i> <i>paradoxa</i>
Familia Caviidae <i>Cavia</i> sp.	Familia Cervidae <i>Ozotocerus</i> <i>bezoarticus</i> <i>Antifer</i> cf. <i>ultra</i> <i>Morenelaphus</i> <i>brachyceros</i> <i>Morenelaphus</i> cf. <i>lujanensis</i>
Familia Hydrochoeridae cf. <i>Hydrochoerus</i> <i>Neochoerus</i> sp.	
Familia Myocastoridae <i>Myocastor</i> <i>coypus</i>	

Material y métodos

Los restos estudiados provienen del Dpto. de Artigas, localidad Pintado, margen uruguayo del Río Cuareim (fig. 1A), en sedimentos pleistocénicos tardíos (Fm. Sopas, Antón, 1975). Pertenecen a la colección de Paleontología del Museo Histórico Departamental de Artigas (MHD-P). Las variables incluidas en las tablas I a V fueron registradas de acuerdo con Eisenmann *et al.* (1988) y su nomenclatura respecta puntualmente la propuesta por estos autores. Se brinda a continuación el significado de las siglas de los materiales comparativos incluidos en las tablas I-V: MLP: Museo de La Plata, Argentina; MCNBR: Museo Argentino de Ciencias Naturales, «Bernardino Rivadavia», Buenos Aires, Argentina; TAR: Tarija, Bolivia, Colecciones del Museo Nacional de Historia Natural de París; MHN-B: Museo de Historia Natural de La Paz, Bolivia.

Sistemática

Orden Perissodactyla Owen, 1848.
 Familia Equidae Gray, 1821.
 Género *Hippidion* Owen, 1869.

Hippidion sp. (láms. I-III).

Material: MHD-P 265-1: cráneo (completo en vista palatal), 265-2: mandíbula completa, ambos con incisivos y series de molariformes; 265-3: atlas; 265-4: cúbito-radio derecho; 265-5: McIII derecho con McII y McIV fusionados; 265-6: 1.^aFIII anterior; 265-7: 3.^aFIII anterior; 265-8: lunatum, y 265-9: piramidal derechos.

Medidas: ver tablas I a V.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Dpto. Artigas, localidad Pintado, Río Cuareim (fig. 1A); Fm. Sopas (Pleistoceno superior) (ver columna estratigráfica, fig. 2). Colector: J. Soloviy.

Descripción del material. Cráneo: en vista palatal está prácticamente completo; la norma superior fue erosionada por exposición subaérea y por esta razón no conserva la región facial y orbitaria así como la parte superior de la caja craneana. El arco cigomático derecho ha sido preservado; el paladar es bastante amplio; los cóndilos occipitales están divididos y separados por un surco ventral; basioccipital y basiesfenoides completos, mientras que el vómer sólo parcialmente presente; los pterigoides están fragmentados conservando un robusto gancho pterigoideo derecho. Las apófisis yugulares están rotas. Las cavidades glenoideas son someras e internamente a las mismas se desarrollan profundas depresiones para inserciones musculares. Las bullas auditivas no se han conservado intactas pero se aprecian los meatos auditivos externos dirigidos hacia afuera y algo hacia atrás; en tamaño relativo son pequeñas a juzgar por el espacio que ocupan (lam. I).

Dentición superior (lam. IA y IIA): los incisivos forman una arcada semicircular y presentan infudíbula. Los caninos son grandes y los P³ y P⁴ son los elementos más grandes de la serie de molariformes. Están presentes los P¹ pequeños y desgastados. El diseño de la superficie masticatoria es simple y con escasos pliegues, con cemento grueso. Los plegamientos existentes se encuentran en el borde posterior de la prefoseta y en el anterior de la postfoseta, en especial en P³, M¹ y M². Parastilos y mesostilos bien desarrollados, gruesos y sin pliegue. Los protoconos no tienen desarrollo anterior y, en general, son ovales a elípticos con bordes no angulosos, unidos al protofofo por un istmo ancho. En la mayoría de los molariformes, el surco preprotoconal y el valle postprotoconal están bien marcados. En M¹ y M² se observa

un delgado pliegue caballino. En el área hipoconal se observa la constricción homónima bien marcada en P³ y P⁴ y desarrollo de isleta hipoconal en P², P³ y P⁴. El hipocono es de menor tamaño que el protocono.

Mandíbula (lam. I): ambas ramas mandibulares están prácticamente completas; careciendo la hemimandíbula izquierda de la apófisis coronoides; anteriormente son elongadas. La rama ascendente es profunda y la horizontal se engrosa en el área de los molariformes a expensas de la línea milohioidea. El cóndilo mandibular en vista posterior es asimétrico hacia afuera respecto de la apófisis coronoides.

Dentición inferior (lam. IB y IIB): los incisivos forman una arcada dentaria semicircular y carecen de infudíbula. Los caninos se sitúan bien próximos al I₃. La superficie oclusal es simple, con escasos pliegues, con cemento grueso. Los premolares tienen mayor talla que los molares. Protocónido e hipocónido tienen una constante forma de media luna, con bordes externos continuos y ausencia de plicostílido y pliegue antecaballínido. Ectofléxidos en general profundos —especialmente en los P₂, M₁, M₂ y M₃— sin llegar a afectar el istmo pronunciadamente en P₃ y P₄. El «double-knot» en general no tiene bordes marcadamente angulares, con metacónidos y metastílicos subiguales en talla; linguaflexidos en forma de V poco profundo y subrecto en P₃, P₄ y M₁. Se observa cierta asimetría en el P₂ izquierdo respecto del derecho, en donde el ectofléxido es claramente más profundo (lam. IIB).

Metacarpianos (lam. IIIB): en su conjunto configuran una pieza corta, robusta y ancha en sus epifisis y en la diáfisis. A nivel de la articulación proximal desarrolla facetas articulares para el hueso grande, unciforme y trapecioide, no observándose para el trapecio por rotura del material. No observamos faceta articular para el McV. Los McII y McIV pueden visualizarse en vista anterior y sobresalen bastante en vista posterior. El McII se extiende distalmente más que el IV. En la faceta articular distal se observa una cresta que la recorre en sentido anteroposterior de posición submediana ubicándose ligeramente hacia afuera, definiendo dos subfacetas de las que la interna se ubica algo más proximal (levantada) que la externa.

Discusión sistemática

En este artículo se asume como hipótesis de trabajo la propuesta de Alberdi (*op. cit.*) sobre la condición monogenérica de los «hippidiformes», determinando este material como *Hippidion* sp. Su *status* específico deberá ser evaluado en un análisis general de las especies de *Hippidion* existentes en Sudamé-

rica. El patrón oclusal de la dentición craneal y mandibular, así como elementos postcraneales asociados nos permite identificar estos restos como indiscutiblemente pertenecientes al grupo de los «hippidiformes». Debemos señalar en este sentido y respecto de la serie de molariformes superiores la presencia de protoconos en general ovales a elípticos y no desarrollados anteriormente, a diferencia de la típica subtriangularidad que se observa en *Equus* (A.), a lo que se agrega un istmo ancho que lo une al protolof y con un marcado desarrollo del surco preprotoconal y valle postprotoconal. Acompañan a este modelo fuertes mesostilos y parastilos. En la dentición inferior, cabe señalar la constancia en la disposición seleniforme de los protocónidos e hipocónidos con bordes continuos exentos de pliegue antecaballínido y caballínido (pticostílido), usualmente presente en *Equus* (A.). A diferencia de lo que ocurre en éste, los ectofléxidos son marcadamente profundos en la mayoría de los molariformes —especialmente en P₂, M₁, M₂ y M₃— asociados a «double-knot» sin bordes marcadamente angulares con metacónidos y metastílidos subiguales y linguaflexidos poco profundos y subrectos. En *Equus* (A.) el metastílido es anguloso y el linguaflexido en los molares forma un istmo. Globalmente la superficie oclusal de ambas series de molariformes es simple y con cemento grueso. Respecto de la presencia-ausencia de infudíbula y en base a los datos de Eisenmann (1979), nosotros creemos que éstos suelen estar en relación con la edad del individuo, llegando a desaparecer en determinado momento del desgaste.

De acuerdo con la caracterización de *Hippidion* y *Onohippidium* de MacFadden y Skinner (1979) —quienes consideran ambos géneros válidos— nuestro material no queda totalmente comprendido en el modelo manejado por estos autores. Desde este punto de vista, en nuestro ejemplar los P₃ y P₄ tienen ec-

Tabla 1.—Dimensiones (mm) craneanas y mandibulares de A: *Hippidion* sp. (MHD-P 265); B y E: *Onohippidium*; C y D: *Hippidion principale*. Se incluyen en *Hippidion* sp. las series dentarias izquierda y derecha correspondientes con las columnas respectivas. () dimensiones aproximadas. (Nomenclatura según Eisenmann et al., 1988.)

Craneo:	A	B	C
	MHD-P 265-1	MLP-62	4102 MCNBR
1	174	162	181,3
2	152,7	102	154
5	249	290	270
6	575	556	600
7	107,8-108,2	103,5	104
8	92,6- 92,5	85	91,2
9	194,0-195,0	185	188,5
10	102,8	132	102,5
11	46	44	(44)
12	55	43	(40)
13	94,4	83,5	70
14	50,7	56	42,5
15	64,6	—	63,7
16	82	126	114
17	162	192	210,5
21	122,5	136,5	135,5

Mandíbula:	A	D	E
	MHD-P 265-2	MLP-6,19	9671 MCNBR
1	490	500	486
2	124,3	146	135
3	102,8-103,4	92	106
4	97,2- 98,5	90,5	93,2
5	199,0-200,0	184	200
6	140,3	(155)	133
7	(50r)	—	60,5
8	207	(250)	210
9	198	(244)	202
10	112	133	120
11	79,3	91,2	89
12	65	75	67
13	111,4	109	109,7
14	48,3	—	34,7
15	35	—	—

Tabla 2.—Dimensiones (mm) dentarias de *Hippidion* sp. (MHD-P 265-2). Las columnas izquierda (i) y derecha (d) corresponden a las series dentarias respectivas en todos los molariformes. FP: forma del protocono. Nomenclatura según Eisenmann et al. (1988).

Dentición superior						
	i P ² d	P ³	P ⁴	M ¹	M ²	M ³
1	45,5	64	71,5	62,8	66	62
2	37,9-38,4	32,5-32,6	31,5-31,0	30,0-30,0	29,0-28,2	25,3-25,0
3	7,0- 7,4	6,3- 6,6	7,0- 7,0	7,5- 7,4	8,0- 8,2	8,0- 8,6
4	26,6-26,7	30,5-32,0	31,5-31,0	29,4-30,7	27,8-27,4	25,0-24,6
FP	1-2	1	1-2	2	2	2

Dentición inferior						
	i P ₂ d	P ₃	P ₄	M ₁	M ₂	M ₃
2	34,8-35,0	31,2-31,0	31,1-31,4	28,5-28,4	28,2-27,4	33,4-33,4
3	7,0- 7,0	7,8- 7,6	7,1- 7,9	4,0- 5,0	5,8- 5,6	7,0- 7,0
4	11,6-11,0	12,2-12,0	11,2-11,4	11,9-11,4	10,0-10,4	11,5-11,0
5	9,4-9,0	8,0- 8,5	7,0- 8,0	7,6- 8,0	5,6- 7,0	5,4- 5,0
6	19,0-17,6	19,0-19,5	18,4-17,8	15,4-16,0	15,0-14,2	12,4-12,0

tofléxicos que no afectan mayormente el istmo, debiendo descartarse *Hippidion*, pero no puede ser incluido en *Onohippidium* dado que, según los autores citados *supra*, éste tiene ectofléxicos someros en PP permanentes y profundos en PP y MM deciduos y nuestro ejemplar posee molariformes permanentes y ectofléxicos profundos en P₂ y en los molares. Esto podría explicarse si asumimos que las formas norteamericanas son primitivas y con una relación de atarismo lejana respecto de las formas del Pleistoceno tardío de Sudamérica, como plantean Alberdi y Pra-

do (en prensa). También hay que tener en cuenta las modificaciones de las figuras en las superficies oclusales de équidos hipsodontos producto del desgaste.

El McIII es robusto y presenta fusionados hasta la mitad de su diáfisis a los McII y McIV, coincidiendo en general con la morfología de *Hippidion*.

Alberdi (1987) propuso que los «hippidiformes» se ordenen en tres grupos diferentes entre sí respecto del tamaño. Dicha hipótesis ha sido corroborada mediante análisis comparativos numéricos (Alberdi y Prado, 1989). De acuerdo con la informa-

Tabla 3.—Dimensiones (mm) del radio y ulna de A: *Hippidion* sp. (MHD-P 265-4); B: *Hippidion principale*; C: *H. neogeus*. Nomenclatura según Eisenmann et al. (1988).

Radio	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
A MHD-P 265-4	310	296	52	31	86	41	89	71,5	38	86	32	20
B Tar 892	334	329,2	57,3	31,1	90,8	44,4	105	74,6	41,3	90,8	31,4	20,8
C Tar 946	310	300,5	50	29,2	81,5	39,1	91,9	67,3	39,8	78,2	28	17,9
D Tar 940	313	302	51,2	29,5	86,8	39,5	93,9	69,8	41,7	81,5	28,6	18
Ulna	1	2	3	4	5							
MHD-P 265-4	391	76	89	57,2	65							

Tabla 4.—Dimensiones (mm) del McIII de A: *Hippidion* sp. (MHD-P 265-5), B: TAR 962, C: TAR 896, D: 401 MCNBR, E: MHN-B-101015, F: MHN-B-001014, G: MLP 6.026. IG: índice de gracilidad. Nomenclatura según Eisenmann et al. (1988).

McIII	1	2	3	4	5	6	7	8	10	11	12	13	14	16	IG
A	198	184	42	30,4	58,9	34,5	51,6	14,4	56,6	52	36,5	28,6	32,2	10	21,21
B	227	220,5	41	32,3	53,7	39,7	46,7	12,6	62,3	51,6	41,6	35,2	37	11	18,06
C	223	215	42,2	31	58,1	37,6	48,5	14	61,8	55,6	40,1	33,6	36,3	12	18,92
D	199	192,5	40	29,8	56,7	36,9	45,8	14,5	59,4	51,4	36,7	30,7	30,1	12	20,10
E	177,2	168,3	31,6	23,7	45,6	29,2	37,2	15	46,6	46	32,6	25,3	28,3	5	17,83
F	189,9	183	32	25	49,9	30,2	39,4	18,4	44,6	43,7	31,7	—	28,9	—	16,85
G	199	192	43,2	29,5	53,7	35,5	44,3	17,2	52	50,5	38,3	29,2	31,2	11	21,70

Tabla 5.—Dimensiones (mm) de la 1.ª F. III y de la 3.ª F. III de *Hippidion* sp. (MHD-P 265-6 y 7) y otros hippidiformes. Nomenclatura según Eisenmann et al. (1988).

1.ª F. III	1	2	3	4	5	6	7	8	9
MHD-P 265-6	76	68,4	45,3	55,8	37,9	51,4	46,9	29	26,2
MHN-B 001277	85,6	75,2	41,2	57	37,5	48,3	46,7	28,7	44
MLP	80,4	69,3	36,3	53,4	34,8	44,7	40,8	25,2	41,2
TAR-907	80,4	72,3	38,7	53,4	35	48,5	47,2	27,7	44
MLP 6.342	71,2	62	43,3	62,7	37,1	50	43,1	26,7	37,9
MLP 6.350	73,5	61,6	44,5	62	39,3	50,6	47,4	27,1	36,5
401 MCNBR	70,2	62,1	44,6	59,7	37,1	49,8	46,8	29,9	49
3.ª F. III									
MHD-P 265-7	1	2	3	4	5	6	7		
	53,6	56	73	48	32	52	58		

ción disponible, las dimensiones del cráneo (longitud rostral, longitud basilar, etc.) y de la mandíbula (v. gr.: longitud y alto mandibular, entre otras), así como las de las series dentarias superiores e inferiores de nuestro ejemplar, se vinculan con la variación de los restos que Moreno (1891) denominó *Onhippidium munizi* por una parte y, por otra, lo asignado a *Hippidion principale* por Boule y Thevenin (1920) de Tarija y Ameghino (1989) de Buenos Aires, ambos de talla muy grande (tabla I).

Respecto de los elementos postcraneales, el McIII correspondería a un individuo muy grande dentro del grupo de los de talla media (tabla IV) y la 1.^aFIII representa a un ejemplar pequeño entre los de talla grande conocidos en Sudamérica (tabla V). El McIII exhibe, por su parte, uno de los valores mayores de gracilidad (IG: 21.21) dentro del grupo considerado. Las dimensiones del radio, como la longitud máxima y medial, ancho máximo proximal, ancho de la diáfisis, entre otras, lo acercan a una forma bastante grande dentro de estos animales y que Boule y Thevenin (1920) asignan a *H. neogaeus* (tabla III).

De acuerdo con el análisis realizado, un conjunto de caracteres previamente propuestos por autores precedentes se han mostrado como criterios válidos para el análisis aquí presentado (cf. Boule y Thevenin, 1920; Hoffstetter, 1952; Winge, 1906, y Zetti, 1966).

Conclusiones

El estudio de caracteres morfológicos a nivel cráneo-mandibular de la dentición superior e inferior y de los elementos postcraneales conservados asociados y evaluados, en principio, como pertenecientes a un mismo individuo, permiten determinarlo inequívocamente como *Hippidion* sp. Se trata de los restos más completos de este género reportados hasta el momento para el Pleistoceno de Uruguay y pertenecen a una forma robusta, con extremidades relativamente cortas respecto del cráneo grande. Tanto las dimensiones del McIII como las de la 1.^aFIII corresponderían a lo que se puede calificar como un *Hippidion* de talla grande, con la parte proximal de las extremidades más larga y la distal proporcionalmente más corta. Por tratarse de los únicos materiales bastante completos procedentes de esta localidad y por estar llevándose a cabo la revisión del grupo en general, creemos conveniente determinarlo como *Hippidion* sp., de talla grande y «cabezón». Dicho género queda registrado para sedimentos del norte de Uruguay llamados Fm. Sopas, conteniendo paleomastofauna perteneciente a la Edad-mamífero Lujaneño (Pleistoceno superior) y cuyo marco depositacional en el área es un sistema fluvial, estando los res-

tos analizados en una facie de tipo planicie de inundación.

AGRADECIMIENTOS

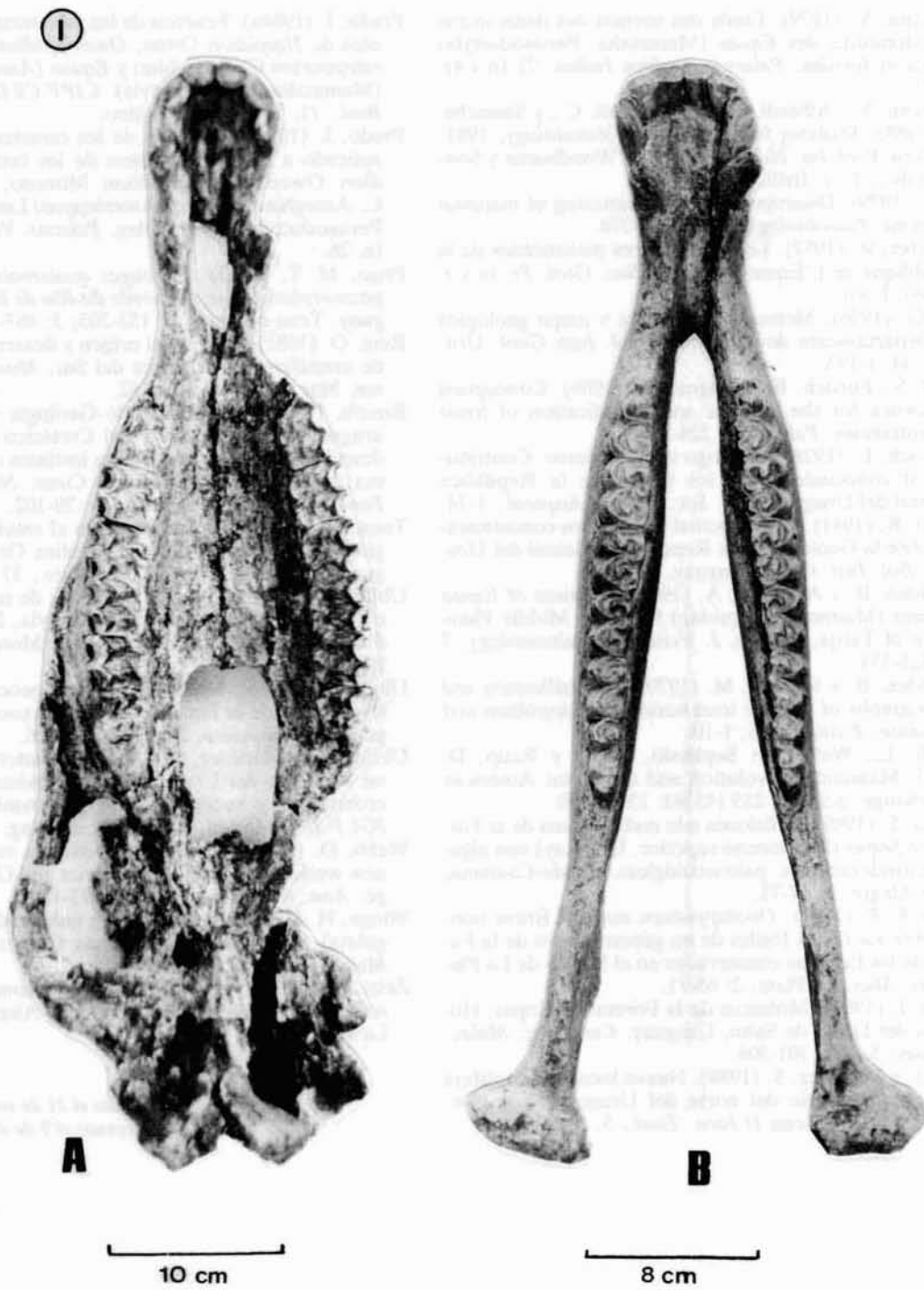
El Prof. José Soloviy (MHD Artigas) puso gentilmente el material a nuestra disposición y facilitó las tareas de campo. Los licenciados Sergio de Souza y Gerardo Verohslavsky (Dpto. Geología, FHC) nos proporcionaron importante información sedimentológica y valiosos comentarios críticos respectivamente. A todos ellos, nuestro sincero reconocimiento.

Referencias

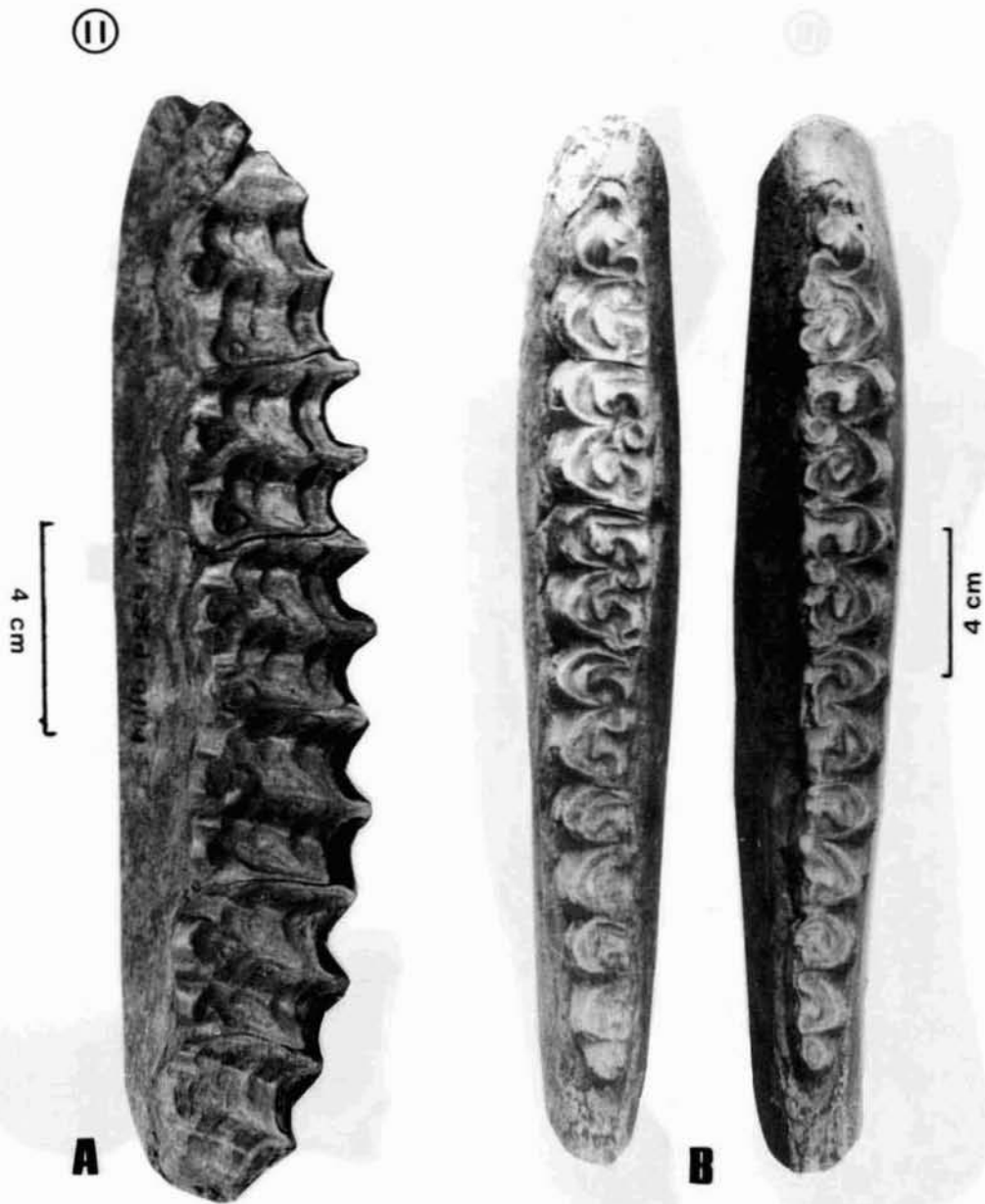
- Alberdi, M. T. (1987). La Familia Equidae Gray, 1821 (Perissodactyla, Mammalia) en el Pleistoceno de Sudamérica. *IV Congr. Latinoamer. Paleont. Bolivia*, I: 484-499.
- Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (1989). Multivariate analysis of remains of the appendicular skeleton of South American equids. Abstracts 5.^a Intern. Theriological Congress, I: 261-262, Roma.
- Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (en prensa). A Quantitative study of the autopodial remains of South American *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla).
- Alberdi, M. T.; Fernández, J.; Menegaz, A., y Prado, J. L. (1986). *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en sedimentos del Pleistoceno tardío de la localidad Barrio Negro (Jujuy, Argentina). *Estudios Geol.*, 42: 487-493.
- Alberdi, M. T.; Menegaz, A., y Prado, J. L. (1987). Formas terminales de *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos del Pleistoceno tardío-Holoceno de la Patagonia (Argentina, Chile). *Estudios Geol.*, 43: 107-115.
- Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba*, 6: 1.027 págs.
- Antón, D. (1975). Evolución geomorfológica del norte del Uruguay, 1-22. *Dir. Suelos y Fertilizantes, MAP*, Montevideo.
- Behrensmeier, A. (1988). Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 63: 183-199.
- Bombín, M. (1975). Afinidade paleoecologica, cronologica e estratigrafica do componente de megamamíferos na biota do Quaternario terminal da Provincia de Buenos Aires (Argentina), Uruguai e Rio Grande do Sul (Brasil). *Com. Mus. Cienc. PUCRGs*, Porto Alegre, 9: 1-28.
- Bombín, M. (1976). Modelo paleoecologico evolutivo para o neoguaternario da regio da campanha oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formacao Touro Passo, seu conteúdo fossilifero e a pedogenesis posdeposicional. *Com. Mus. Cien. PUCRGs*, Porto Alegre, 15: 1-90.
- Bond, M. (1986). Los ungulados fósiles de la Argentina: evolución y paleoambientes. *Actas IV Congr. Arg. Paleont., Bioest.*, 2: 173-185, Mendoza.
- Boule, M. y Thevenin, A. (1920). *Mammifères fossiles de Tarija*. Miss. Scient. Créqui-Montfort et Senechal de la Granje. París, 256 págs.
- Burmeister, G. (1875). Los caballos fósiles de la pampa argentina descritos por..., 1-88. *La Tribuna*, Buenos Aires.

- Eisenmann, V. (1979). Etude des cornets des dents incisives inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Palaentographica Italica*, 71 (n.s.4): 55-75.
- Eisenmann, V.; Alberdi, M. T.; de Giuli, C., y Staesche, U. (1988). *Studying fossil horses. I. Methodology*, 1981. En: *New York Int. Hipparion Conf.*, Woodburne y Sonda (eds.), 1-71. Brill.
- Hill, A. (1979). Disarticulation and scattering of mammal skeletons. *Paleobiology*, 5 (3): 261-274.
- Hoffstetter, R. (1952). Les mammifères pléistocènes de la République de L'Equateur. *Mem. Soc. Geol. Fr. (n.s.)*, 31 (66): 1-391.
- Jones, G. (1956). Memoria explicativa y mapa geológico del Departamento de Canelones. *Bol. Inst. Geol. Uruguay*, 34: 1-193.
- Kidwell, S.; Fursich, F., y Aigner, T. (1986). Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1: 228-238.
- Kraglievich, L. (1928). Catálogo n.º 1 in Berro: Contribución al conocimiento de los fósiles de la República Oriental del Uruguay. *Rev. Soc. Amigos Arqueol.*, 1-74.
- Lambert, R. (1941). Estado actual de nuestros conocimientos sobre la Geología de la República Oriental del Uruguay. *Bol. Inst. Geol. Uruguay*, 29: 1-89.
- MacFadden, B. y Azzaroli, A. (1987). Cranium of *Equus insulatus* (Mammalia, Equidae) from the Middle Pleistocene of Tarija, Bolivia. *J. Vertebrate Paleontology*, 7 (3): 325-334.
- MacFadden, B. y Skinner, M. (1979). Diversification and biogeography of the one toed horses *Onohippidium* and *Hippidion*. *Postilla*, 175: 1-10.
- Marshall, L.; Webb, S.; Sepkoski, J. Jr., y Raup, D. (1982). Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215 (4538): 1351-1356.
- Martínez, S. (1989). Adiciones a la malacofauna de la Formación Sopas (Pleistoceno superior, Uruguay) con algunas consideraciones paleoecológicas. *Paula-Coutiana*, Porto Alegre, 3: 67-75.
- Moreno, F. P. (1891). *Onohippidium munizi*. Breve noticia sobre los restos fósiles de un género nuevo de la Familia de los Equidae conservados en el Museo de La Plata. *Rev. Mus. La Plata*, 2: 65-71.
- Olazarri, J. (1980). Moluscos de la Formación Sopas, Holoceno del Dpto. de Salto, Uruguay. *Com. Soc. Malac. Uruguay*, 5 (39): 301-304.
- Perea, D. y Martínez, S. (1989). Nueva localidad fosilífera para el cuaternario del norte del Uruguay. *Bol. Soc. Zool. Uruguay, Actas II Jorn. Zool.*, 5: 19-20.
- Prado, J. (1984a). Fenética de los metatarsianos de taxa fósiles de *Hippidion* Owen, *Onohippidium* Moreno, *Parahipparion* C. Ameghino y *Equus (Amerhippus)* Linne (Mammalia, Perissodactyla). *CIPF CED Orione Contr. Biol.*, 11: 11-15, Montevideo.
- Prado, J. (1984b). Análisis de los caracteres: un enfoque aplicado a los metatarsianos de los taxa fósiles *Hippidion* Owen, *Onohippidium* Moreno, *Parahipparion* C. Ameghino y *Equus (Amerhippus)* Linne (Mammalia, Perissodactyla). *I Jorn. Arg. Paleont. Vert. res. La Plata*, 26.
- Prost, M. T. (1982). *Heritages quaternaires et evolution geomorphologique des bords du Rio de la Plata, en Uruguay*. Tesis doctoral, 1: 152-203; 3: 467-540.
- Reig, O. (1981). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographie Naturae*, Mar del Plata, 1: 1-162.
- Roselli, F. (1938). Apuntes de Geología y Paleontología uruguayas sobre insectos del Cretácico del Uruguay o descubrimientos de admirables instintos constructivos de esa época. *Bol. Soc. Amigos Cienc. Nat. Kraglievich-Fontana*, Nueva Palmira, 1 (2): 29-102.
- Teisseire, A. (1928). Contribución al estudio de la geología y paleontología de la República Oriental del Uruguay. Región de Colonia. *An. Univ.*, 37 (122): 319-469.
- Ubilla, M. (1983). Sobre la presencia de tapires fósiles en el Uruguay (Mammalia, Perissodactyla, Tapiridae). *Rev. Fac. Hum. Cienc., Cienc. Tierra*, Montevideo, 1 (3): 85-104.
- Ubilla, M. (1986). Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Fm. Sopas (Pleistoceno sup.) del Uruguay. *Ameghiniana*, 22 (3-4): 185-196.
- Ubilla, M. y Martínez, S. (1988). El cuaternario continental del norte del Uruguay, una aproximación a su geocronología y reconstrucción paleoambiental. *Procc. IGCP-201*, Mérida, Venezuela meeting: 101-110.
- Webb, D. (1978). A history of savanna vertebrate in the new world. Part II: South America and Great Interchange. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 393-426.
- Winge, H. (1906). Jordfundne og nulevende Hovdyr (Ungulata) fra Lagoa Santa. Minas Geraes, Brasilien. *E. Museo Lundii*, 3 (1): 1-239.
- Zetti, J. (1966). *Perissodactyla*. En: *Paleontografía Bonariense*, Borrello (ed.), Prov. Buenos Aires, IV: 188-193, La Plata.

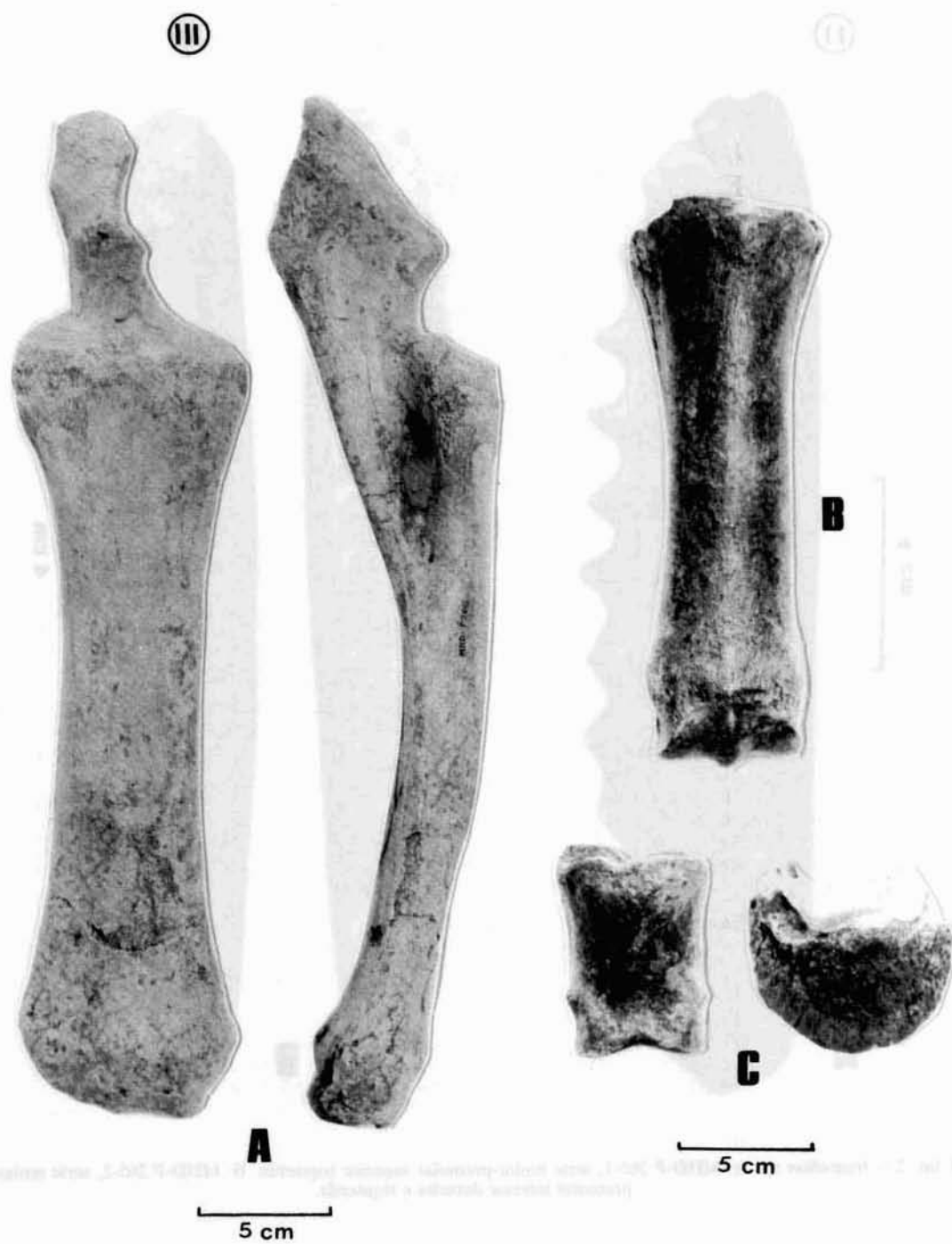
Recibido el 21 de noviembre de 1990.
Aceptado el 9 de diciembre de 1990



Lám. 1.—*Hippidion* sp. A: MHD-P 265-1, cráneo, norma palatal; B: MHD-P 265-2, mandíbula.



Lám. 2.—*Hippidion* sp. A: MHD-P 265-1, serie molar-premolar superior izquierda. B: MHD-P 265-2, serie molar-premolar inferior derecha e izquierda.



Lám. 3.—*Hippidion* sp. A: MHD-P 265-4, cúbito-radio; B: MHD-P 265-5, McIII derecho, vista anterior; C: MHD-P 265-6, 1.º FIII y MHD-P 265-7, 3.º FIII.