

NUEVOS APORTES A LA SISTEMÁTICA DE LOS “PLOHOPHORINI” DE URUGUAY

(MAMMALIA, CINGULATA, GLYPTODONTIDAE)



Pablo Toriño

Licenciatura en Ciencias Biológicas, profundización en Paleontología.

Instituto de Ciencias Geológicas - Departamento de Paleontología.

Facultad de Ciencias (UdelaR).

Orientador: Dr. Daniel Perea

Tribunal: Dr. Sergio Martínez, Dr. Martín Ubilla

Montevideo, 2015

Imagen de portada:

Placa de coraza asignada al gliptodonte *Pseudoplohophorus* en el presente trabajo (FC-DPV 384), hallada en las barrancas de San Gregorio, departamento de San José (Uruguay). Procedencia estratigráfica: Formación Camacho (Mioceno Tardío).

A la memoria de Domingo Pablo Toriño

(1944-2010),

mi Padre, mi Héroe.

Y de Maru

(2004-2015),

por tantos lindos recuerdos.

Indice

Resumen	7
Abstract	8
1. Introducción	9
1.1. Antecedentes y fundamentación	9
1.2. Objetivos	21
2. Materiales y metodología	22
2.1. Relevamiento de colecciones	22
2.2. Revisión taxonómica	24
2.3. Obtención de medidas	24
2.4. Análisis cuantitativos	34
3. Resultados	36
3.1. Revisión y propuesta taxonómica	36
<i>Plohophorus</i>	43
<i>Plohophorus figuratus</i>	44
<i>Parahoplophorus</i>	47
<i>Parahoplophorus paranensis</i>	48
<i>Stromaphoropsis</i>	50
<i>Stromaphoropsis scavinoi</i>	52
<i>Pseudoplohophorus</i>	57
Nuevos sinónimos junior propuestos	61
<i>Berthawyleria</i>	61
<i>Asymmetrura</i>	63
<i>Pseudoplohophorus orientalis</i>	64
<i>Pseudoplohophorus francisi</i>	69
<i>Pseudoplohophorus coloniensis</i>	70
<i>Pseudoplohophorus berroi</i>	75
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	78
<i>Pseudoplohophorus rebuffoi</i>	87
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	93
<i>Pseudoplohophorus compressus</i> NOV. COMB.	102
<i>Pseudoplohophorus uncinatus</i> NOV. COMB.	106
<i>Pseudoplohophorus gracilis</i> NOV. COMB.	109

<i>Pseudoplohophorus orientalis</i> (non Ameghino) NOV. COMB.	114
<i>Pseudoplohophorus</i> sp.	117
Ejemplares previamente asignados a otros taxones	117
Nuevos materiales	124
Status propuesto para otros materiales citados	154
“Hoplophorinae” <i>insertae sedis</i>	154
<i>Zaphilus</i>	154
<i>Zaphilus larranagai</i>	155
“Hoplophorinae” <i>gen. et sp. indet.</i>	159
Cingulata <i>gen. et sp. indet.</i>	161
3.2. Análisis cuantitativos	164
4. Discusión	171
4.1. Exoesqueleto y sistemática en “Plohophorini”	171
4.2. Caracterización del género <i>Pseudoplohophorus</i>	180
4.1. Consideraciones finales	184
5. Referencias	186
Anexo I: Tablas de medidas	201
Anexo II: Lista de materiales citados	207
Créditos de las imágenes	216
Agradecimientos	218

Resumen

Los “Plohophorini” (Mioceno tardío–Pleistoceno de Argentina y Uruguay) constituyen uno de los grupos taxonómicamente más complejos dentro de los Glyptodontidae, con una monofilia cuestionada en recientes análisis filogenéticos. La tribu se caracteriza por una pobre representación de la mayoría de sus especies, varias de las cuales se basan en ejemplares tipo altamente fragmentarios, con escasos ejemplares referidos, cuando no inexistentes, a lo que se suma una notoria escasez de revisiones sistemáticas recientes. Además de algunos materiales fragmentarios dudosamente atribuidos a los géneros argentinos *Plohophorus* y *Parahoplophorus*, en Uruguay el registro de la tribu ofrece tradicionalmente un complejo de géneros endémicos mayormente conocidos por restos parciales de exoesqueletos (principalmente fragmentos de corazas y/o tubos caudales). Este complejo presenta esencialmente una distribución geográficamente acotada a la costa sur-oeste del país (departamentos de San José y Colonia), y estratigráficamente a la Formación Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío). A la luz de la constatación de la existencia de nuevos ejemplares uruguayos inéditos asignables a la tribu, se realizó un análisis comparativo de los mismos sobre la base de criterios cualitativos y cuantitativos (análisis multivariados de cráneos y tubos caudales), empleando a los “Plohophorini” de Uruguay y Argentina, y algunos “Hoplophorini” argentinos como grupo comparativo. Los resultados obtenidos señalan en primer lugar una mayor similitud de los “Plohophorini” uruguayos entre sí y con ciertos “Hoplophorini”, que con la mayoría de los “Plohophorini” argentinos, los cuales presentan una considerable variabilidad morfológica. En segundo lugar, el análisis de la totalidad de los ejemplares permite postular que varios de los taxones uruguayos involucrados fueron establecidos bajo una óptica netamente morfotípica y descriptiva, propia de una metodología ameghiniana de uso extendido al menos hasta la primera mitad del Siglo XX. Se propone reducir así la lista de géneros uruguayos a dos: *Stromaphoropsis* y *Pseudoplohophorus* (incluyendo en este a “*Teisseiria*”, *Berthawyleria* y *Asymmetrura*), manteniendo provisionalmente la identidad de las especies involucradas, hasta tanto nuevos hallazgos permitan comprender mejor la probable variabilidad intraespecífica presente en los taxones estudiados.

Abstract

NEW CONTRIBUTIONS TO THE SYSTEMATICS OF THE "PLOHOPHORINI" OF URUGUAY (MAMMALIA, CINGULATA, GLYPTODONTIDAE). – The "Plohophorini" (Late Miocene – Pleistocene of Argentina and Uruguay) are one of the taxonomically more complex groups within Glyptodontidae, with a monophyly questioned in recent phylogenetic analysis. The tribe is characterized by a poor representation of the majority of its species, several of which are based on very fragmentary type specimens, with few referred specimens, even none, together with a noticeable shortage of recent systematic reviews. In addition to some fragmentary materials dubiously attributed to the argentinean genera *Plohophorus* and *Parahoplophorus*, in Uruguay the record of the tribe traditionally offers a complex of endemic genera mostly known by partial remains of exoskeletons (mainly fragments of carapaces and/or caudal tubes). This complex presents essentially a geographic distribution bounded to the south-west of the country (departments of San Jose and Colonia) and a stratigraphic distribution bounded to the Camacho Formation (Huayquerian SALMA, Late Miocene). In the light of the presence of new uruguayan, unpublished specimens referable to the tribe, a comparative analysis of them was made on the basis of qualitative and quantitative criteria (multivariate analysis of skulls and caudal tubes), using the "Plohophorini" from Uruguay and Argentina, and some argentinean "Hoplophorini" as a comparative group. The results obtained shows first a mayor similitude of the uruguayan "Plohophorini" among themselves and with certain "Hoplophorini", rather than with the most of the argentinean "Plohophorini", which shows a large morphological variability. Second, the analysis of all of the specimens allows to propose that several of the uruguayan taxa involved were established under a purely descriptive morphotypical criterion, own of an "ameghinian" methodology spread at least until the first half of the twentieth century. A reduction of the list of uruguayan genera up to two is proposed: *Stromaphoropsis* and *Pseudoplohophorus* (including in this one "*Teisseiria*", *Berthawyeria* and *Asymmetrura*), provisionally keeping the identity of the species involved, until new findings enable a better understanding about the probable intraspecific variability present in the studied taxa.

1. Introducción

1.1. Antecedentes y fundamentación

Desde un punto de vista taxonómico y nomenclatural, los gliptodontes constituyen uno de los grupos de mamíferos fósiles más complejos del Nuevo Mundo. Ello es atribuible en buena medida a un importante acúmulo de producciones bibliográficas desde la primera mitad del Siglo XIX, en las que frecuentemente se describen numerosas especies basadas en materiales fragmentarios, principalmente correspondientes al exoesqueleto, bajo una óptica morfológica y descriptiva (véase, a modo de ejemplo, las síntesis publicadas por Hoffstetter, 1958 y Paula Couto, 1979). Así, actualmente la familia reúne aproximadamente unas 200 especies distribuidas en unos 70 géneros (Mones, 1986; Fernicola & Porpino, 2012), con una taxonomía históricamente cambiante debido a la publicación de frecuentes revisiones y enmiendas, y más recientemente con la incorporación de análisis cladísticos.

En Uruguay el registro de la familia ofrece similares problemáticas a las existentes en otros países de la región, con la particularidad de una notoria escasez de revisiones recientes, efectuadas a la luz de las nuevas propuestas y criterios sistemáticos adoptados en los últimos años (*e.g.* Fernicola, 2005; Zurita, 2007a; Fernicola, 2008; Fernicola *et al.*, 2008; Zurita *et al.*, 2009, 2011a; Zamorano *et al.*, 2011; Fernicola & Porpino, 2012, entre otros).

A modo de ejemplo, el registro en el Neógeno de nuestro país incluye una notable cantidad de géneros y especies endémicos basados en materiales fragmentarios, y a los que en la mayoría de los casos no se les han asignado nuevos ejemplares (véase las listas comentadas de Toriño & Perea, 2008a, b; Toriño *et al.*, 2008a). Tal situación es la que caracteriza principalmente a los representantes de la tribu “Plohophorini” en nuestro territorio, tema que será abordado a lo largo del presente trabajo.

LOS “PLOHOPHORINI”, UN GRUPO PROBLEMÁTICO

La agrupación taxonómica objeto de análisis en la presente contribución encuentra su origen en la propuesta de Castellanos (1932), bajo la forma de una subfamilia a la que el autor denomina “Plohophorinae”, integrante a su vez de la denominada familia “Sclerocalyptidae” AMEGHINO, 1895.

En su concepción original, la agrupación reunía un conjunto de géneros bajo el argumento implícito de la existencia de similitudes entre ellos a nivel de la ornamentación externa del

exoesqueleto. No obstante, en la publicación original del autor la agrupación no cuenta con una diagnosis formal.

La subfamilia propuesta por Castellanos quedaba comprendida por los siguientes géneros argentinos:

Palaehoplophorus AMEGHINO, 1883

Parahoplophorus CASTELLANOS, 1932

Protoglyptodon AMEGHINO, 1885

Plohophorus AMEGHINO, 1887

Plohophoroides CASTELLANOS, 1928

Y junto a ellos un género endémico de Uruguay:

Pseudoplohophorus CASTELLANOS, 1926

Vale notar que los últimos tres géneros citados son considerados por el autor como formas terminales de la subfamilia.

Posteriormente, el mismo autor adiciona a la agrupación otros cinco géneros registrados en Argentina (Castellanos, 1940):

Neuryurus AMEGHINO, 1889

Pseudoeururus AMEGHINO, 1889

Urotherium CASTELLANOS, 1926

Plohophorops CASTELLANOS, 1935

Chlamyphractus CASTELLANOS, 1940

Y dos géneros descriptos para Uruguay:

Teisseiria KRAGLIEVICH, 1932

Trabalia KRAGLIEVICH, 1932

Años más tarde, Hoffstetter (1958) publica una síntesis y nueva propuesta clasificatoria tentativa que abarca a la totalidad de los gliptodontes conocidos hasta entonces, la cual ha sido seguida por la mayoría de los autores posteriores (si bien con algunas variantes) hasta tiempos recientes. La propuesta de Hoffstetter considera a los gliptodontes como una familia compuesta por cinco subfamilias, basándose este esquema en buena medida en diferencias de ornamentación a nivel de la coraza y del tubo caudal. De estas subfamilias, una de las más complejas en términos de diversidad morfológica y abundancia de taxones es la subfamilia "Hoplophorinae", constituida a su vez por siete tribus en la propuesta de Hoffstetter, siendo una de estas la referida agrupación originalmente definida por Castellanos, pero adicionando a su vez a los siguientes géneros argentinos:

Stromaphorus CASTELLANOS, 1925 (previamente considerado integrante de la subfamilia "Sclerocalyptinae" *sensu* Castellanos, 1940)

Coscinocercus CABRERA, 1939

Phlyctaenopyga CABRERA, 1944

Y los siguientes géneros descritos para Uruguay (previamente considerados como “Sclerocalyptinae” *sensu* Castellanos, 1940):

Stromaphoropsis KRAGLIEVICH, 1932

Berthawyleia CASTELLANOS, 1940

Zaphilus AMEGHINO, 1889

En contraparte, los géneros *Palaehoplophorus*, *Protoglyptodon*, *Neuryurus*, *Pseudoeuryurus*, *Urotherium* y *Chlamyphractus*, junto al género uruguayo *Trabalia*, son retirados de esta agrupación pasando a constituir otras tribus.

Así, en este esquema la nueva tribu “Hoplophorini” es definida por Hoffstetter en los siguientes términos (traducción del francés):

“Esta tribu, seguramente sintética, se distingue esencialmente de los Sclerocalyptini [actualmente “Hoplophorini”] por la multiplicación de las figuras periféricas.¹ Ella anuncia la tribu de los Panochthini, de la que difiere por el tubo caudal que no porta las grandes verrugas laterales.” (Hoffstetter, 1958: 581).

Posteriormente, Paula Couto (1979) retoma la propuesta de Hoffstetter sin mayores diferencias, ofreciendo esencialmente la misma diagnosis para la tribu y manteniendo la misma composición taxonómica.

Es de notar que ambos autores admiten que algunos taxones de esta agrupación parecen ser formas afines muy similares, distinguidas solo “por detalles” (Hoffstetter, *op. cit.*), o resultando “dudosamente separables”, incluso “probables sinónimos” (Paula Couto, *op. cit.*), y citan como ejemplos a algunos de los géneros uruguayos.

Si bien algunos autores posteriores introducen modificaciones a la composición de la tribu –por ejemplo, McKenna & Bell (1997) remueven los géneros *Parahoplophorus*, *Stromaphorus*, *Stromaphoropsis* y *Berthawyleia* hacia la tribu “Hoplophorini”; mientras que Fernicola (2008) propone un nuevo esquema clasificatorio para toda la familia con importantes diferencias en relación a los anteriores–, tales propuestas no han sido seguidas en trabajos subsiguientes.

Más recientemente, a raíz de la realización de análisis cladísticos y ontogenéticos para la familia Glyptodontidae, la pertinencia en el reconocimiento de la subfamilia “Hoplophorinae” *sensu* Hoffstetter (1958) como unidad de estudio ha comenzado a ser cuestionada en los últimos años; una discusión que gradualmente ha ido alcanzando también a las tribus que la componen (ejs.: Zurita

¹ Se refiere a las figuras de menor tamaño que rodean a una figura mayor de posición más o menos central en la ornamentación externa de los osteodermos.

2007a, Zurita *et al.*, 2009, 2011b para el caso de los “Hoplophorini”; Zamorano, 2012; Zamorano & Brandoni, 2013; Zamorano *et al.*, 2014 para los “Panochthini”; Oliva *et al.*, 2013a para los “Lomaphorini”), por lo que es posible afirmar que el sistema de clasificación propuesto por Hoffstetter y aceptado por autores posteriores se encuentra actualmente en plena discusión. En este sentido, si bien es de notar que los “Plohophorini” como grupo no han sido objeto aún de análisis pormenorizados, la incorporación de algunos de sus representantes mejor conocidos (como *Stromaphorus*, *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus*) en recientes cladogramas a nivel de la familia indica que este se trataría de un grupo parafilético (Fericola, 2005, 2008; Fericola *et al.*, 2008; Porpino *et al.*, 2010; Fericola & Porpino, 2012; Zamorano & Brandoni, 2013; Zamorano *et al.*, 2014). Finalmente, es de notar que a esta problemática se suma el hecho de que el status taxonómico de la mayor parte de los integrantes de esta tribu no ha sido revisado desde la década de 1950’.

De este modo, atendiendo a estas consideraciones, en el presente trabajo se mantiene a título provisional la nomenclatura supragenérica propuesta por Hoffstetter en referencia a los “Hoplophorinae” y sus tribus, particularmente los “Plohophorini”, con el fin de brindar un marco taxonómico que resulte de fácil interpretación por parte del lector familiarizado (atendiendo al amplio y prolongado uso que ha tenido esta terminología en la bibliografía especializada). Pero a la vez también como forma de contrastar la pertinencia o no en el reconocimiento de esta agrupación tan particular, hecho que sin duda compromete a la clasificación de una buena parte del conjunto de géneros y especies de gliptodontes que caracterizan al registro de la familia en nuestro país.

SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

En su conjunto, los “Plohophorini” constituyen un pequeño grupo con un registro que se extiende desde el Mioceno Tardío al Plioceno Tardío-Pleistoceno de Sudamérica, estando presentes en el centro y Norte de Argentina, Sur de Brasil y Suroeste de Uruguay, siendo a su vez los gliptodontes más frecuentes en este intervalo en los casos de Argentina y Uruguay (Zamorano & Scillato-Yané, 2011) (Fig. 1a).

La siguiente lista sistemática comentada se basa parcialmente en Hoffstetter (*op. cit.*) y Paula Couto (*op. cit.*), con actualizaciones realizadas sobre la base de las contribuciones citadas para cada taxón. Los puntos (●) indican los taxones endémicos para cada país.

Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Superfamilia **GLYPTODONTOIDEA** Gray, 1869 (*nom. transl.* Simpson, 1931)

Familia **GLYPTODONTIDAE** Gray, 1869

Subfamilia **“HOPLOPHORINAE”** Huxley, 1864 (*nom. transl.* Weber, 1928)

{= Sclerocalyptinae AMEGHINO, 1895 (*nom. transl.* TROUËSSART, 1898)}

Tribu **“PLOHOPHORINI”** CASTELLANOS, 1932 (*nom. transl.* HOFFSTETTER, 1958)

Géneros y especies presentes en Argentina:

Para el caso de Argentina, *Plohophorus*, *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga* constituyen los géneros mejor conocidos, estando representados por una buena cantidad de especímenes que en su conjunto ofrecen una noción razonable sobre su anatomía a nivel del exo y endoesqueleto (véase a modo de ejemplo las contribuciones de Ameghino, 1889, 1895; Castellanos, 1940; Cabrera, 1944). No obstante, a nivel de especies es de notar que varias de las mismas se encuentran descritas sobre la base de ejemplares muy fragmentarios, como por ejemplo partes aisladas de corazas y/o de tubos caudales, respondiendo este hecho a una práctica común en el caso de los gliptodontes sudamericanos, extendida al menos hasta la primera mitad del siglo XX.

En cuanto a distribución geográfica, la misma se extiende hacia las regiones centro y Norte del país, comprendiendo las provincias de Buenos Aires, La Pampa, Mendoza, Entre Ríos, Córdoba, Catamarca y Tucumán (Fig. 1a).

Las últimas revisiones de significancia efectuadas a los géneros y especies listados corresponden a los trabajos publicados por Castellanos (1940) y Cabrera (1944). Aún así, es de notar que recientemente Zamorano *et al.* (2011) realizan una revisión del género *Phlyctaenopyga*, con el agregado de otra especie al mismo previamente asignada a *Nopachtus* AMEGHINO, 1888 (integrante de la tribu “Panochthini” *sensu* Hoffstetter, 1958). Adicionalmente, Zamorano & Scillato-Yané (*op. cit.*) describen una nueva especie argentina para el género *Plohophorus*, sobre la base de un fragmento de tubo caudal.

Otras contribuciones recientes de relevancia para el estudio de esta tribu en Argentina comprenden los trabajos de Cruz (2011, 2013) en los que se incluye el análisis de ejemplares de la provincia de Córdoba, previamente identificados como pertenecientes a *Nopachtus* por Castellanos (1936, 1942, 1944), y reasignados en estos estudios a los géneros *Plohophorus*, *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga*. Por último, recientemente Oliva *et al.* (2013b) reportan la presencia de *Plohophorus paranensis* en el Arroyo Chasicó (pcia. de Buenos Aires).

Plohophorus AMEGHINO, 1887

Plohophorus figuratus AMEGHINO, 1887

Plohophorus paranensis AMEGHINO, 1891 •

- Plohophorus sygmaturus* AMEGHINO, 1895 •
- Plohophorus cuneiformis* AMEGHINO, 1904 •
- Plohophorus coronatus* ROVERETO, 1914 •
- Plohophorus yrigoyeni* CASTELLANOS, 1957 •
- Plohophorus barrancalobensis* ZAMORANO & SCILLATO-YANÉ, 2011 •

Plohophorops CASTELLANOS, 1935 •

- Plohophorops araucanus* (AMEGHINO, 1904) CASTELLANOS, 1935 •

Parahoplophorus CASTELLANOS, 1932

- Parahoplophorus paranensis* (AMEGHINO, 1883) CASTELLANOS, 1932

Stromaphorus CASTELLANOS, 1925 •

- Stromaphorus compressidens* (MORENO & MERCERAT, 1891) CABRERA, 1944 •

Plohophoroides CASTELLANOS, 1928 •

- Plohophoroides conterminus* CASTELLANOS, 1928 •
- Plohophoroides canaliculatus* CASTELLANOS, 1928 •
- Plohophoroides acuticaudus* CASTELLANOS, 1928 •

Coscinocercus CABRERA, 1939 •

- Coscinocercus brachyurus* CABRERA, 1939 •
- Coscinocercus marcalaini* CABRERA, 1939 •

Phlyctaenopyga CABRERA, 1944 •

- Phlyctaenopyga ameghini* (AMEGHINO, 1887) CABRERA, 1944 •
- Phlyctaenopyga trouessarti* (MORENO, 1888) ZAMORANO, SCILLATO-YANÉ, GONZÁLEZ RUIZ & ZURITA, 2011 •

Berthawyleeria CASTELLANOS, 1940

- Berthawyleeria* sp.

Géneros y especies presentes en Brasil:

En lo referente al caso de Brasil, Castellanos (1947) y Darival Ferreira *et al.* (2013) reportan la presencia de *Plohophorus* para el Pleistoceno del estado de Rio Grande do Sul (Fig. 1a), sobre la base de material fragmentario de corazas. Es de notar que el primero de estos autores describe una especie endémica para el género, cuya validez es reafirmada por los últimos.

Por otra parte, Paula couto (1983) cita con dudas la presencia de *Plohophorus* para el estado de Acre, sobre la base de una única placa aislada.

Plohophorus AMEGHINO, 1887

- Plohophorus paivai* CASTELLANOS, 1947 •

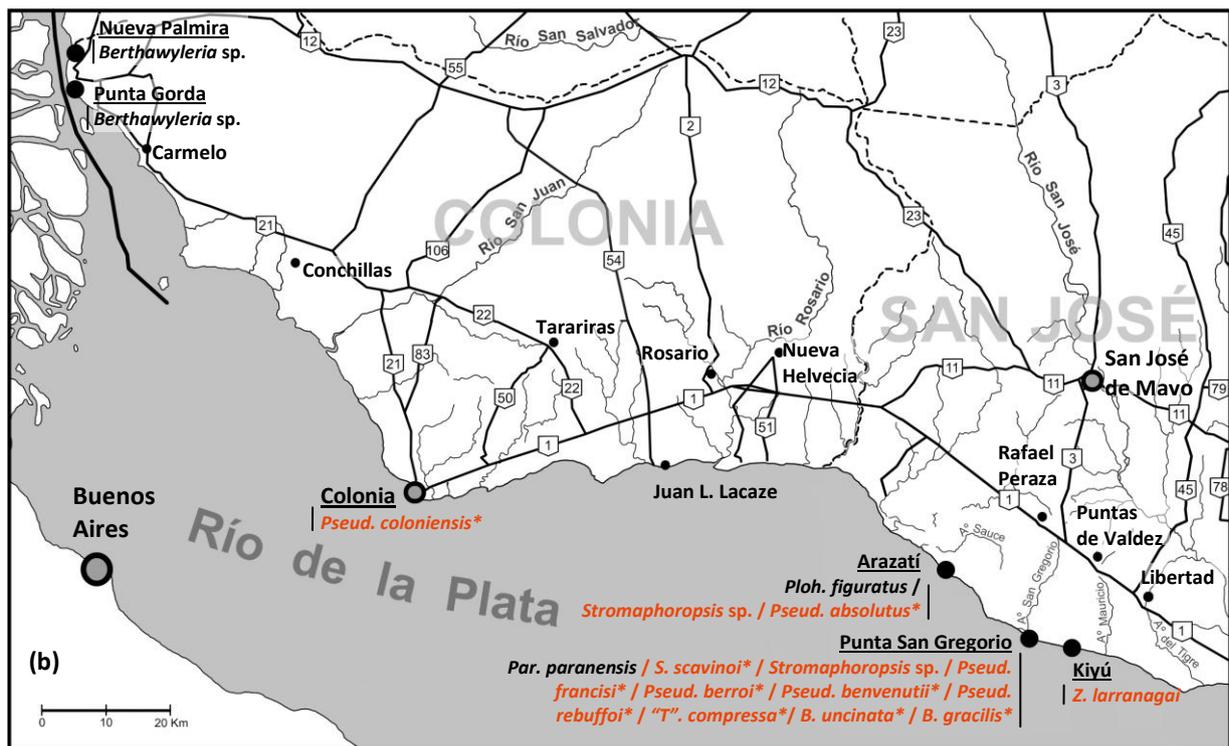


Figura 1. (a) Mapa de la región mostrando la distribución geográfica de los “Plophorini”. Se indican las localidades de procedencia de acuerdo a información proporcionada por bibliografía y catálogos consultados. (b) Detalle de la zona de Uruguay señalada en a, indicando la procedencia geográfica de los taxones estudiados en el presente trabajo. Referencias: Los asteriscos (*) indican presencia de ejemplares tipo. En marrón, taxón endémico de Brasil. En verde, taxones endémicos de Argentina. En rojo, taxones endémicos de Uruguay. En negro, taxones presentes en Argentina y Uruguay.

Géneros y especies presentes en Uruguay:

Una consulta a la bibliografía especializada en este grupo en particular (efectuado al momento de iniciar la presente investigación) permite listar para Uruguay un total de trece especies endémicas distribuidas en seis géneros igualmente endémicos, estando estos taxones principalmente –si bien no exclusivamente– basados en partes aisladas del exoesqueleto caudal y/o fragmentos aislados de coraza (e.g. Ameghino, 1889, 1895; Kraglievich, 1932; Castellanos, 1935, 1940, 1949, 1954; Mones, 1970; Fariña, 1981; Perea, 1993a, 2005; entre otros).

De los géneros presentes en el país, *Pseudoplohophorus* constituye la entidad mejor conocida, comprendiendo un grupo de especies representadas por diversos elementos exo y endoesqueletales, que en su conjunto representan formas relativamente más pequeñas y gráciles en comparación con otros representantes de la tribu, tales como *Plohophorus* y *Phlyctaenopyga*; y más aún en comparación con formas terminales y mejor conocidas de la familia, como por ejemplo *Panochthus*, *Glyptodon* y *Doedicurus* (Fig. 2).

Salvo algunas excepciones puntuales, el registro de la tribu en el país se halla geográficamente acotado a la costa Suroeste, principalmente a las barrancas costeras del departamento de San José (Figs. 1a-b y 3); mientras que estratigráficamente el registro se halla acotado principalmente a la Formación Camacho (Mioceno Tardío, piso/edad Huayqueriense), y con dudas a la Formación Raigón (Plioceno-Pleistoceno Medio, pisos/edades Montehermosense-Ensenadense) (Mones, 1970, 1988; Perea & Martínez, 2004; Perea, 2005; Perea *et al.*, 2011, 2013).

Plohophorus AMEGHINO, 1887

Plohophorus figuratus AMEGHINO, 1887

Parahoplohophorus CASTELLANOS, 1932

Parahoplohophorus paranensis (AMEGHINO, 1883) CASTELLANOS, 1932

Stromaphoropsis KRAGLIEVICH, 1932 •

Stromaphoropsis scavinoi KRAGLIEVICH, 1932 •

Pseudoplohophorus CASTELLANOS, 1926 •

Pseudoplohophorus orientalis (AMEGHINO, 1889) CASTELLANOS, 1926 •

Pseudoplohophorus francisi MONES, 1970 •

Pseudoplohophorus coloniensis (KRAGLIEVICH, 1932) PEREA, 2005 •

Pseudoplohophorus berroi (CASTELLANOS, 1940) PEREA, 2005 •

Pseudoplohophorus benvenutii (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005 •

Pseudoplohophorus rebuffoi (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005 •

Pseudoplohophorus absolutus PEREA, 2005 •

“*Teisseiria*” KRAGLIEVICH, 1932 •

“Teisseiria” compressa CASTELLANOS, 1940 •

Berthawyleria CASTELLANOS, 1940 •

Berthawyleria gracilis CASTELLANOS, 1940 •

Berthawyleria uncinata CASTELLANOS, 1940 •

Asymmetrura FARIÑA, 1981 •

Asymmetrura orientalis FARIÑA, 1981 •

Zaphilus AMEGHINO, 1889 •

Zaphilus larranagai AMEGHINO, 1889 •

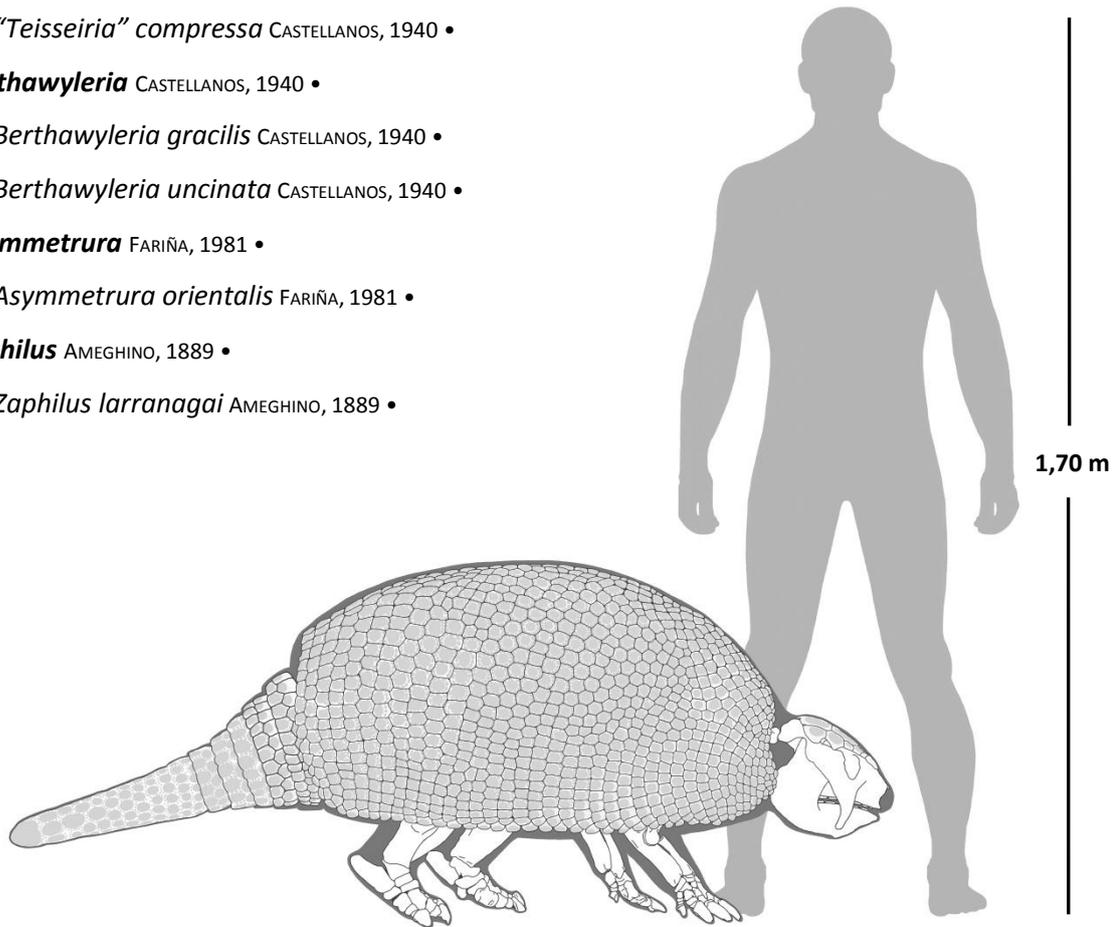


Figura 2. Representación idealizada del esqueleto de *Pseudoplohophorus*, basada en varios ejemplares.

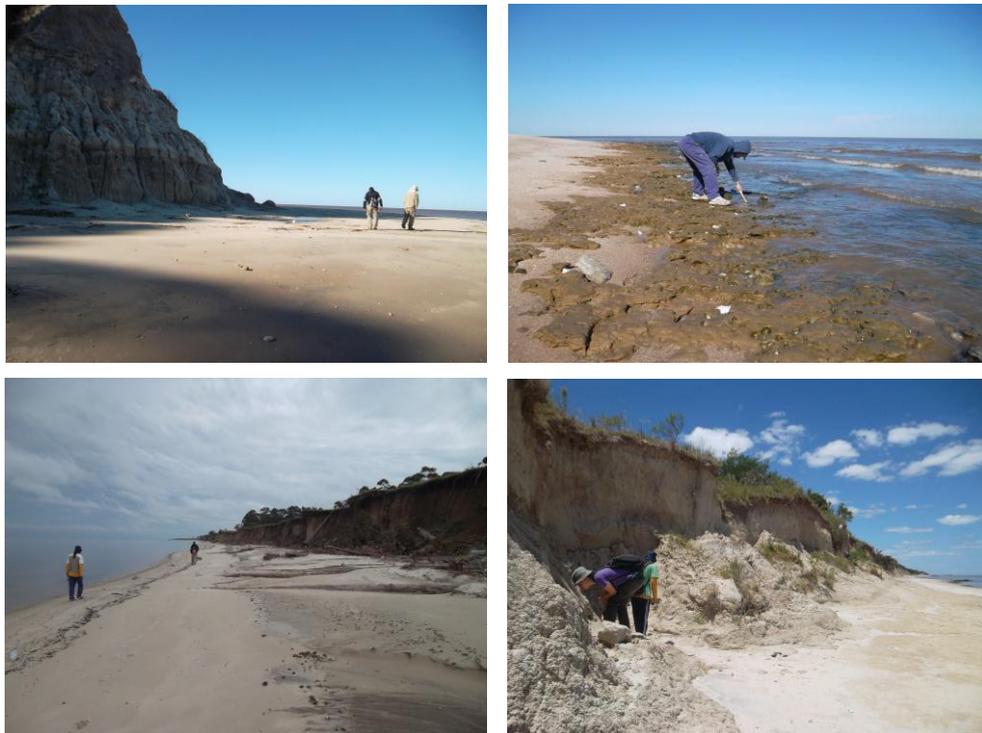


Figura 3. Barrancas costeras del departamento de San José. Arriba, balneario Kiyú. Abajo, Puerto Arazatí.

EL ESTUDIO DE LA TRIBU EN URUGUAY

En su clásica obra publicada en 1889, *“Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina”*, Florentino Ameghino (Fig. 4a) incluye también la descripción de nuevos géneros y especies basados en materiales procedentes de Uruguay. Entre estos figura la especie *“Plohophorus (?) orientalis”*, asignada por el autor con dudas a este género y descrita sobre la base de un fragmento de tubo caudal. La posterior utilización de esta especie por parte de Castellanos (1926) para definir un nuevo género endémico denominado *Pseudoplohophorus*, abre todo un capítulo en el estudio de los gliptodontes terciarios de Uruguay, abarcando las décadas de 1930, 40 y 50, con la participación de paleontólogos argentinos trabajando en colaboración con colectores uruguayos aficionados a la temática.

De estos últimos destaca Alejandro Berro (Fig. 4b), radicado en la ciudad de Mercedes (departamento de Soriano), creador de una rica colección paleontológica que posteriormente daría origen al Museo que hoy lleva su nombre, y cuyo acervo incluía numerosos restos de gliptodontes colectados en las costas del departamento de San José. Esta colección resulta de gran interés para el paleontólogo argentino Lucas Kraglievich (Fig. 4c), quien tras radicarse en Uruguay en 1931 comienza a trabajar en la producción de una serie de comunicaciones orientadas a dar a conocer materiales diversos procedentes del país, siendo algunas de ellas realizadas con la colaboración del propio Berro. Con la prematura desaparición física de Kraglievich en 1932 esta prominente sociedad llega a su fin, impidiendo la concreción de la iniciativa de ambos investigadores de profundizar en el estudio de los materiales de la citada colección. No obstante, ese mismo año se publica póstumamente la monografía de Kraglievich titulada *“Nuevos apuntes para la Geología y Paleontología uruguayas”*, en la que el autor describe y figura, entre otros, varios restos de gliptodontes terciarios de la colección

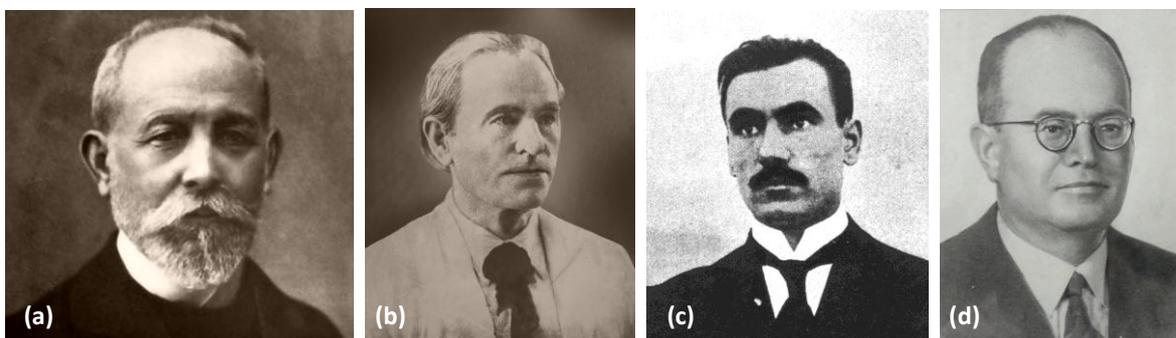


Figura 4. Primeros investigadores que contribuyeron al conocimiento de los “Plohophorini” de Uruguay. (a) Florentino Ameghino (1854-1911). (b) Alejandro C. Berro (1876-1959). (c) Lucas Kraglievich (1886-1932). (d) Alfredo Castellanos (1893-1975). (a, tomado de Torcelli, 1913; b, cortesía Museo Paleontológico “Alejandro Berro”; c, tomado de Kraglievich, 1932; d, cortesía Museo Universitario “Florentino & Carlos Ameghino”).

de Berro, resultando así en una obra de especial interés a los propósitos del presente trabajo (Fig. 5).

Años más tarde, sería el Dr. Alfredo Castellanos (Fig. 4d), también paleontólogo argentino, quien asumiría un papel similar al de Kraglievich en relación a la colección de Berro, describiendo varios materiales de la misma, principalmente correspondientes a gliptodontes. El resultado de esta nueva colaboración queda plasmado en buena parte del primer volumen de la obra “*A propósito de los géneros Plohophorus, Nopachthus [sic²] y Panochthus*”, publicada por Castellanos en 1940 (Fig. 5). En la misma el autor reporta un total de nueve géneros y doce especies de gliptodontes “*Sclerocalyptidae*” para Uruguay, basándose principalmente en los materiales colectados por Berro, incluyendo los que ya habían sido estudiados por Kraglievich (1932), los cuales son revisados y en parte reclasificados. En años posteriores, Castellanos agregaría también otras dos nuevas especies procedentes de Uruguay, basadas en materiales pertenecientes a la colección del Dr. Bautista Rebuffo (Castellanos, 1949, 1954).

Cabe señalar en este punto que la mayoría de estos géneros y especies citados para Uruguay en estas contribuciones constituyen entidades endémicas, basadas en materiales altamente fragmentarios y concebidas bajo un enfoque netamente descriptivo, morfológico y tipológico, carente en varios casos de elementos comparativos y diagnósticos que justifiquen la definición de estos taxones. De este modo, tales contribuciones resultan definitorias de un escenario taxonómico

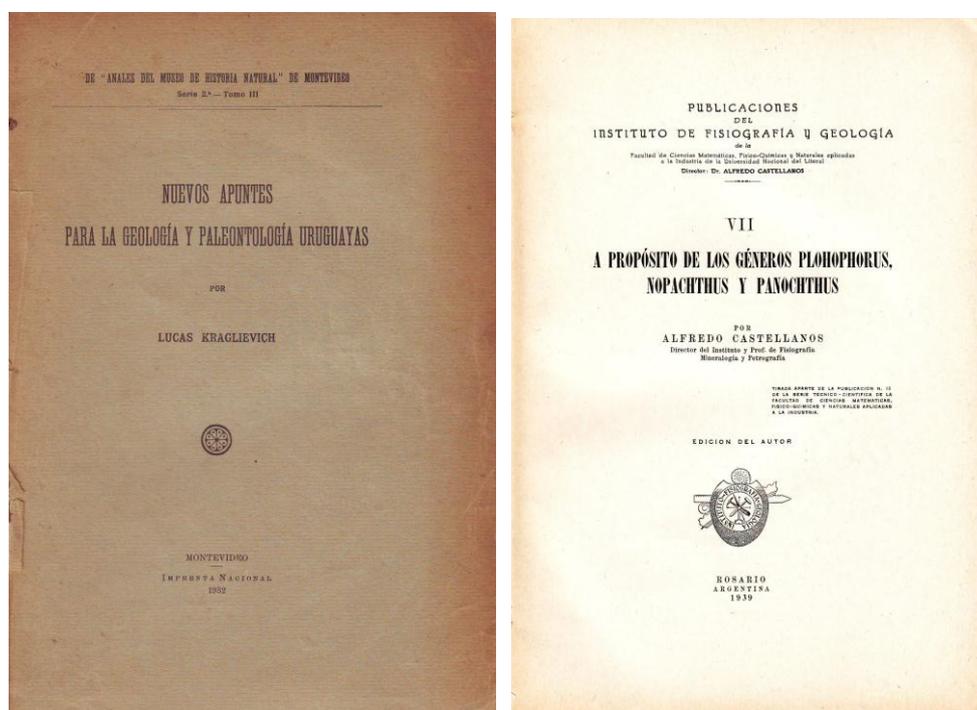


Figura 5. Portadas de dos contribuciones pioneras en el estudio de los “Plohophorini” de Uruguay. Izquierda, “*Nuevos apuntes para la Geología y Paleontología Uruguayas*” de Lucas Kraglievich (1932). Derecha, “*A propósito de los géneros Plohophorus, Nopachthus [sic] y Panochthus*” de Alfredo Castellanos (1940).

² La grafía correcta es *Nopachthus*, constituyendo esta una enmienda no justificada (Mones, 1986).

complejo que al día de hoy sigue caracterizando al registro de la tribu en el país.

Luego de un importante lapso, hacia la década de 1970 comienza a desarrollarse una nueva etapa en el estudio de los representantes de la tribu en el país, ya con la participación activa de paleontólogos uruguayos. Corresponden a esta etapa las contribuciones de Mones (1970) y Fariña (1981), con la descripción de nuevos taxones basados en ejemplares fragmentarios, particularmente tubos caudales (incluyendo un análisis comparativo de este tipo de materiales realizado por el último de estos autores); y posteriormente las de Perea *et al.* (1985, 1994) y Perea (1993a, 2005), con la descripción de nuevos ejemplares, incorporación de análisis multivariados y definición de una nueva especie para el género *Pseudoplohophorus*, así como la reasignación a este mismo género de algunas de las especies descritas por Kraglievich y Castellanos, quedando de este modo establecido el esquema taxonómico actual que presenta la tribu en Uruguay (véase listado en págs. 16-17).

Finalmente, a la compleja realidad que afecta a los representantes de la tribu en el país, se suma el hallazgo en nuestro territorio de nuevos ejemplares asignables a la misma, algunos de ellos reportados en comunicaciones de eventos científicos con la participación del autor de la presente contribución (Toriño *et al.*, 2008a, b; Toriño & Perea, 2013; Toriño *et al.*, 2014), y la existencia de varios otros que previamente a este trabajo aún no habían sido estudiados, constatada en acervos de museos y colecciones particulares.

La cantidad y cualidades de estos nuevos ejemplares, aunadas al escenario que caracteriza a esta problemática tribu, ameritan la realización de una revisión de los taxones registrados en Uruguay, en pro de sistematizar el conocimiento existente sobre los mismos –al día de hoy fragmentario y en buena medida disperso–, de contrastar las hipótesis sistemáticas vigentes y de constituir un insumo para futuros estudios complementarios (*e.g.* bioestratigráficos, paleoecológicos, filogenéticos).

1.2. Objetivos

Atendiendo a lo expuesto en el inciso anterior, se postularon los siguientes objetivos para el presente trabajo:

General:

Contribuir a la sistematización y actualización del conocimiento sobre el registro édito e inédito de la tribu “Plohophorini” en Uruguay, a través de una revisión taxonómica efectuada a la luz de las últimas investigaciones publicadas sobre la temática.

Específicos:

- Ofrecer una síntesis informativa sobre el conjunto de materiales previamente descritos en la bibliografía –ejemplares tipo y ejemplares referidos–, abarcando los siguientes ítems: registros gráficos, datos de colecta, procedencias estratigráficas, obtención de medidas, paraderos actuales, estados de conservación.
- Análogamente, efectuar un relevamiento de nuevos ejemplares depositados en museos y colecciones dentro del territorio nacional.
- Empleando la totalidad de los materiales relevados, desarrollar un análisis comparativo sobre la base de criterios cualitativos y cuantitativos, con los propósitos de: a) precisar en la medida de lo posible la identificación de los nuevos ejemplares, y b) contrastar y discutir hipótesis taxonómicas previas.

2. Materiales y metodología

2.1. Relevamiento de colecciones

Siguiendo la información proporcionada por la bibliografía especializada, fueron consultadas todas aquellas colecciones de acceso público (institucionalizadas y particulares) portadoras de ejemplares éditos referidos a la tribu y colectados dentro del territorio nacional. Del mismo modo, las tareas de relevamiento comprendieron también la búsqueda de ejemplares inéditos tanto en estas colecciones como en otras exclusivamente de carácter particular.

De esta manera, esta etapa de la investigación permitió detectar la existencia de ejemplares en un total de 11 colecciones nacionales.

Por otra parte, la información proporcionada por el catálogo de mamíferos fósiles sudamericanos publicado por Mones (1986), aunada al estudio de archivos particulares de negativos, fotografías químicas y digitales facilitados por investigadores de Uruguay (Dr. Daniel Perea, Facultad de Ciencias - UdelaR) y Argentina (Dr. Alfredo Zurita, Universidad Nacional del Nordeste), permitió constatar la presencia de varios ejemplares tipo uruguayos en el Museo Universitario “Florentino & Carlos Ameghino” de Rosario (Argentina); razón por la cual la colección de esta institución también fue relevada.

Adicionalmente, fueron visitadas otras dos colecciones en Argentina (Museo Argentino de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata), cuyos acervos incluyen ejemplares tipo y otros referidos procedentes de ese país, correspondientes tanto a la tribu en estudio como a la vecina tribu “Hoplophorini”, utilizada en la presente contribución como un grupo comparativo para análisis cualitativos y cuantitativos (véase más adelante).

Las tareas efectuadas en todas estas colecciones comprendieron instancias de toma de fotografías, obtención de medidas y consulta de catálogos, con especial énfasis en los casos en que se trató con ejemplares tipo.

Se listan a continuación las instituciones relevadas y sus correspondientes abreviaturas utilizadas a lo largo del presente trabajo (Fig. 6).

Uruguay:

AGN: Archivo General de la Nación. Montevideo, Uruguay.

CHF: Colección “Florentino Felippone”, Liceo N° 1 de Paysandú. Paysandú, Uruguay.

CGL: Colección particular de Gustavo Lecuona. Montevideo, Uruguay.

CLRC: Colección particular de Luís R. Castiglioni. Montevideo, Uruguay.

CMA: Colección particular de Marcos Aznárez (ex colección del Ing. Agr. Jorge Aznárez). Bella Vista. Maldonado, Uruguay.

FC-DPV: Facultad de Ciencias. Departamento de Paleontología, Colección de Vertebrados - UdelaR. Montevideo, Uruguay.

MMC: Museo Municipal de Colonia "Dr. Bautista Rebuffo". Colonia del Sacramento, Uruguay.

MNHN: Museo Nacional de Historia Natural. Montevideo, Uruguay.

MMNP: Museo Municipal de Nueva Palmira "Prof. Francisco Lucas Roselli". Nueva Palmira. Colonia, Uruguay.

MPAB: Museo Paleontológico "Alejandro Berro". Mercedes. Soriano, Uruguay.

MPAC: Museo Paleontológico Real de San Carlos "Armando Calcaterra". Colonia, Uruguay.

Argentina:

CC-MUFCA: Colección "Dr. Alfredo Castellanos", Museo Universitario "Florentino y Carlos Ameghino". Facultad de Ciencias Exactas, Ingeniería y Agrimensura - Universidad Nacional de Rosario. Rosario. Santa Fe, Argentina.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Berdardino Rivadavia". Buenos Aires, Argentina. (MACN-A: Colección Ameghino. MACN-Pv: Colección Paleovertebrados).

MLP: Museo de Ciencias Naturales de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo - Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Buenos Aires, Argentina.

PV-UNS: Colección Paleontología de Vertebrados. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina.³

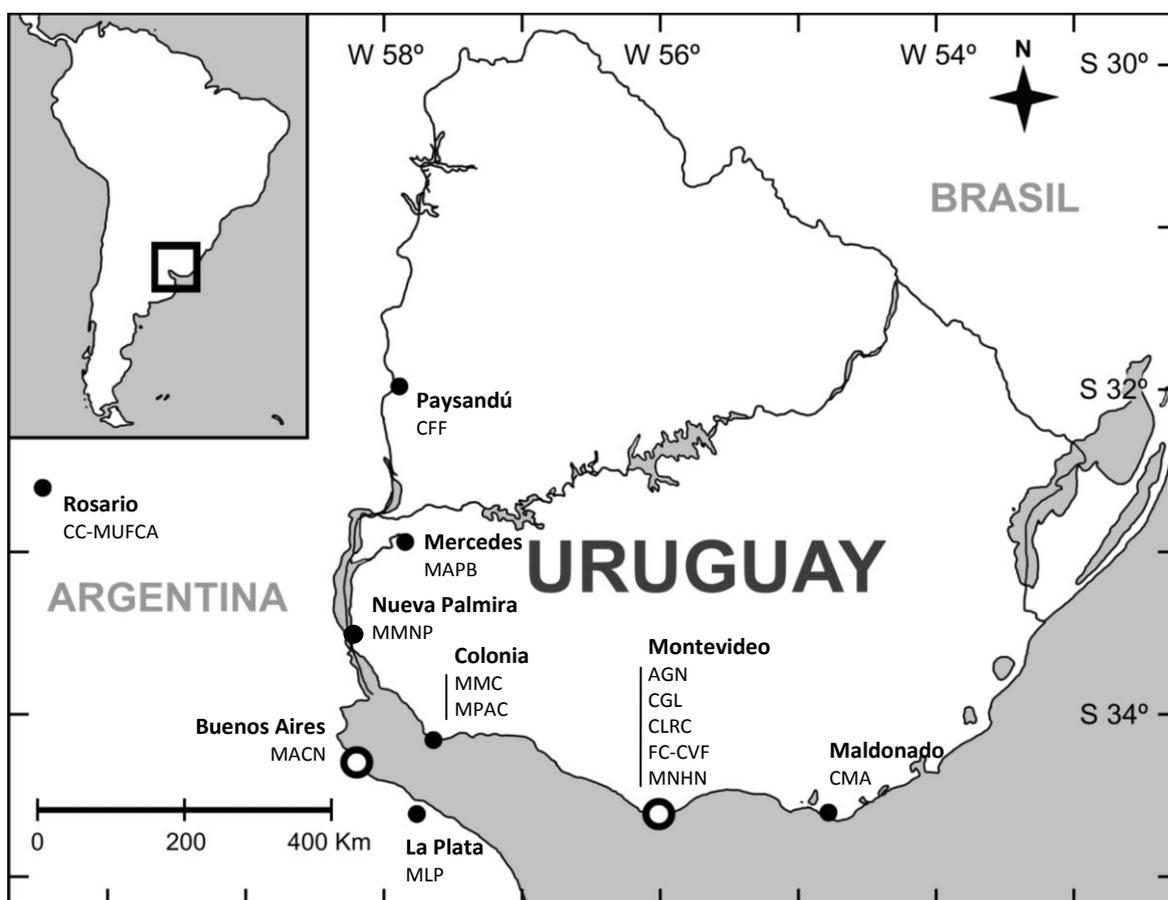


Figura 6. Mapa indicando la ubicación de las colecciones relevadas para la realización del presente estudio (abreviaturas en texto adjunto).

³ Esta colección, si bien no fue visitada por el autor del presente trabajo, es incluida en la lista debido a la utilización de un ejemplar perteneciente a la misma en calidad de material comparativo para los análisis cualitativos y fundamentalmente cuantitativos realizados en esta contribución, habiendo sido sus fotografías y medidas proporcionadas cortésmente por el Lic. Cristian Oliva, investigador de la UNS.

En el Anexo II (págs. 207-215) se lista la totalidad de los ejemplares consultados en la presente contribución.

2.2. Revisión taxonómica

Empleando la información recabada se elaboró una síntesis actualizada sobre de los ejemplares asignados a la tribu previamente descritos para el país, comprendiendo los siguientes aspectos: confección de listas sinonímicas; tratamiento de información sobre colectas y procedencias; elaboración de reseñas abarcando aspectos históricos y nomenclaturales; descripciones actualizadas; procesamiento de fotografías e ilustraciones; y establecimiento de eventuales problemáticas taxonómicas y nomenclaturales detectadas, siguiendo las normativas y recomendaciones establecidas por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica vigente (IZCN, 1999). Adicionalmente, esta síntesis fue utilizada como base para el análisis, descripción e identificación de los nuevos materiales relevados.

2.3. Obtención de medidas

El análisis de ejemplares procedentes del país incluyó la elaboración de una base de datos con medidas, tomando como referencia criterios aplicados en contribuciones previas realizadas con ejemplares asignados tanto a la presente tribu como a otras de la misma subfamilia (*e.g.* Perea, 1993a, 2005; Zurita, 2007a; Zamorano, 2012). Así, fueron incluidas medidas de elementos endoesqueletales (cráneo, mandíbula, dentición, huesos largos) y exoesqueletales (escudo cefálico y tubo caudal).

Se realizaron mediciones con calibre convencional (rango de medición $\pm 0,5$ mm) tanto para la totalidad de los ejemplares inéditos, como para aquellos casos de ejemplares previamente estudiados cuyas mediciones disponibles en la bibliografía resultaran inexistentes o insuficientes a efectos de los análisis cuantitativos. Las mediciones disponibles en la bibliografía que fueran de utilidad para la presente contribución han sido mantenidas (criterio especialmente útil para los eventuales casos de ejemplares éditos a los que no se pudo acceder por encontrarse extraviados).

En los casos de cráneo y tubo caudal –adicionalmente y siguiendo los mismos criterios anteriormente señalados– fueron incorporadas también mediciones de otros ejemplares tipo y referidos procedentes de Argentina, correspondientes tanto a “Plohophorini” como a “Hoplophorini” (estos últimos como grupo comparativo).

Todas las medidas obtenidas se expresan en milímetros.

CRÁNEO:

Para el registro de medidas craneanas se adoptó la metodología de Perea (1993a, 2005), considerando un total de 20 medidas, comprendiendo longitudes, anchos y alturas a distintos niveles (Fig. 7).

Adicionalmente, se tomaron medidas de longitud y ancho para cada molariforme (ancho tomado a nivel del lóbulo medio).

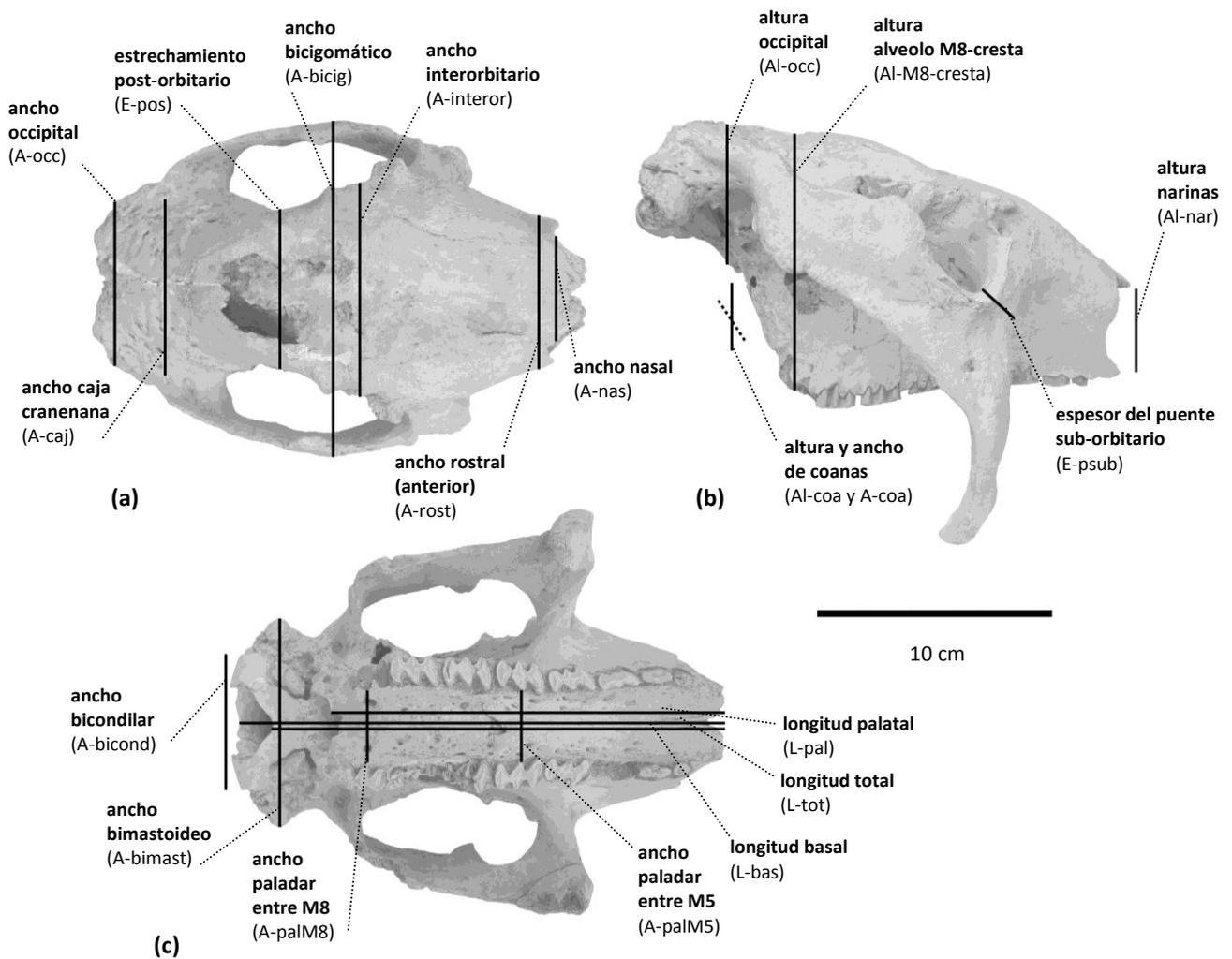


Figura 7. Medidas craneanas tomadas (cráneo del ejemplar CGL 4 en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha y (c) ventral).

Medida		descripción
Longitudes	<u>Longitud total</u> (L-tot)	Longitud del cráneo tomada desde el extremo del premaxilar hasta el borde superior del foramen magnum.
	<u>Longitud basal</u> (L-bas)	Longitud del cráneo tomada desde el extremo del premaxilar hasta el borde inferior del foramen magnum.
	<u>Longitud palatal</u> (L-pal)	Longitud total del paladar.
Anchos	<u>Ancho de coanas</u> (A-coa)	Ancho transversal máximo de las coanas.
	<u>Ancho occipital</u> (A-occ)	Ancho transversal máximo del occipital.
	<u>Ancho de la caja craneana</u> (A-caj)	Ancho transversal máximo de la caja craneana.
	<u>Estrechamiento post-orbitario</u> (E-pos)	Ancho transversal mínimo de la región post-orbitaria.
	<u>Ancho bicigomático</u> (A-bicig)	Ancho transversal máximo a nivel de los arcos cigomáticos.
	<u>Ancho interorbitario</u> (A-interor)	Ancho transversal a nivel de las órbitas oculares.
	<u>Ancho rostral</u> (A-rost)	Ancho transversal a nivel del rostro.
	<u>Ancho nasal</u> (A-nas)	Ancho transversal máximo a nivel de los nasales.
	<u>Ancho bicondilar</u> (A-bicond)	Ancho transversal a nivel de los cóndilos occipitales.
	<u>Ancho bimastoideo</u> (A-bimast)	Ancho transversal a nivel de las apófisis mastoides.
	<u>Ancho paladar entre M8</u> (A-palM8)	Ancho del paladar a nivel de los molariformes 8.
	<u>Ancho paladar entre M5</u> (A-palM5)	Ancho del paladar a nivel de los molariformes 5.
Alturas	<u>Altura de coanas</u> (Al-coa)	Altura máxima de las coanas.
	<u>Altura occipital</u> (Al-occ)	Altura del cráneo a nivel del occipital.
	<u>Altura alveolo M8 cresta</u> (Al-M8-cresta)	Altura del cráneo a nivel del alvéolo del molariforme 8 y la cresta sagital.
	<u>Altura narinas</u> (Al-nar)	Altura máxima de las narinas.
Otras medidas	<u>Espesor del puente sub-orbitario</u> (E-psub)	Espesor del puente sub-orbitario.

MANDÍBULA:

Para el registro de medidas mandibulares se combinó la metodología de Zurita (2007a) y Zamorano (2012), considerando un total de 9 medidas, comprendiendo longitudes y alturas a distintos niveles (Fig. 8).

Adicionalmente, se tomaron medidas de longitud y ancho para cada molariforme (ancho tomado a nivel del lóbulo medio).

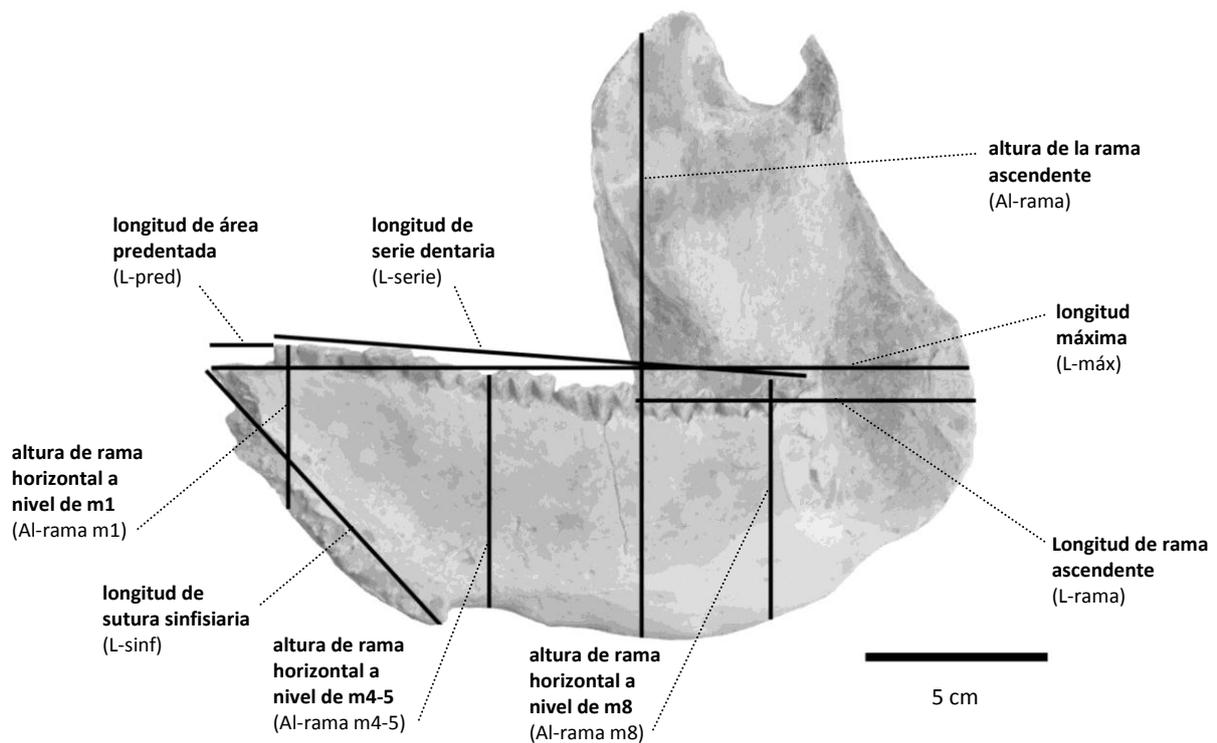


Figura 8. Medidas mandibulares tomadas (hemimandíbula derecha del ejemplar MMC s/n, en vista lateral interna).

Medida		descripción
Longitudes	<u>Longitud máxima</u> (L-máx)	Distancia desde el extremo anterior de la sínfisis al borde posterior de la rama ascendente. Tomada a nivel alveolar.
	<u>Longitud de serie dentaria</u> (L-serie)	Distancia desde el extremo anterior del m1 al borde posterior del tercer lóbulo del m8.
	<u>Longitud de área predentada</u> (L-pred)	Distancia desde el extremo anterior de la sínfisis al borde anterior del m1. Tomada a nivel alveolar.
	<u>Longitud de sutura sinfisiaria</u> (L-sinf)	Longitud de sutura sinfisiaria.
	<u>Longitud de rama ascendente</u> (L-rama)	Tomada a nivel alveolar.
Alturas	<u>Altura de rama horizontal a nivel de m1</u> (Al-rama m1)	Altura de la rama tomada a nivel del lóbulo medio del m1.
	<u>Altura de rama horizontal a nivel de m4-5</u> (Al-rama m4-5)	Altura de la rama tomada a nivel del límite entre m4 y m5.
	<u>Altura de rama horizontal a nivel de m8</u> (Al-rama m8)	Altura de la rama tomada a nivel del lóbulo medio del m8.
	<u>Altura de la rama ascendente</u> (Al-rama)	Distancia desde el borde superior del proceso coronoideas hasta el borde inferior de la rama horizontal, a través del límite entre m7-m6.

MIEMBRO ANTERIOR:

Para el registro de medidas de huesos largos del miembro anterior (húmero, radio y cúbito) se combinó la metodología de Zurita (2007a) y Zamorano (2012), considerando un total de 9 medidas para el húmero, y 2 medidas para cúbito y radio (Fig. 9).

HÚMERO:

Medida		descripción
Longitudes	<u>Longitud máxima</u> (L. máx)	Distancia desde la superficie articular proximal de la cabeza humeral, a la extremidad distal de la faceta troclear.
	<u>Longitud del borde anterior de la "V" deltoidea</u> (L. bor ant V)	Longitud del borde anterior de la "V" deltoidea.
	<u>Longitud del borde posterior de la "V" deltoidea</u> (L. bor post V)	Longitud del borde posterior de la "V" deltoidea.
Anchos	<u>Ancho máximo de la epífisis proximal</u> (A. epif prox)	Ancho máximo de la epífisis proximal.
	<u>Ancho máximo de la epífisis distal</u> (A. epif dist)	Distancia desde la epitroclea al epicóndilo.
	<u>Ancho máximo de la "V" deltoidea</u> (A. máx V)	Ancho máximo de la "V" deltoidea.
	<u>Diámetro transversal de la diáfisis</u> (D. trans diaf)	Diámetro transversal mínimo de la diáfisis, por debajo de la "V" deltoidea.
	<u>Diámetro antero-posterior de la cabeza humeral</u> (D. a-p cab)	Diámetro antero-posterior máximo de la superficie articular de la cabeza.
	<u>Diámetro transversal de la cabeza humeral</u> (D. trans cab)	Diámetro transversal máximo de la superficie articular de la cabeza.

CÚBITO:

Medida	descripción
<u>Longitud máxima</u> (L. máx)	Longitud próximo-distal máxima.
<u>Diámetro transversal de diáfisis</u> (D. trans mín)	Diámetro transversal mínimo de la diáfisis.

RADIO:

Medida	descripción
Longitud máxima (L. máx)	Distancia desde la extremidad próximo-lateral a la extremidad distal del proceso estiloides.
Diámetro transversal de diáfisis (D. trans mín)	Diámetro transversal mínimo de la diáfisis.

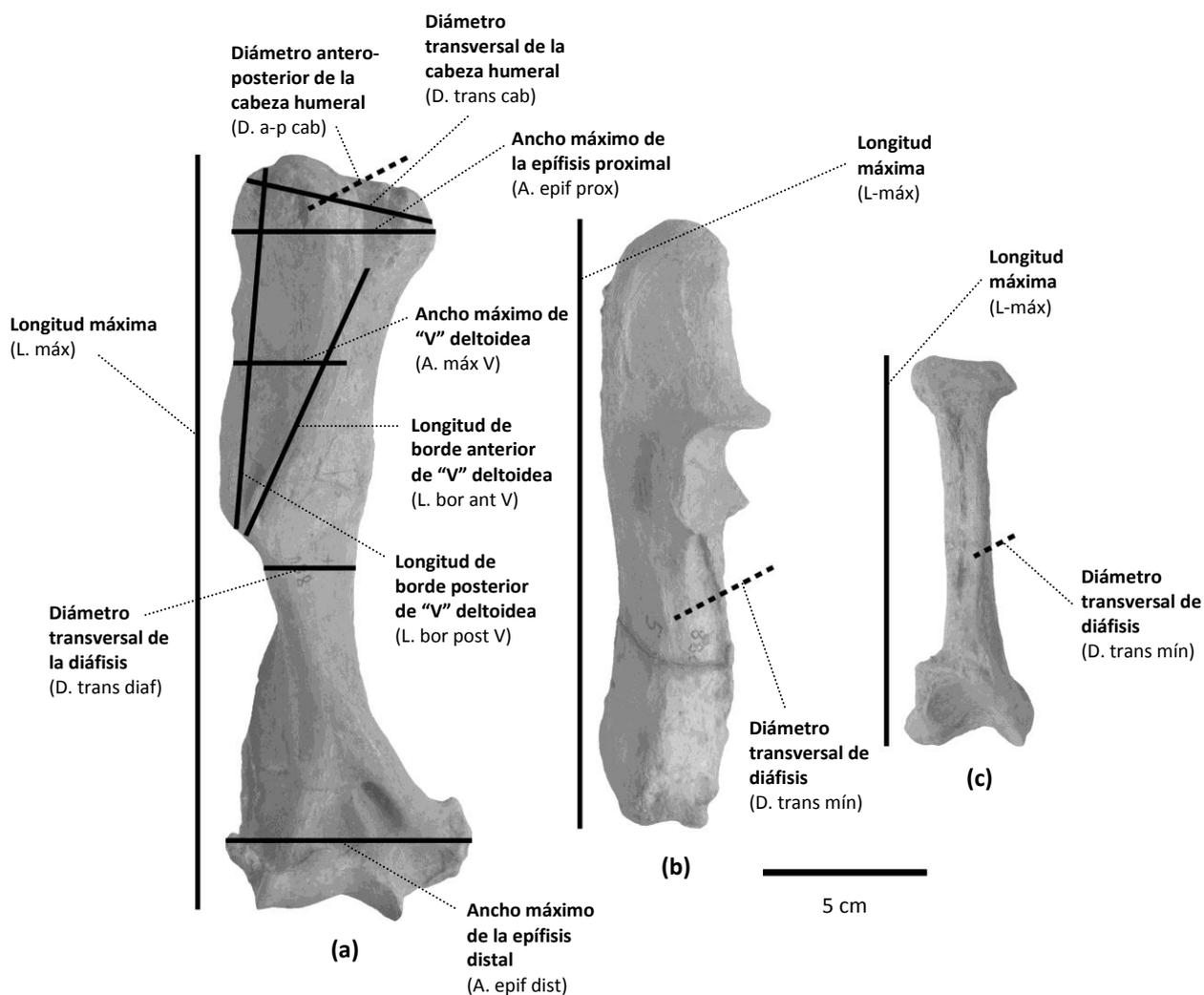


Figura 9. Medidas tomadas para huesos del miembro anterior. (a) húmero derecho en vista anterior; (b) radio derecho en vista externa; y (c) cúbito derecho en vista externa (ejemplar MMC 880, holotipo de *Pseudoplohophorus rebuffoi*).

ESCUDO CEFÁLICO:

Para el registro de medidas del escudo cefálico se siguió la metodología de Castellanos (1949, 1954), indicando longitudes y anchos para cada una de las figuras principales. La nomenclatura seguida para la distinción de estas figuras constituye una adaptación de la que fuera propuesta por Castellanos (*op. cit.*), dado que en la presente contribución se tuvo oportunidad de trabajar con una pieza prácticamente completa, a diferencia de las estudiadas por el referido autor (Fig. 10).

Medida		descripción
Dimensiones generales	<u>Longitud máxima</u> (L-máx)	Longitud total del escudo.
	<u>Ancho máximo</u> (A-máx)	Ancho total del escudo.
Ornamentales	<u>Longitud/ancho de figura "x"</u> (L/A-x)	Longitud y ancho para cada una de las figuras principales.

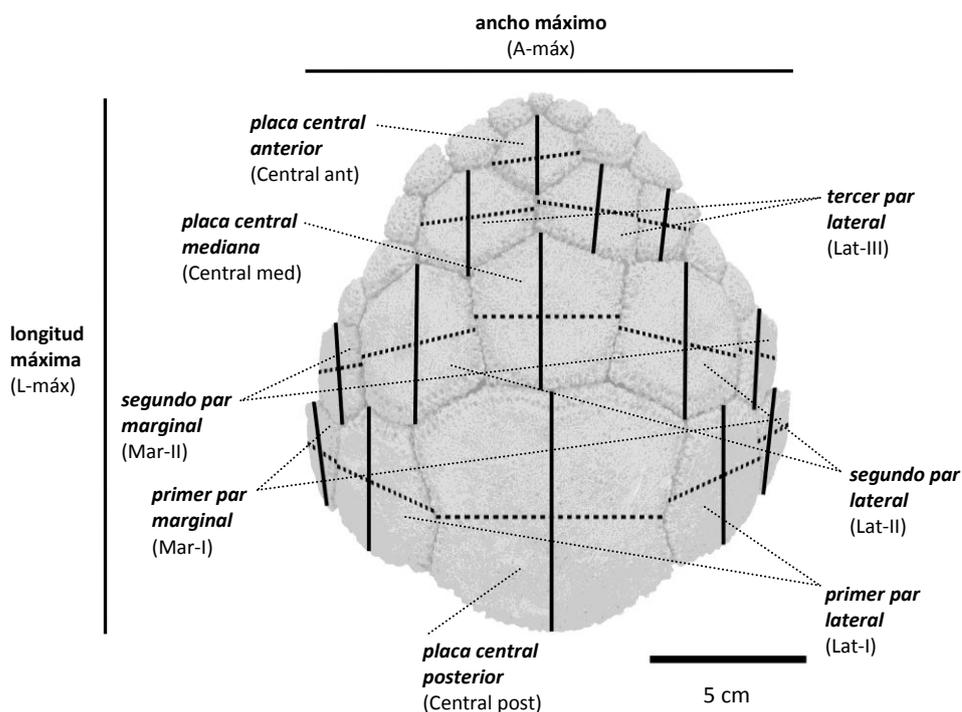


Figura 10. Medidas tomadas en el escudo cefálico y nomenclatura de las figuras (escudo cefálico del ejemplar CGL 4 en vista externa). Líneas continuas: longitudes de las figuras; líneas discontinuas: anchos de las figuras.

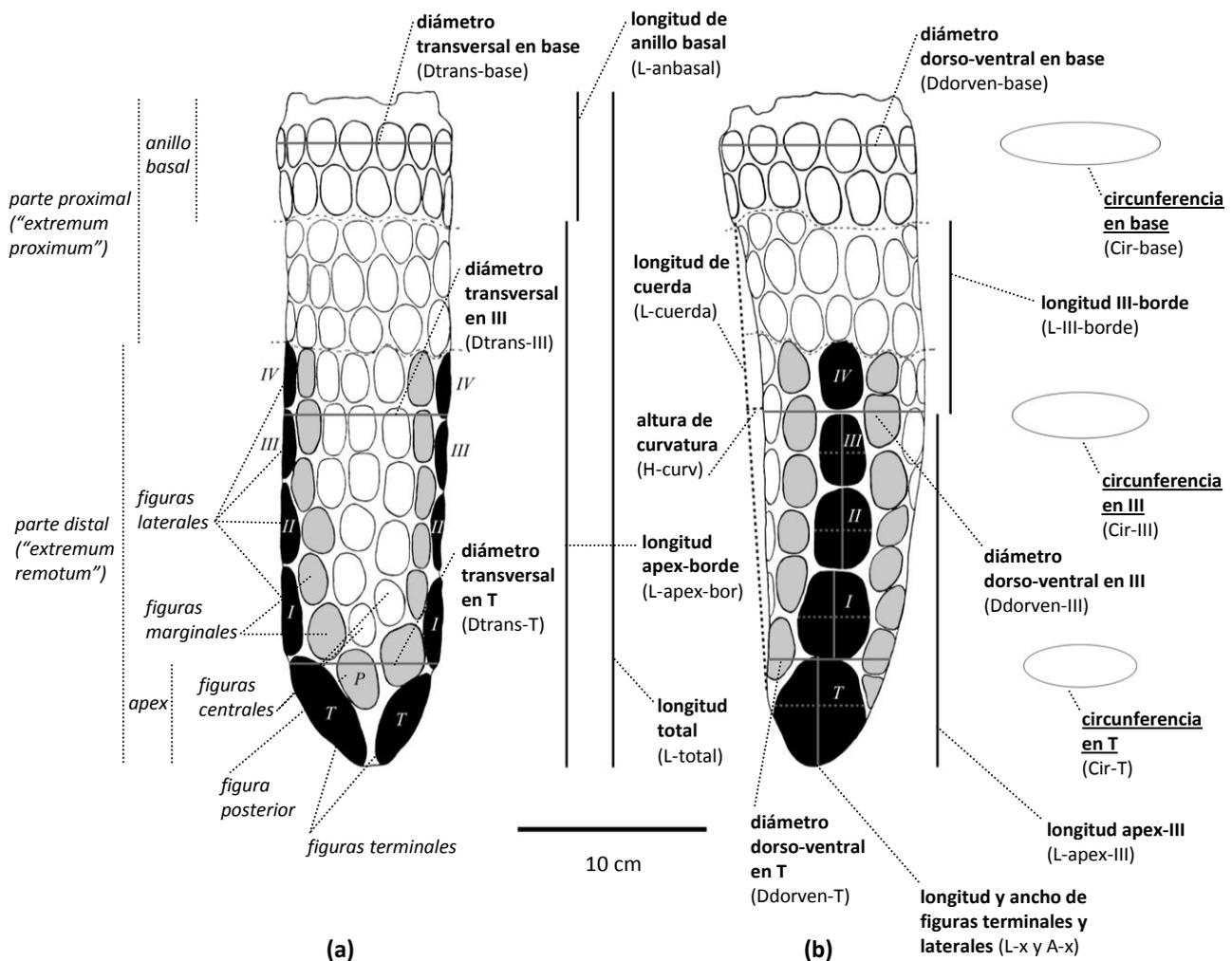


Figura 11. Ilustración esquemática de un tubo caudal en vistas: (a) dorsal y (b) lateral derecha. En cursiva, principales rasgos morfológicos y ornamentales; en negrita, medidas tomadas (véase texto para más detalles). Ilustraciones adaptadas de Castellanos (1949) para el ejemplar MMC 888 (holotipo de *Pseudophophorus benvenuti*).

TUBO CAUDAL:

Para el registro de medidas del tubo caudal se tuvo en consideración las descripciones dadas por autores tales como Castellanos (1928, 1935, 1940, 1949, 1954) y Cabrera (1939, 1944), entre otros, incluyendo dimensiones generales (longitudes, anchos, alturas y circunferencias a distintos niveles) y dimensiones de las figuras principales (longitudes y anchos). Asimismo, se incluyeron nuevas medidas adicionales tendientes a cuantificar rasgos tales como la curvatura y la asimetría, teniendo en cuenta la importancia relativa adjudicada a los mismos por parte de algunos autores (*e.g.* Castellanos *op. cit.*; Fariña, 1981; Mones, 1987, entre otros).

La clasificación y numeración de las principales figuras del tubo caudal sigue el criterio de Castellanos (*op. cit.*), adoptado por autores posteriores (*e.g.* Mones, 1970; Fariña, 1981; Mones,

Medida		descripción
Longitudes generales	<u>Longitud total</u> (L-total)	Longitud total del tubo (tomada desde el ápice hasta el borde anterior del anillo basal fijo).
	<u>Longitud ápex-borde</u> (L-apex-bor)	Longitud desde el ápice hasta la sutura del anillo basal fijo.
	<u>Longitud de anillo basal</u> (L-anbasal)	Longitud del anillo basal fijo.
Diámetros generales	<u>Diámetro transversal en T</u> (Dtrans-T)	Diámetro transversal del tubo a nivel de los bordes anteriores del par de figuras terminales.
	<u>Diámetro dorso-ventral en T</u> (Ddorven-T)	Diámetro dorso-ventral del tubo a nivel de los bordes anteriores del par de figuras terminales.
	<u>Diámetro transversal en III</u> (Dtrans-III)	Diámetro transversal del tubo a nivel de los bordes anteriores del par de figuras laterales III.
	<u>Diámetro dorso-ventral en III</u> (Ddorven-III)	Diámetro dorso-ventral del tubo a nivel de los bordes anteriores del par de figuras laterales III.
	<u>Diámetro transversal en base</u> (Dtrans-base)	Diámetro transversal del tubo a nivel del borde anterior del anillo basal fijo.
	<u>Diámetro dorso-ventral en base</u> (Ddorven-base)	Diámetro dorso-ventral del tubo a nivel de borde anterior del anillo basal fijo.
Circunferencias	<u>Circunferencia en T</u> (Cir-T)	Circunferencia del tubo a nivel del borde anterior de la figura terminal.
	<u>Circunferencia en III</u> (Cir-III)	Circunferencia del tubo a nivel del borde anterior de la figura lateral III.
	<u>Circunferencia en base</u> (Cir-base)	Circunferencia del tubo a nivel de borde anterior del anillo basal fijo.
Curvatura	<u>Longitud de cuerda</u> (L-cuerda)	Longitud de "cuerda" de arco, tomada desde el ápice hasta la sutura del anillo basal fijo, o hasta donde el contorno lateral del tubo lo permite. Estimada sobre la base de la longitud de una cuerda, o gráficamente sobre la base de una proyección bidimensional del contorno lateral.
	<u>Altura de curvatura</u> (H-curv)	Altura máxima de arco determinado por curvatura dorso-ventral del tubo. Estimada con calibre o gráficamente sobre la base de una proyección bidimensional del contorno lateral.
Ornamentales	<u>Longitud apex-III</u> (L-apex-III_izq y L-apex-III_der)	Longitud de la serie lateral desde el apex hasta la figura lateral III inclusive, en ambos lados (Nota: es una medida indirecta del <i>extremum remotum</i> para los tubos que tienen hasta 3 figuras laterales, y un reflejo de posible asimetría también).
	<u>Longitud III-borde</u> (L-III-borde_izq y L-III-borde_der)	Longitud desde el borde anterior de la figura lateral III hasta la sutura del anillo basal fijo, en ambos lados (Nota: es una medida indirecta del <i>extremum proximum</i> –sin en anillo– para los tubos que tienen hasta 3 figuras laterales, y un reflejo de posible asimetría también).
	<u>Longitud de figura "x"</u> (L-x_izq y L-x_der)	Diámetros longitudinales (largos) para las figuras terminales (T) y laterales (I a III), en ambas caras laterales.
	<u>Ancho de figura "x"</u> (A-x_izq y A-x_der)	Diámetros transversales (anchos) para las figuras terminales (T) y laterales (I a III), en ambas caras laterales.

1987, 1988; Perea, 1993a), consistente en numerar a las figuras laterales de forma creciente en sentido disto-proximal (Fig. 11).⁴

2.4. Análisis cuantitativos

Además de la realización de estudios de carácter cualitativo, se efectuó una serie de análisis multivariados empleando la base de datos de medidas obtenidas, en pro de testear diferencias entre los ejemplares estudiados en términos morfométricos. La elección de los elementos óseos incluidos en estos análisis tuvo en cuenta al mismo tiempo la representatividad de los mismos entre los distintos ejemplares previamente asignados a la tribu, la existencia de estudios previos similares y la importancia relativa que se les adjudica en la bibliografía como piezas diagnósticas para la clasificación de tales ejemplares.

De esta manera, entre los materiales que fueron estudiados se seleccionaron cráneos y tubos caudales en buen estado de conservación. Para el caso de cráneos, la matriz de medidas tomó como base la efectuada por Perea (1993a, 2005), con la adición de un ejemplar comparativo de Argentina (holotipo de *Plohophorus figuratus*, MLP 16-153) y un nuevo ejemplar inédito de Uruguay asignado a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo (CGL 4). La metodología seguida se basó en la empleada por Perea (*op. cit.*) y Zurita *et al.* (2011b) para cráneos de “hoploforinos”, consistente en la realización de análisis de componentes principales y análisis de cluster jerárquico.

Para el caso de tubos caudales, es de notar que la realización de análisis multivariados no cuenta con antecedentes en la bibliografía, por lo que se consideró que su implementación puede resultar de especial interés como forma de contrastar desde un enfoque cuantitativo propuestas taxonómicas previas; más aún teniendo en cuenta la gran importancia que tradicionalmente se le ha otorgado a estas piezas en la taxonomía de la tribu y de la subfamilia. Al igual que en el caso de los cráneos, se realizó un análisis de componentes principales y uno de cluster jerárquico.

Adicionalmente, tanto para la matriz de medidas craneanas como para la de tubos caudales se realizó un análisis univariado para obtener las principales medidas de tendencia central y dispersión de cada variable.

⁴ Es de notar que en el primer trabajo en que el referido autor realiza una descripción comparativa de tubos caudales (Castellanos, 1925), utiliza un criterio de numeración opuesto (es decir, próximo-distal), que también es empleado por Cabrera (1939, 1944). No obstante, el criterio adoptado en el presente trabajo –seguido a su vez por la mayoría de los autores en la bibliografía especializada– facilita la comparación directa de ejemplares, principalmente en los casos en que no se presentan completos en su región proximal.

Adicionalmente, siguiendo las consideraciones de Oliva *et al.* (2014) para la región apical del tubo caudal de ejemplares de “*Hoplophractus*” CABRERA, 1939 (*Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919 en el presente trabajo), se considera pertinente hacer una distinción nomenclatural entre las denominadas “figuras terminales” (T) y “apicales”, no considerándolas sinónimos; reservando este último nombre para aquellas que eventualmente se pueden presentar en el extremo del ápice del tubo, en forma de pequeños opérculos (véase Fig. 69c-d en pág. 177 de la sección 4 “Discusión”).

En ambas matrices se incluyeron medidas de ejemplares éditos selectos correspondientes tanto a los “Plohophorini” como a los “Hoplophorini” *sensu* Hoffstetter (1958). La incorporación de representantes de esta última agrupación responde a la recurrencia en la utilización de los mismos para establecer comparaciones con miembros de la tribu en estudio, hecho constatado en la bibliografía consultada.

Por otra parte, cabe señalar que la limitada cantidad de ejemplares en buen estado de conservación a los que se pudo acceder, y su número relativamente bajo en relación a la cantidad de variables determinadas, no posibilitó la realización de otros tipos de análisis multivariados, tales como análisis discriminantes.

Los análisis fueron efectuados con el software de uso libre PAST (PAleontological STatistics) versión 2.17 (Hammer *et al.*, 2001; Hammer, 2012).

3. Resultados

El siguiente capítulo se articula en dos secciones. La primera ofrece una recopilación y análisis crítico de la información recabada sobre el registro de la tribu en el país, con la incorporación de nuevos ejemplares y una nueva propuesta taxonómica. La segunda constituye una presentación de los resultados de los análisis cuantitativos efectuados.

3.1. Revisión y propuesta taxonómica

La presente sección pretende brindar de manera sintética un panorama taxonómico e histórico sobre los ejemplares previamente asignados a la tribu en nuestro país, con aportes nuevos de carácter inédito en relación a fotografías, ilustraciones, datos de colecta, procedencias estratigráficas, paraderos actuales, estados de conservación de los materiales y criterios de clasificación, producto de la investigación realizada en el marco de este trabajo. Asimismo, siguiendo estos mismos lineamientos se dan a conocer nuevos ejemplares uruguayos asignables al género *Pseudoplohophorus*.

ESTRUCTURA DE LA REVISIÓN:

En lo referente a presentación y abordaje de los taxones, la estructura general del texto toma como base los formatos de las revisiones publicadas por Gillete & Ray (1981) para gliptodontinos de Norteamérica, y Zurita *et al.* (2011a) para gliptodontinos del Pleistoceno de Sudamérica, con el agregado de elementos de elaboración propia. Así, en cada apartado se aborda la presentación de un género, seguida de sus correspondientes especies.

a - Listas sinonímicas:

Al inicio de cada apartado se ofrece una lista sinonímica en la que se detallan actos asociados a la historia nomenclatural del taxón considerado (ejs.: fundación, eventuales sinonimias, nuevas combinaciones o status, etc.) con el correspondiente listado de publicaciones que adhieren a cada uno de estos actos, de acuerdo a lo arrojado por la revisión bibliográfica efectuada.⁵ En cada

⁵ En los casos de los géneros *Plohophorus* y *Parahoplohophorus* –únicos taxones incluidos en esta revisión que fueron descritos originalmente para Argentina, y cuyo registro en Uruguay resulta escaso y fragmentario (págs. 43-49)– se ha obviado la inclusión de un listado de referencias completo, dado que el mismo no aporta información nomenclatural

encabezado el nombre de un taxón es acompañado por su respectivo autor y año de publicación. Cada listado ofrece a su vez nombres de autor, años y páginas de las publicaciones, siguiendo un orden cronológico. El formato de lista combina los utilizados por Mones & Francis (1973), Mones (1986, 1994b, c) y sigue a su vez consideraciones propuestas por Mones (1994a).

Las siguientes referencias empleadas en las listas siguen a Mones (1986), ICZN (1999), Acosta (2006) y Zurita (2007a):

emendatio illegitima: enmienda ilegítima, alteración injustificada de la grafía original de un taxón.

emendatio legitima: enmienda legítima, alteración justificada de la grafía original de un taxón (acto nomenclatural válido).

et: y.

lapsus: “lapso”, posible error del autor de la publicación referida, o de imprenta.

nec: excepto.

nomen dubium: “nombre dudoso”, nombre de aplicación desconocida o dudosa.

nomen illegitimum: nombre ilegítimo, aplicado al sinónimo junior en una sinonimia objetiva.

nomen novum: “nombre nuevo”, o de reemplazo (en sustitución de uno previo por caer en homonimia).

nomen nudum: “nombre desnudo”, nombre no disponible, en incumplimiento con los artículos 12 o 13 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, dependiendo del caso (ICZN, 1999). Se trata de un nombre carente de un concepto o referencia asociada (datos de ejemplares, descripción, repositorio, etc.).

nom. transl.: traslación de nombre, aplicado para indicar autoría de una maniobra de cambio de rango.

non: no.

nov. comb.: nueva combinación.

nov. gen./subgen./sp.: nuevo género/subgénero/especie.

nov. stat.: nuevo status, por cambio de rango (ej.: cambio de rango de un subgénero a género).

partim: en parte.

pro: para

sic: error, errata (ej.: aplicado a la grafía de un taxón).

species inquirenda: “especie interrogada”. Especie de identidad dudosa, que requiere de investigación adicional.

b - Datos generales del taxón:

Para el caso de género, luego de la lista se detallan de manera sintética los siguientes ítems:

Especie tipo.

Otras especies (cuando presentes).

Distribución geográfica y estratigráfica (incluyendo país/países, localidades, Formaciones geológicas y edad relativa de las mismas).

relevante para el estudio de la presencia de estos géneros en el país. No obstante, se incluye en un ítem aparte un listado de publicaciones que refieren a los ejemplares procedentes de Uruguay que han sido asignados a estos taxones.

Diagnosis/Posibles caracteres diagnósticos.⁶

Etimología (significado del nombre).

Para el caso de especie, luego de la lista se detallan de manera sintética los siguientes ítems:

Tipo/s (holotipo, eventuales paratipos, etc. según corresponda, indicando: repositorios, un breve detalle de los ejemplares, colector, fecha, procedencia geográfica y estratigráfica, combinando información de publicaciones y catálogos consultados).

Material referido (cuando presente, indicando: repositorios, un breve detalle de los ejemplares, colector, fecha, procedencia geográfica y estratigráfica, combinando información de publicaciones y catálogos consultados).

Diagnosis/Posibles caracteres diagnósticos.

Etimología.

También para el caso de especie se incluye con fines ilustrativos una pequeña figura esquemática junto al texto, indicando la ubicación anatómica de los restos conocidos para el taxón.

Seguidamente, cada apartado continúa con los siguientes ítems:

c - Reseña.– Introducción en la que se abordan aspectos históricos y nomenclaturales del taxón en estudio (eventualmente este ítem puede llegar a estar ausente en caso de que tales aspectos resulten irrelevantes).

d - Descripción (para el caso de especie).– Descripción anatómica y comparativa del o los ejemplares que integran a la especie, acompañada de fotografías y/o ilustraciones.

Con respecto a las ilustraciones, las mismas se incluyen con el propósito de facilitar la interpretación de rasgos anatómicos a destacar, ó por tratarse de ejemplares extraviados de los que solo se conserva este tipo de registro gráfico. Para el caso de tubos caudales, se ha tendido a uniformizar estas ilustraciones siguiendo el criterio anatómico y nomenclatural de Castellanos (1928, 1935, 1940, 1949, 1954) presentado en la Fig. 11 (pág. 32), de modo de facilitar la comparación entre los distintos ejemplares.

e - Observaciones.– En casos meritorios se incluye este último ítem en el que se mencionan cuestiones tales como: Propuestas taxonómicas alternativas publicadas; consideraciones sobre procedencias estratigráficas; comentarios sobre ejemplares eventualmente extraviados o con nuevos repositorios, o deteriorados; discordancias con descripciones previas (ejemplos: en relación a las cualidades de un ejemplar, o a la interpretación de sus rasgos anatómicos); comentarios sobre

⁶ Para el caso de taxones carentes de una diagnosis formal establecida en la publicación original o en publicaciones posteriores, se sustituye el ítem *Diagnosis por Posibles caracteres diagnósticos*, en el cual se incluyen de manera sintética y en forma tentativa un listado de posibles caracteres de valor diagnóstico a criterio del autor del presente trabajo, interpretados de la descripción original del taxón y eventualmente de descripciones posteriores.

validez del taxón y eventuales nuevas asignaciones taxonómicas propuestas en el presente trabajo; etc.

Por último y a modo de nota, la terminología lito y bioestratigráfica empleada referente a Uruguay sigue a Bossi *et al.* (2009) y Perea *et al.* (2011, 2013). Mientras que la terminología crono y bioestratigráfica referente a pisos/edades Mamífero de Sudamérica sigue a Cione *et al.* (2007).

NUEVA PROPUESTA TAXONÓMICA:

Considerando las observaciones recogidas de los análisis cualitativos y cuantitativos que se presentarán en las siguientes secciones, se propone un nuevo esquema de clasificación que afecta a los taxones endémicos de Uruguay. Si bien para cada caso se detallarán los correspondientes argumentos en los ítems de “Observaciones”, a grandes rasgos se puede señalar que en primer lugar se considera a *Pseudoplohophorus* como el género uruguayo mejor caracterizado, mientras que en segundo lugar las especies incluidas en los géneros “*Teisseiria*”, “*Berthawyleiria*” y “*Asymmetrura*” no ofrecen caracteres diagnósticos ajenos a los rangos de variabilidad previamente reconocidos para el primero (véase Perea, 2005 a modo de ejemplo).

Por otra parte, considerando a los taxones uruguayos en su conjunto, también desde un punto de vista cuantitativo los análisis realizados tienden a mostrar una mayor proximidad morfométrica entre estos que con la mayoría de los representantes argentinos de la tribu (véase sección 3.2 en págs. 164-170), lo que refuerza la hipótesis de que los mismos, a pesar de mostrar ciertas diferencias, pueden estar representando variaciones de una misma entidad taxonómica por lo pronto diferenciable de las formas argentinas (véase “Discusión”).

En otro orden, tal como fue señalado oportunamente en la Introducción, ya a nivel de especie varias de las involucradas en el presente estudio se encuentran descritas sobre la base de materiales únicos notablemente fragmentarios, como partes distales de tubos caudales o pequeños fragmentos de coraza. Ello dificulta su comparación con otras especies descritas sobre ejemplares mejor representados, o incluso con nuevos materiales, hecho que induce a pensar en la posibilidad de un sobredimensionamiento taxonómico, un problema largamente enunciado por varios autores en la bibliografía especializada y que afecta no solamente a la presente tribu, sino a toda la familia (*e.g.* Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979; Perea, 1993a, 2005; Zurita, 2007a; Zurita *et al.*, 2009; Fernicola & Porpino, 2012; entre otros).

En este contexto, el refinamiento de una taxonomía a nivel de especie (al menos entendida esta última como “morfoespecie” en términos paleontológicos) intuitivamente demandaría poder

trabajar con un escenario ideal en el que cada una de estas pretendidas especies estuviera representada por varios individuos, y cada uno de estos a su vez por una buena proporción de elementos esqueléticos. No obstante, no es este el caso de los “Plohophorini” uruguayos, como así tampoco el de una buena cantidad de agrupaciones supraespecíficas de gliptodontes en general. Así, con respecto a varias de las especies consideradas en el presente trabajo, su potencial utilidad como unidades de estudio para eventuales análisis filogenéticos, caracterizaciones bioestratigráficas o estudios paleoecológicos, entre otros, resulta a priori limitada dada la escasa información morfológica que las mismas pueden aportar.

Solo la colecta y estudio de nuevos ejemplares (preferentemente representados por elementos exo y endoesqueléticos asociados) puede eventualmente arrojar algo de luz sobre la presencia de rangos de variaciones morfológicas ocurrentes en estos taxones a niveles inter e intraespecíficos (hablando ya en términos biológicos), y constituir un insumo para el establecimiento de nuevas hipótesis taxonómicas más precisas.

Entretanto, y atendiendo a todas estas consideraciones, como se verá a lo largo de las siguientes páginas, en el presente trabajo se propone mantener en carácter provisional la identidad nomenclatural de tales especies problemáticas, si bien bajo el rótulo de “especie interrogada” (*species inquirenda*) o “nombre dudoso” (*nomen dubium*), dependiendo del caso.

Por último, aunque desde un punto de vista nomenclatural se entiende que la presente contribución carece de valor como publicación, a modo de ejercicio formativo el tratamiento nomenclatural dado a la siguiente propuesta responde a las normativas y recomendaciones establecidas por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica vigente (ICZN, 1999), tal como se indicó en la sección de “Materiales y metodología”.

A continuación se destacan en color rojo las nuevas clasificaciones y actos nomenclaturales propuestos. Los puntos (•) indican taxones endémicos de Uruguay.

Plohophorus AMEGHINO, 1887

Plohophorus figuratus AMEGHINO, 1887

Material referido: CFF s/n (extraviado).

Parahoplophorus CASTELLANOS, 1932

Parahoplophorus paranensis (AMEGHINO, 1883) CASTELLANOS, 1932

Material referido: MPAB 2904.

Stromaphoropsis KRAGLIEVICH, 1932 •

Stromaphoropsis scavinoi KRAGLIEVICH, 1932 •

Lectotipo: MPAB 2189/CC-MUFCA 1272 (mismo ejemplar).

Paralectotipo: CC-MUFCA 1273 (ex MPAB 2314).

Pseudoplohophorus CASTELLANOS, 1926 •

Berthawyeria CASTELLANOS, 1940 NUEVA SINONIMIA •

Asymmetrura FARIÑA, 1981 NUEVA SINONIMIA •

Pseudoplohophorus orientalis (AMEGHINO, 1889) CASTELLANOS, 1926 •

Holotipo: MACN-A? s/n (extraviado).

Calcotipo: MACN-A 745

Material referido: CMA 54 (ex CFF s/n).

Pseudoplohophorus francisi MONES, 1970 species inquirenda •

Holotipo: FC-DPV 5 (ex 23-VIII-63-1).

Pseudoplohophorus coloniensis (KRAGLIEVICH, 1932) PEREA, 2005 species inquirenda •

Holotipo: MNHN 1248 (ex colección A. Teisseire N° 2-1)

Pseudoplohophorus berroi (CASTELLANOS, 1940) PEREA, 2005 species inquirenda •

Holotipo: MPAB 2257.

Pseudoplohophorus benvenutii (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005

Holotipo: MMC 888/CC-MUFCA 1388 (mismo ejemplar).

Pseudoplohophorus rebuffoi (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005 •

Holotipo: MMC 880.

Pseudoplohophorus absolutus PEREA, 2005 •

Holotipo: FC-DPV 475, 595.

Paratipo: FC-DPV 1084.

Pseudoplohophorus compressus (CASTELLANOS, 1940) NOV. COMB. species inquirenda •

Holotipo: CC-MUFCA 1266 (extraviado, ex MPAB 2741).

Calcotipo: CC-MUFCA 39.

Pseudoplohophorus uncinatus (CASTELLANOS, 1940) NOV. COMB. species inquirenda •

Holotipo: CC-MUFCA 1265 (extraviado, ex MPAB s/n).

Calcotipo: MPAB 3978.

Pseudoplohophorus gracilis (CASTELLANOS, 1940) NOV. COMB. species inquirenda •

Holotipo: MPAB 2313/CC-MUFCA 1267 (mismo ejemplar; sintipo de *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932).

Paratipos: CC-MUFCA 1268 (ex MPAB 2306); 1269 (ex MPAB 2143); 1270 (ex MPAB 2158); 1271 (ex MPAB 2312).

Pseudoplohophorus orientalis (FARIÑA, 1981 non AMEGHINO, 1889) *NOV. COMB. species inquirenda* •

Holotipo: MNHN 512.

Pseudoplohophorus sp.

Ejemplares previamente asignados a otros taxones:

CC-MUFCA 1274 (ex MPAB 2166; previamente asignado a *Stromaphoropsis scavinoi*

KRAGLIEVICH, 1932 por Castellanos, 1940).

CC-MUFCA 1275/MPAB 2149 (mismo ejemplar; previamente asignado a *Stromaphoropsis scavinoi*

KRAGLIEVICH, 1932 por Castellanos, 1940).

FC-DPV 49, 55, 273, 384, 390, 428, 541, 583 (previamente asignados a *Stromaphoropsis* sp. por Perea *et al.*, 1985; Perea, 1993a; Perea *et al.*, 1994).

Nuevos materiales:

CGL 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7.

CLRC 166, 192, 234, 243, 244, 258, 269, 279, 280, 454, 507, 596, 877, 915.

FC-DPV 57, 291, 542, 543, 869, 878, 1838, 1843, 2577, 2579, 2582, 2583, 2760, 2766.

MMC s/n (lote).

MPAC 916, 1600.

Status propuesto para otros materiales citados:

“Hoplophorinae” incertae sedis

Zaphilus AMEGHINO, 1889 *nomen dubium* •

Zaphilus larranagai AMEGHINO, 1889 *nomen dubium* •

Iconotipo: AGN, caja 196, carpeta I: Láms. IV y V.

“Hoplophorinae” gen. et sp. indet.

MNHN 936 (previamente asignado a *Zaphilus larranagai* por Mones, 1988).

MPAB 2444 (previamente asignado a *Plohophorus figuratus* por Castellanos, 1940).

Cingulata gen. et sp. indet.

MMNP 204 (extraviado, previamente asignado a “¿*Berthawyleia* sp.?” por Roselli, 1976).

***Plohophorus* AMEGHINO, 1887**

***Plohophorus* AMEGHINO, 1887**

Ameghino, 1887: (1916, V: 350-351). nov. gen.

***Neuryurus* AMEGHINO, 1889**

Ameghino, 1889: 842-844, pls. LVI (fig. 6), LXII (figs. 1, 6-7), LXIII (figs. 1-2), LXX (figs. 5-7). **nomen novum** [partim]

***Panochthus* BURMEISTER, 1866**

Lydekker, 1894: 39. [partim]

***Palaehoplophorus* AMEGHINO, 1883**

Ameghino, 1920: 840-845. [partim]

ESPECIE TIPO.— *Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887.

OTRAS ESPECIES.— *P. paranensis* AMEGHINO, 1891; *P. sygmaturus* AMEGHINO, 1895; *P. cuneiformis* AMEGHINO, 1904; *P. coronatus* ROVERETO, 1914; *P. paivai* CASTELLANOS, 1947; *P. yrigoyeni* CASTELLANOS, 1957; *P. barrancalobensis* ZAMORANO & SCILLATO-YANÉ, 2011.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.— Argentina: Pcias. de Buenos Aires, Entre Ríos y Mendoza (Huayqueriense, Mioceno Tardío - Barrancalobense, Plioceno Tardío) (Cione *et al.*, 2000; Zamorano & Scillato-Yané, 2011). Brasil: Rio Grande do Sul (Pleistoceno) (Castellanos, 1947; Darival Ferreira *et al.*, 2013), Ceará? (Paula Couto, 1983). Uruguay: Dpto. de San José (procedencia estratigráfica desconocida).

DIAGNOSIS.— [sensu Cattoi (1966)] Talla mediana. Caparazón con placas de regular espesor, poligonales, fuertemente punteadas, con figura central circular, algo deprimida, rodeada de doble hilera de figuras periféricas; los surcos que rodean la hilera central, y en general también los demás surcos, con orificios pilíferos [sic.]. Cola cubierta de anillos, con tubo caudal más bien cónico, a veces deprimido, recto, o bien ligeramente dirigido hacia arriba, con ornamentación más simple por regresión de las figuras periféricas, marcadas en la porción distal, de tal modo que las figuras centrales, ovaladas, son contiguas y solo quedan entre ellas algunas áreas triangulares intercaladas; en los surcos hay orificios. Cráneo con occipital menos oblicuo que en otros gliptodontes, cresta occipital muy desarrollada y dirigida hacia atrás; parietales deprimidos y cresta sagital larga y elevada. Cara externa de los molariformes con un surco vertical en su último tercio.

ETIMOLOGÍA.— Anagrama de *Hoplophorus* LUND, 1839.

REFERENCIAS PARA URUGUAY:

Plohophorus

Kraglievich, 1931b: 38 [1940, III: 12]; 1932: 305-306, pl. XLVIII. / Castellanos, 1940: 98, 103. / Mones & Francis, 1973: 49. / Calcaterra, 1983: 7. / Cione *et al.*, 2000: 224. / Toriño & Perea, 2008b: 251; 2013: R32. / Darival Ferreira *et al.*, 2013: 226. / Tauber *et al.*, 2014: 606.

RESEÑA.— El género y especie *Plohophorus figuratus* fueron descritos por Ameghino (1887) sobre la base de un ejemplar procedente de la localidad de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires, Argentina), representado por un cráneo, varios huesos del endoesqueleto poscranenano, grandes fragmentos de coraza y uno de tubo caudal. Debido a la ornamentación de la coraza, Ameghino (*op. cit.*) originalmente consideró que el género presentaba caracteres intermediarios entre “*Hoplo-*

phorus” [actualmente en parte *Neosclerocalyptus*] y *Panochthus*.

En los años siguientes a esta descripción nuevos restos fueron asignados a la especie y nuevas especies fueron incluidas en el género, estas últimas en su mayoría determinadas sobre materiales fragmentarios, ya sea partes de corazas y placas sueltas, o tubos caudales en diferentes estados de conservación. Así, descontando las especies que en su momento estuvieron incluidas en el género y que hoy constituyen géneros diferentes, actualmente se reconocen ocho especies dentro de *Plohophorus*, a saber: *P. paranensis*, basada en fragmentos de corazas procedentes de las barrancas del río Paraná (Ameghino, 1891); otras tres basadas en tubos caudales únicos: *P. symmaturus*, *P. cuneiformis* y *P. coronatus* –las dos últimas representadas también por un ejemplar asignado, además del holotipo– procedentes de las barrancas de Monte Hermoso (Ameghino, 1895; Rovereto, 1914); y con las reservas del caso *P. paivai*, basada en un grupo de placas procedentes del Pleistoceno de Rio Pardo (Rio Grande do Sul, Brasil) y *P. yrigoyeni*, basada en un grupo de placas sueltas procedentes de las huayquerías de la provincia de Mendoza, ambas de validez y ubicación genérica un tanto incierta (Castellanos, 1947, 1957).

Finalmente, Zamorano & Scillato-Yané (2011) describen recientemente una nueva especie sobre la base de un fragmento de tubo caudal procedente de la localidad de Barranca de los Lobos (Mar del Plata, provincia de Buenos Aires), a la que denominan *P. barrancalobensis*.

Para Uruguay sólo se han citado dos pequeños fragmentos de coraza identificados como pertenecientes a *P. figuratus*. El primero de ellos es descrito y figurado por Kraglievich (1932), y el segundo apenas es mencionado por Castellanos (1940). No obstante, en la presente revisión se considera que este último no reúne cualidades suficientes para ser considerado como perteneciente al género en estudio (véase págs. 160-161).

OBSERVACIONES.– Descontando la reciente contribución de Zamorano & Scillato-Yané (*op. cit.*), la validez del género y sus especies no ha sido revisada en publicaciones recientes.

***Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887**

(Fig. 12)

***Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887**

Ameghino, 1887 [1916, V: 350-351]. *nov. gen. et nov. sp.*

TIPO.– Holotipo: MLP 16-153 (*sensu* Mones, 1986). Grandes trozos de coraza, parte del tubo caudal, cráneo y otros huesos del endoesqueleto. Barrancas de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires, Argentina). Montehermosense (Mioceno tardío - Plioceno temprano).

MATERIAL REFERIDO.– “Distintos ejemplares” aludidos por Ameghino (1889: 825), de igual procedencia. Sin mayores

especificaciones. MLP? MACN?

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo las descripciones de Ameghino (1887, 1888b, 1889)] Gliptodonte de talla similar a la de "*Hoplophorus*" [*Neosclerocalyptus*] *ornatus* (OWEN, 1845). Placas de la coraza con figura central sub-circular o sub-elíptica rodeada por dos filas completas de figuras periféricas irregulares a modo de pequeños tubérculos, más pequeñas y poligonales (la fila interna formada por 9 a 10 figuras, y la externa por 16 a 17). Todas las figuras con superficies aplanadas o ligeramente cóncavas, ásperas, con abundantes puntuaciones. Surcos angostos, profundos y llenos de perforaciones. Tubo caudal cónico-cilíndrico, casi puntiagudo, con hasta dos grandes figuras laterales. Ornamentación consistente en figuras centrales circulares o elípticas, siendo mayores y más elongadas (en el sentido longitudinal del tubo) hacia el extremo distal; rodeadas por una fila de figuras periféricas poligonales desiguales (triangulares, cuadriláteras, etc.), tendiendo a ser más abundantes hacia la región proximal. Todas las figuras del tubo de superficie convexa y separadas por surcos angostos con pequeñas perforaciones. Cráneo con occipital menos oblicuo que en "*Hoplophorus*" [*Neosclerocalyptus*], cresta occipital muy desarrollada y dirigida hacia atrás, con parietales deprimidos y cresta sagital larga y elevada. Molariformes superiores con surco perpendicular en la parte externa del último prisma.

ETIMOLOGÍA.— "figurado", presumiblemente en referencia a la ornamentación de la coraza.

REFERENCIAS PARA URUGUAY:

Plohophorus figuratus

Kraglievich, 1931b: 38 [1940, III: 12]; 1932: 305-306, Pl. XLVIII. / Castellanos, 1940: 98, 103. / Mones & Francis, 1973: 49. / Calcaterra, 1983: 7. / Cione *et al.*, 2000: 224. / Toriño & Perea, 2008b: 251.

MATERIAL REFERIDO.— **CFF s/n** (extraviado): Fragmento dorso-lateral de coraza, procedente de los arenales de Arazatí, margen izquierda del Arroyo Pereira (dpto. de San José), colectado por Alfredo Sollazo. Sin datos adicionales, procedencia estratigráfica incierta. Asignado a la especie por Kraglievich (1932).

DESCRIPCIÓN.— Según Kraglievich (*op. cit.*), el material correspondería a la región latero-dorsal de la coraza. Comprende dos placas completas y siete incompletas de entre 10 y 18 mm de espesor, bien soldadas y con una ornamentación que se asemeja bastante a la que ha sido descrita e ilustrada por Ameghino (1889) para la especie (Fig. 12). Cada placa está formada por una figura central circular o ligeramente elíptica, de superficie plana y de unos 15 mm de diámetro, rodeada por 2 o 3 filas de figuras periféricas subcirculares o poligonales, pero de contorno más bien difuso, de 3 a 7 mm de diámetro y de superficie levemente convexa, quedando en general apenas más elevadas que las figuras centrales (la primera fila estaría formada por 10 figuras y la segunda por aproximadamente 17). Estas figuras se encuentran delimitadas por depresiones bastante pronunciadas y le dan a la ornamentación un aspecto granular que recuerda, según Kraglievich (*op. cit.*), a la coraza de la especie *Panochthus intermedius* LYDEKKER, 1894. Todas las figuras presentan su superficie llena de numerosos pozos o puntuaciones.

La cara externa del material es ligeramente convexa y la interna cóncava. Esta última es de superficie lisa y en ella se ven tres o más perforaciones en el centro de cada placa, así como vestigios

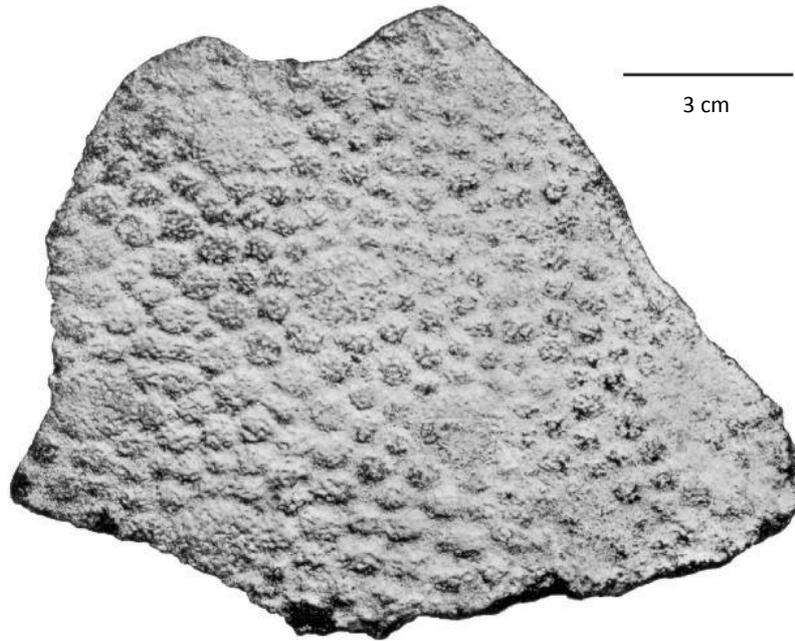


Figura 12. Fragmento de coraza asignado a *Plohophorus figuratus* por Kraglievich (1932) (CFF s/n, perdido; extraído de Kraglievich *op. cit.*). Escala aproximada.

de las suturas que las separan.

OBSERVACIONES.— Si bien la procedencia estratigráfica del ejemplar es desconocida, Kraglievich (1932) supuso una antigüedad terciaria para el mismo, probablemente basándose en la antigüedad de los materiales originales descritos por Ameghino.

De acuerdo a la fotografía publicada, la ornamentación de la pieza se asemeja a la observada en otros ejemplares asignados a la especie (ej: Ameghino, 1889; Lydekker, 1894).

A modo de nota, este ejemplar formaba parte de la antigua colección del Dr. Florentino Felippone, actualmente depositada en el Liceo N° 1 del Departamento de Paysandú. La falta de curaduría a través de los años ha llevado a que solo una parte de la colección se encuentre en este establecimiento, al tiempo que se desconoce el paradero de los demás materiales, incluyendo el de esta pieza.

***Parahoplophorus* CASTELLANOS, 1932**

***Hoplophorus* LUND, 1839**

Ameghino, 1883: 116 [1915, IV: 96-97].

***Lomaphorus* AMEGHINO, 1889**

Lydekker, 1894: 27. [*partim*]

***Sclerocalyptus* AMEGHINO, 1891**

Ameghino, 1895: 162 [1920, XI: 550-551].

***Parahoplophorus* CASTELLANOS, 1932**

Castellanos, 1932: 99. *nov. gen.*

ESPECIE TIPO.— *Hoplophorus paranensis* AMEGHINO, 1883.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.— Argentina: Pcia. de Entre Ríos, ?Fm. Ituzaingó (Huayqueriense - Mioceno Tardío), ?Fm. Andalhualá (Huayqueriense - Mioceno Tardío) (Cione *et al.*, 2000; Scillato-Yané *et al.*, 2013). Uruguay: Dpto. de San José. Sin datos adicionales.

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo las descripciones de Ameghino (1883, 1886, 1889)] Ornamentación similar a *Plophorus* AMEGHINO, 1887. Placas de la región central de la coraza con figura central circular relativamente grande, de superficie apenas convexa; figuras periféricas pequeñas y numerosas (de 12 a 13), de contornos poligonales a irregulares; surcos angostos. Placas de la región lateral de contorno rectangular, de superficie rugosa y casi lisa, cubierta por pequeñas puntuaciones; figura central elíptico-circular de superficie plana, ocupando casi todo el ancho de la placa, quedando 3 a 4 figuras periféricas en cada extremo; surcos angostos y profundos.

ETIMOLOGÍA.— Variante de *Hoplophorus* LUND, 1839.

REFERENCIAS PARA URUGUAY:

Parahoplophorus

Castellanos, 1940: 127, 129-130, 133 (fig. 30). / Calcaterra, 1983: 7. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Toriño & Perea, 2013: R32.

RESEÑA.— El género es creado por Castellanos (1932) empleando la especie “*Hoplophorus paranensis*”, descrita por Ameghino (1883) sobre la base de un fragmento de coraza procedente de las barrancas del río Paraná. Es de notar que en publicaciones posteriores, Ameghino redescubre la especie adicionando otros restos con la misma procedencia (Ameghino, 1886, 1889). Años más tarde el mismo autor refiere la especie al género “*Sclerocalyptus*”, bajo el rótulo de “*Sclerocalyptus (Hoplophorus antea) paranensis*” (Ameghino, 1895).

Con la propuesta de Castellanos (1932), presentada con más detalles en 1940, la especie pasa a constituir un género aparte, pues según este autor la misma presenta en la ornamentación de sus placas diferencias visibles con “*Sclerocalyptus*” [actualmente en parte *Neosclerocalyptus*], así como con *Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919, a la vez que muestra una mayor similitud con las especies del género *Plophorus*, lo que a juicio del autor justificaría su inclusión en un género nuevo

(Castellanos, 1940).

Las placas descritas por Ameghino presentan diámetros que oscilan entre 20 y 30 mm, y espesores de 10 a 12 mm, por lo que indican un gliptodonte de tamaño relativamente pequeño.

OBSERVACIONES.— Pese a la propuesta taxonómica de Hoffstetter (1958) en la que se incluye este género en la tribu “Plohophorini” (propuesta seguida por Paula Couto, 1979), McKenna & Bell (1997) lo refieren a la tribu “Hoplophorini”, aunque sin mayores detalles. Scillato-Yané *et al.* (2013) reparan en esta cuestión.

Es de notar que Zurita (2007a) y Scillato-Yané *et al.* (*op. cit.*) consideran que las descripciones dadas por Ameghino y Castellanos son ambíguas y no incluyen caracteres diagnósticos. Los últimos autores consideran a la especie como un *nomen dubium*.

Parahoplophorus paranensis* (AMEGHINO, 1883) CASTELLANOS, 1932 *nomen dubium

(Fig. 13)

***Hoplophorus paranensis* AMEGHINO, 1883**

Ameghino, 1883: 116 [1915, IV: 96-97]. *nov sp.*

***Lomaphorus paranensis*:**

Lydekker, 1894: 27. *nov. comb.* [*partim*]

***Sclerocalyptus paranensis*:**

Ameghino, 1895: 162 [1920, XI: 550-551]. *nov. comb.*

***Parahoplophorus paranensis*:**

Castellanos, 1932: 99. *nov. comb.*

TIPO.— Holotipo: **MACN? (-?)**. Fragmento de la región central de la coraza, parcialmente figurado por Ameghino (1889: Pl. LXIV, fig. 4). Barrancas del río Paraná (Pcia. de Entre Ríos, Argentina). Colectada por el Prof. Pedro Scalabrini. ?Fm. Ituzaingó (Huayqueriense - Mioceno Tardío) (Cione *et al.*, 2000; Scillato-Yané *et al.*, 2013). Calcotipo: **MLP M-118**.

MATERIAL REFERIDO.— Trozo lateral de coraza (MACN?) y placa suelta del centro (MACN?) descritos por Ameghino (1886, 1889), además de otros “nuevos restos” aludidos por este autor sin mayores especificaciones. Barrancas del río Paraná (Pcia. de Entre Ríos, Argentina). Colectados por el Prof. Pedro Scalabrini. ?Fm. Ituzaingó (Huayqueriense - Mioceno Tardío) (Cione *et al.*, 2000; Scillato-Yané *et al.*, 2013).

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— Los mismos del género, por monoespecificidad.

ETIMOLOGÍA.— Relativo a la ciudad de Paraná (Provincia de Entre Ríos, Argentina).

REFERENCIAS PARA URUGUAY:

Parahoplophorus paranensis

Castellanos, 1940: 127, 129-130, 133 (fig. 30). / Calcaterra, 1983: 7. / Toriño & Perea, 2008b: 251.

MATERIAL REFERIDO.— **MPAB 2904**: Fragmento de coraza formado por 5 placas. Barrancas de San Gregorio (Dpto. de San José).

Colectado rodado en la resaca de la playa por Alejandro Berro el 10 de agosto de 1932, procedencia estratigráfica incierta. ?Fm. Camacho (Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (?Montehermosense-?Ensenadense, Mioceno Tardío - Pleistoceno Medio). Asignado a la especie por Castellanos (1940).

DESCRIPCIÓN.— El ejemplar referido por Castellanos (1940) para Uruguay se trata de un pequeño fragmento de coraza formado por 5 placas soldadas. Según este autor, debido al contorno pentagonal de las placas, pertenecería a una región cercana al centro de la coraza. El diámetro máximo de estas placas es de alrededor de 40 mm y el mínimo de aproximadamente 30, con un espesor que varía entre 12 y 13 mm (Fig. 13).

La figura central de cada placa es elíptica y presenta su superficie suavemente deprimida en el centro. Las figuras periféricas alcanzan un número de 13 a 14 formando una fila completa alrededor de la figura central, pero a diferencia de las placas descritas por Ameghino, aparecen vestigios de una segunda fila incompleta en lo que Castellanos considera la parte anterior de cada placa. La superficie interna de las placas presenta varios orificios, con los mayores cerca del centro.

OBSERVACIONES.— Si bien la ornamentación externa muestra similitud con la observada en la ilustración publicada por Ameghino (1889: pl. LXIV (fig. 4)) —en materia de tamaño relativo de la figura central y periféricas, y número de estas últimas—, la naturaleza fragmentaria de este ejemplar dificulta la realización de comparaciones más precisas con otros taxones.



Figura 13. Fragmento de coraza asignado a *Parahoplophorus paranensis* por Castellanos (1940) (MPAB 2904).

***Stromaphoropsis* KRAGLIEVICH, 1932**

***Stromaphoropsis* KRAGLIEVICH, 1932**

Kraglievich, 1931b: 38. ***nomen nudum***.

Kraglievich, 1932: 281-282, 317, pls. XLVI-XLVII. ***nov. gen.*** [partim]

Cabrera, 1939: 26. / Castellanos, 1940: 5-8, 12, 34-56 (figs. 2-7), 172, 175. / Lambert, 1941: 72. / Cabrera, 1944: 20-21, 28. / Castellanos, 1945: 35, 38, 40 [partim]; 1949: 5-8 [partim]; 1951: 5 [partim]; 1954: 1-3, 9, 11-13, lám. I. [partim] / Harrington, 1956: 124. / Hoffstetter, 1958: 581. [partim] / Francis & Mones, 1965: 66, 70. [partim] / Mones, 1970: 1. / Mones & Francis, 1973: 50. [partim] / Mones, 1979: 12. [partim] / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 780, 784, 785. / Paula Couto, 1983: 41. / Fariña, 1983: 93. / Calcaterra, 1983: 6. [partim] / Perea *et al.*, 1985: 46, 50. / Mones, 1986: 240. / Patterson *et al.*, 1989: 3. / Aznárez, 1989: 36, 80. / Perea, 1993a: 4, 10, 13, 14, 16, 19, 21, 25, 26, 34, 52, 55-59, 60-64 [partim]; 1993b: 24; 1994: 19. / Perea *et al.*, 1994: 375, 376, 378-381 [partim]. / Mckenna & Bell, 1997: 89. / Perea, 1998: 15-16, 23. / Perea, 2003: 23. / Sprechmann *et al.*, 2000: 56, 62. / Perea & Martínez, 2004: 110. / Perea, 2005: 175-177, 179-182, 184-187. / Fernicola, 2005: 26-30, 114. / Rinderknecht, 2005: 10. / Rinderknecht, 2006: 345. / Bertoni-Machado & Fariña, 2006: 20-21. / Zurita, 2007a: 11, 19, 27, 64, 78, 199. / Zurita & Aramayo, 2007: 58 / Fernicola, 2008: 558, 574. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2011: 263. / Perea *et al.*, 2013: 190-191. / Toriño & Perea, 2013: R32.

ESPECIE TIPO.— *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.— Uruguay: Dpto. de San José. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío) (Perea, 1998; Sprechmann *et al.*; 2000; Perea & Martínez, 2004; Perea, 2005; Perea *et al.*; 2011, 2013).

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo parcialmente la descripción de Kraglievich (1932), y las descripciones de Castellanos (1940, 1954)] Ornamentación de la coraza similar a la de *Stromaphorus* CASTELLANOS, 1925, constituida por una gran figura central circular o subelíptica, de superficie lisa y con pequeñas puntuaciones (generalmente algo deprimida en su centro en las placas dorsales, y convexa y algo más elevada en las marginales), ocupando la mayor parte de la superficie de la placa. Figuras periféricas de contorno poligonal (cuadriláteras, pentagonales o hexagonales) o irregulares, de superficie plana o convexa, formando una fila anular en número de 14 a 18 alrededor de la figura central; presencia de una segunda —y eventualmente una tercera— fila incompleta mayormente visible en las zonas anterior y posterior de las placas. Surcos bien definidos, poco profundos, más amplios hacia la zona marginal, con pequeños orificios en sus intersecciones.

ETIMOLOGÍA.— Variante de *Stromaphorus* CASTELLANOS, 1925.

RESEÑA.— En la descripción original del género, Kraglievich (1932) incluye dos nuevas especies: *Stromaphoropsis scavinoi*, basada en varios restos pertenecientes a tres individuos, colectados en las barrancas de San Gregorio (dpto. de San José), incluyendo fragmentos de corazas y de anillos caudales, placas sueltas y algunos restos endoesqueléticos —además de un cuarto individuo representado por una mitad distal de tubo caudal, pero asignado por el autor con dudas a la misma especie—; y por otro lado “*Stromaphoropsis (Teisseiria) coloniensis*”, basada en un pequeño fragmento distal de tubo caudal colectado en la bahía de Colonia. Es de notar que en el caso de *S. scavinoi*, Kraglievich no asigna holotipo y paratipos en su descripción.

Años más tarde, Castellanos (1940) efectúa una revisión del género, seleccionando dos de los ejemplares de *S. scavinoi* estudiados por Kraglievich como “Typo” y “Paratipo” de la especie, respectivamente, y utilizando los otros dos para crear dos nuevas especies incluidas en otros géneros (véase *Pseudoplohophorus berroi*, págs. 75-78; y *Pseudoplohophorus gracilis* NOV. COMB., págs. 109-114). En cuanto a la otra especie descrita por Kraglievich, Castellanos (*op. cit.*) eleva el sugénero a nivel de género, resultando en la combinación “*Teisseiria coloniensis*”.

Posteriormente, el mismo autor (Castellanos, 1954), asigna dos nuevas especies al género: “*Stromaphoropsis rebuffoi*” y “*Stromaphoropsis benvenutoi*”, basadas en dos ejemplares igualmente procedentes de las barrancas de San Gregorio, representados por grandes fragmentos de corazas, anillos y tubos caudales, junto a varios elementos endoesqueletales.

En la última revisión efectuada al género, Perea (2005) transfiere las últimas tres especies mencionadas al género *Pseudoplohophorus* (ver págs. 57-63), quedando *Stromaphoropsis* representado desde entonces únicamente por su especie tipo (*S. scavinoi*).

OBSERVACIONES.– Castellanos (1940) también incluye en el género a la especie “*Hoplophractus tapinocephalus*” CABRERA, 1939 (bajo la denominación de “*Stromaphoropsis tapinocephalus*”), del Huayqueriense (Mioceno Tardío) de la provincia de Buenos Aires (Argentina). No obstante, Cabrera (1944) rechaza esta combinación defendiendo la validez de su género *Hoplophractus* CABRERA, 1939. La postura de Castellanos no es sostenida en publicaciones posteriores, ni siquiera por el mismo autor (*e.g.* Castellanos, 1954). Vale notar que recientemente *Hoplophractus* ha sido considerado un sinónimo junior de *Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919 (Perea, 2005; Zurita, 2007a, b; Zurita & Aramayo, 2007), propuesta que no ha sido seguida por otros autores (Fericola, 2008; Fericola *et al.*, 2008; Porpino, 2009; Porpino *et al.*, 2010; Fericola & Porpino, 2012; Oliva *et al.*, 2014).

Por otra parte, es de notar que Castellanos (1940, 1949, 1954) refiere dos ejemplares más a la especie *S. scavinoi*, sin describirlos ni figurarlos.⁷ Posteriormente, entre las décadas de 1980 y 1990, una decena de ejemplares son asignados al género por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1985, 1994), aunque sin referirlos a ninguna especie en particular. En la presente contribución la totalidad de estos ejemplares es reasignada al género *Pseudoplohophorus* (véase págs. 117-123).

***Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932**

(Figs. 14-15; Tablas IV-V)

⁷ Es de notar que en su revisión de la especie el autor menciona a estos ejemplares en el ítem “paratipo”. No obstante, los mismos no forman parte de la descripción original de Kraglievich (*op. cit.*).

***Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932**

Kraglievich, 1931b: 38. *nomen nudum*.

Kraglievich, 1932: 281-282, 317, pls. XLVI-XLVII. *nov. gen. et nov. sp.* [partim].

Castellanos, 1940: 5-8, 34-56 (figs. 2-7), 175. / Lambert, 1941: 72. / Cabrera, 1944: 20, 28. / Castellanos, 1945: 35, 40; 1949: 6; 1951: 5; 1954: 1-4, 9, 11-13, láms. I, VI (fig. 15a). / Harrington, 1956: 124. / Francis & Mones, 1965: 66, 70. / Mones & Francis, 1973: 50. / Mones, 1979: 12. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 784, 785. / Paula Couto, 1983: 41. / Fariña, 1983: 93. / Calcaterra, 1983: 6. / Perea *et al.*, 1985: 50. / Mones, 1986: 240. / Aznárez, 1989: 80. / Perea, 1993a: 17, 27, 30, 34. / Perea *et al.*, 1994: 376. / Perea, 1998: 16. / Sprechmann *et al.*, 2000: 62. / Perea, 2005: 177, 179-181, 184, 185. / Zurita, 2007a: 11. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2011: 263. / Perea *et al.*, 2013: 190-191. / Toriño & Perea, 2013: R32.

***Stromaphoropsis scavinci* [sic.]:**

Aznárez, 1989: 36.

Tipos⁸.— Lectotipo (designado por Castellanos, 1940 como “typo”): **MPAB 2189/CC-MUFCA 1272** (mismo ejemplar). MPAB 2189: Lote de aproximadamente 40 placas sueltas de coraza. CC-MUFCA 1272 (ex MPAB 2189): Fragmento de coraza de la región posterior formado por aproximadamente 80 placas [reconstruido a partir de sus placas sueltas, parcialmente figuradas por Kraglievich (1932) y Castellanos (1940), y figurado como tal por Castellanos (1954)], placas sueltas, fragmento de maxilar con M7 y M8 derechos, y M6-M8 izquierdos. Los fragmentos de mandíbula y de costilla, una vértebra caudal e hipapófisis caudal pertenecientes al mismo individuo, mencionados en el catálogo de Alejandro Berro (pág. 85, MPAB) y por Castellanos (1940, 1949, 1954), no han sido encontrados en ninguna de las dos colecciones. Barrancas de San Gregorio, al E de la desembocadura del A° San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado *in situ* por Luciano Reyes en diciembre de 1930, donado a Alejandro Berro en enero de 1931. Fm. Camacho (Huayqueriense - Mioceno Tardío).

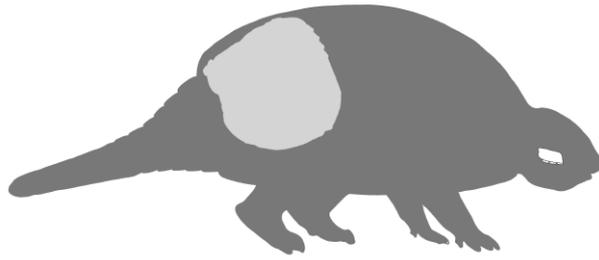
Paralectotipo (designado por Castellanos, 1940 como “paratipo”): **CC-MUFCA 1273** (ex MPAB 2314): Pequeño fragmento de coraza, placas sueltas, fragmento distal de húmero izquierdo, fragmento proximal de ulna izquierda, fragmento distal de ulna izquierda, fragmento de anillo caudal. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado *in situ* [excepto la porción distal de húmero izquierdo] por Alejandro Berro el 14/2/1931. Fm. Camacho (Huayqueriense - Mioceno Tardío).

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— Los mismos del género, por monoespecificidad.⁹

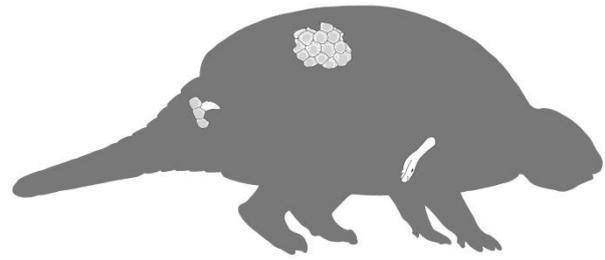
ETIMOLOGÍA.— Dedicada al Sr. Héctor Scavino de Mercedes, “entusiasta impulsor de los estudios paleontológicos en el país” (Kraglievich, 1932: 281).

⁸ Por tratarse este de un caso de designación subsecuente, se considera pertinente el uso de los términos “lectotipo” y “paralectotipo” (véase ICZN, 1999: Arts. 74.1, 74.5; Acosta, 2006).

⁹ Para la elaboración de este ítem (ver pág. anterior) se indican caracteres presentes en las sucesivas descripciones del lectotipo (Kraglievich, 1932; Castellanos, 1940, 1954), dado que en las últimas revisiones de la especie implícitamente se ha priorizado el uso de este por sobre el paralectotipo para establecer comparaciones con otros taxones (*e.g.* Perea, 1993a, 2005).



lectotipo (MPAB 2189/CC-MUFCA 1272)



paralectotipo (CC-MUFCA 1273), principales restos ¹⁰

DESCRIPCIÓN.— **LECTOTIPO.**— El fragmento de coraza está constituido por aproximadamente unas 80 placas (Fig. 14a). Las mismas presentan un diámetro máximo de 44 mm, y un espesor que oscila entre 13 y 16 mm, sugiriendo un gliptodonte relativamente pequeño. Las figuras centrales tienen un diámetro máximo aproximado de 24 mm, y las figuras periféricas de 7 a 8 mm. Una parte del ejemplar está constituido por placas de contornos pentagonales o hexagonales, sugiriendo una mayor proximidad a la región dorsal de la coraza; mientras que el resto está constituido por placas de contorno tendiente a cuadrangular, indicando una mayor proximidad con alguno de los bordes. Posicionando la pieza tal como se ilustra en la Fig. 14a, se observa que las placas del borde izquierdo presentan un menor desarrollo de las figuras periféricas tanto en tamaño como en cantidad, con la figura central ligeramente desplazada hacia la izquierda, indicando que este sector pueda corresponderse con el margen posterior de la coraza.

El fragmento de maxilar presenta molariformes pequeños y de una configuración relativamente simple, con longitudes antero-posteriores de entre 15 y 18 mm y longitudes transversales que van de 10,5 a 11,5 mm (Kraglievich, 1932; Castellanos, 1940, 1954) (Fig. 14b, Tabla IV).

PARALECTOTIPO.— Las placas que conforman el fragmento de coraza presentan un diámetro máximo aproximado de 30 mm y un espesor de 13 (Fig. 15a). Cada placa está constituida por una figura central aplanada de contorno circular, de 16 a 20 mm de diámetro, rodeada por una fila de 11 a 14 figuras periféricas subcirculares, todas de superficie finamente punteada.

El fragmento distal de húmero izquierdo comprende la articulación distal en buen estado de conservación y abarca hasta un poco más arriba del nudo deltoideo. Mide 17 cm de longitud, con un ancho de 42 mm a nivel de la articulación distal (Fig. 15b, Tabla V).

OBSERVACIONES.— **LECTOTIPO.**— En la descripción original de Kraglievich (*op. cit.*) y en la revisión realizada posteriormente por Castellanos (1940), la mayoría de las placas que integran el lectotipo se hallaban sueltas o unidas en grupos de dos o más. De ahí a que estos autores se limitaran a hacer

¹⁰ La ubicación de los fragmentos exoesqueletales es tentativa y a título ilustrativo.

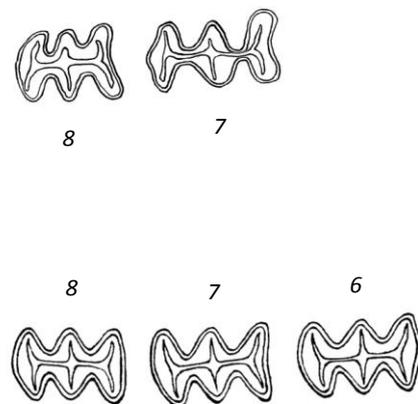
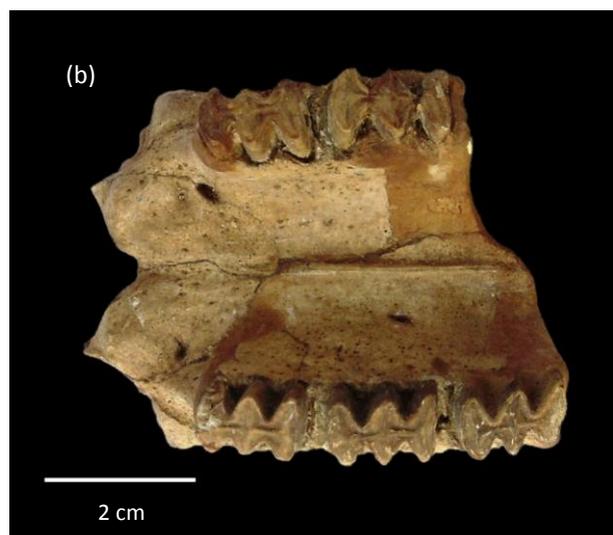
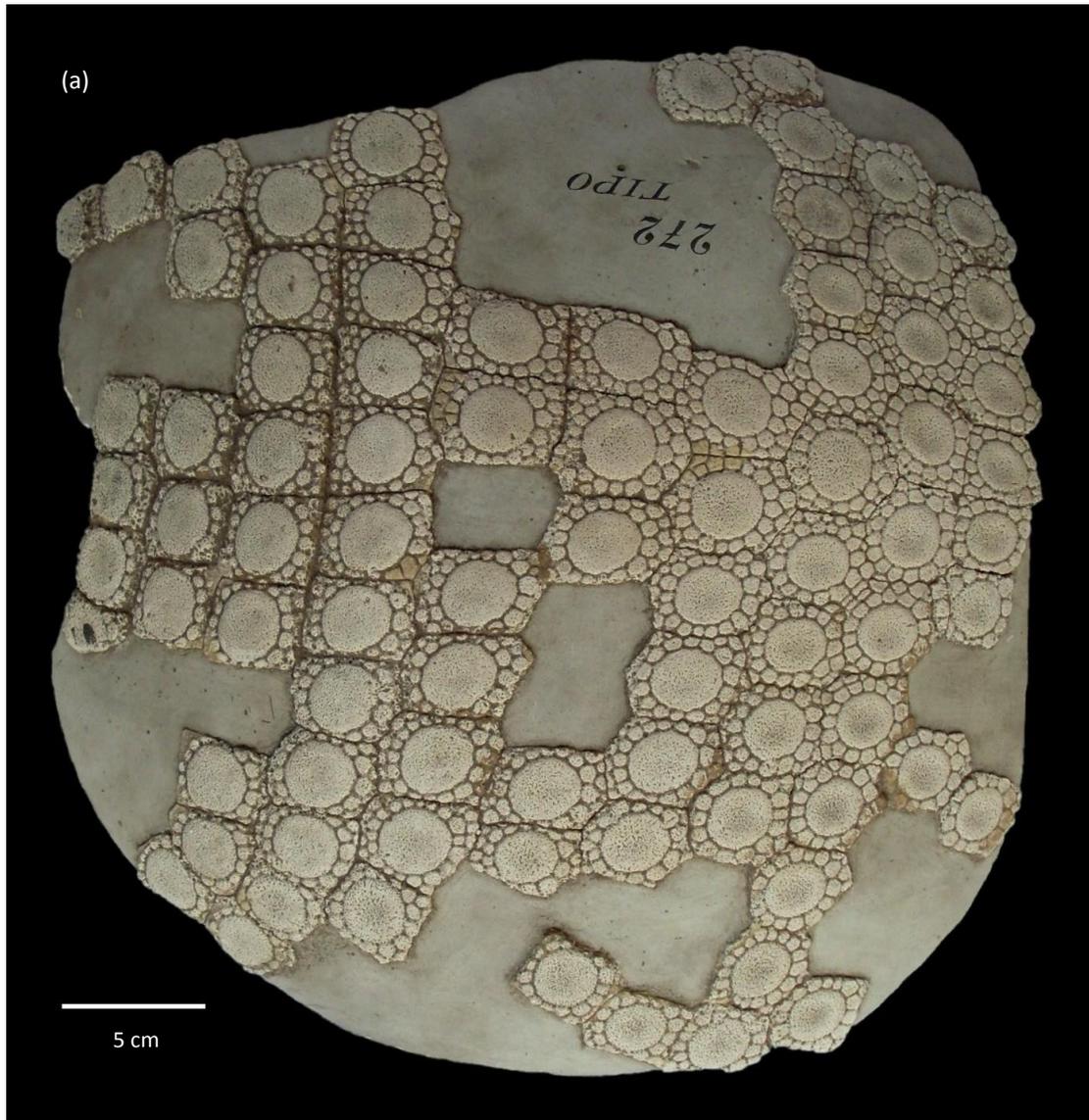


Figura 14. *Stromaphoropsis scavinoi*, lectotipo (CC-MUFCA 1272, ex MPAB 2189). (a) Fragmento de coraza de la región posterior. (b) Fragmento de maxilar en vista palatal e ilustración esquemática de la serie dentaria (ilustración de serie izquierda adaptada de Castellanos, 1954).

descripciones de algunas placas aisladas, que básicamente fueron clasificadas como “centrales” y “marginales”. No obstante, años más tarde Castellanos (1954) redescubre el ejemplar presentando la mayoría de estas placas unidas formando la correspondiente porción de coraza (Fig. 14a).

Por otra parte, es de notar que en las descripciones de Kraglievich (1932) y Castellanos (1940), el fragmento de maxilar del lectotipo es reconstruido y presentado como una porción de paladar con los últimos 5 molares del lado derecho (Kraglievich, 1932: Pl. XLVII; Castellanos, 1940: 45, fig. 5). Castellanos (*op. cit.*) realiza una detallada descripción de esta pieza, advirtiendo una pequeña dislocación en la alineación de la serie dentaria a nivel de los supuestos molariformes “6” y “7”, y un cambio brusco de la forma que adoptan los lóbulos proximales y distales a ese mismo nivel. Esta particularidad fue utilizada por el autor como argumento para distinguir la dentición de *Stromaphoropsis* de la de algunos de los géneros más primitivos de la familia (*Propalaeohoplophorus* AMEGHINO, 1887, *Asterostemma* AMEGHINO, 1889, *Cochlops* AMEGHINO, 1889, etc.), así como de algunas formas terminales (*Glyptodon*, *Panochthus* y “*Sclerocalyptus*”).

Años más tarde, el mismo autor advierte que este carácter se debía a un error de reconstrucción surgido de la incorrecta ubicación de una de las mitades de la pieza, y presenta una nueva reconstrucción, que es la que exhibe actualmente el ejemplar (Castellanos, 1954) (Fig. 14b). No obstante, a pesar de la notable diferencia que adquiere la configuración de la serie dentaria con respecto a su intervención anterior, es de notar que en esta nueva oportunidad el autor no hace una enmienda a los caracteres y conclusiones evolutivas basados en la dentición, a los que previamente había arribado utilizando la pieza erróneamente reconstruida; razón por la cual tales caracteres no son considerados para la elaboración del ítem “Posibles caracteres diagnósticos” del presente taxón.

Es de reconocer que la posibilidad de este error implícitamente ya había sido contemplada por el propio Castellanos (1940: 51), aunque en esa oportunidad el autor prefirió mantener el criterio de reconstrucción de Kraglievich (*op. cit.*).

La mayor parte de este ejemplar se encuentra en la ciudad de Rosario (Argentina) (CC-MUFCA 1272), mientras que un lote de aproximadamente 40 placas sueltas permanecen en su ubicación original en la ciudad de Mercedes (Uruguay) (MPAB 2189).

PARALECTOTIPO.— Cabe señalar que la ornamentación de las placas de este ejemplar presenta diferencias con la del fragmento de coraza del lectotipo; ya sea en la textura de la superficie de las placas, como en el número menor de figuras periféricas y ausencia de filas adicionales de estas. A pesar de ello, Castellanos (1940, 1949, 1954) continúa reconociendo la asignación del ejemplar a la especie *S. scavinoi*, manteniendo el criterio original de Kraglievich (*op. cit.*).

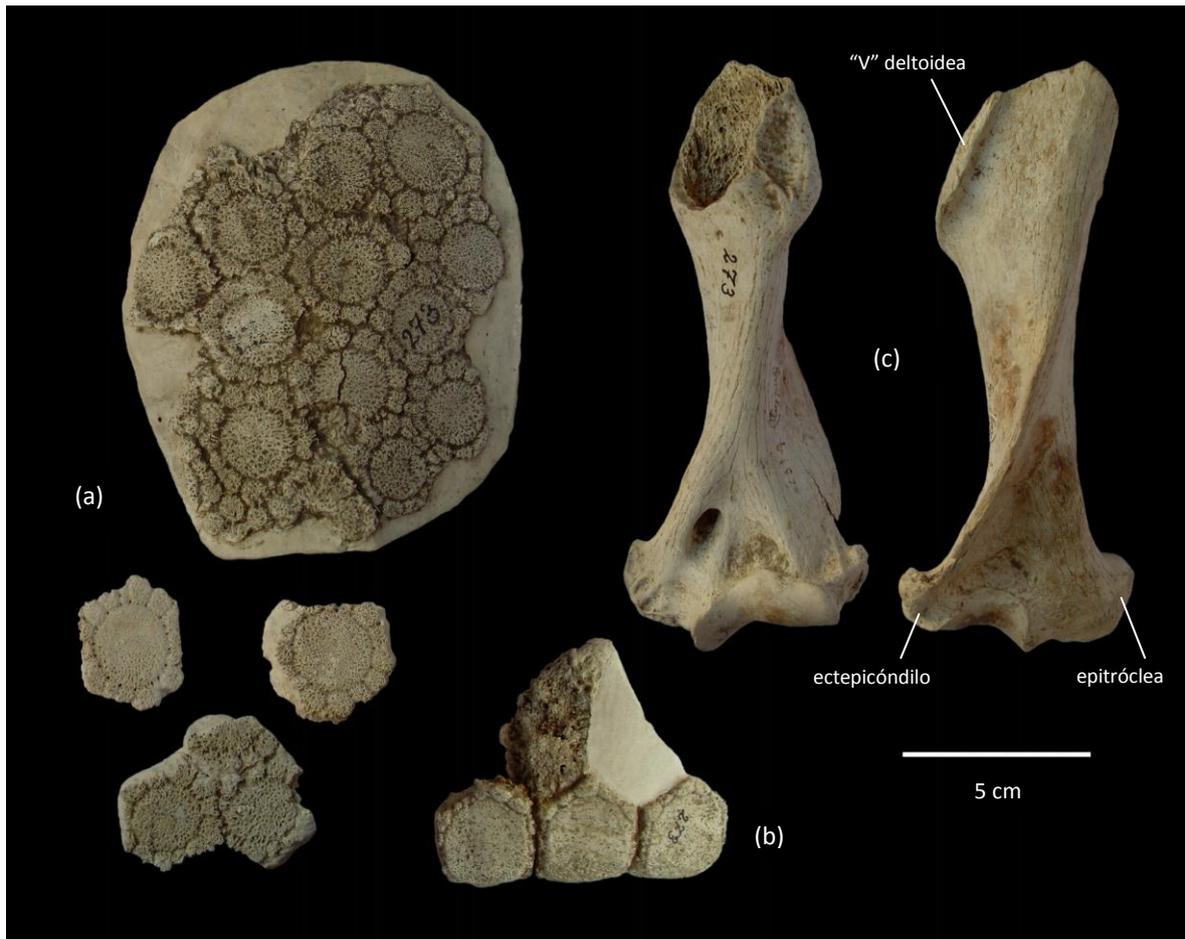


Figura 15. *Stromaphoropsis scavinoi*, paralectotipo (CC-MUFCA 1273, ex MPAB 2314). (a) fragmento de coraza y placas sueltas de la región dorsal, (b) fragmento de anillo caudal, (c) fragmento distal de húmero izquierdo en vista anterior (izquierda) y posterior (derecha).

El fragmento de húmero de este ejemplar es descrito por Kraglievich (*op. cit.*) como “derecho”; criterio seguido por Castellanos (1940, 1949, 1954). No obstante, el análisis comparativo realizado en la presente revisión indica que corresponde al lado izquierdo (posicionado en vista posterior presenta la epitróclea proyectada hacia la derecha del observador, mientras que el ectepicóndilo y la eminencia o “V” deltoidea se ubican hacia la izquierda, constituyendo este el lado externo del húmero; véase Fig. 15c a la derecha). Otro tanto acontece con la porción proximal de ulna que articula con el húmero, igualmente referida por Castellanos como “derecha”. Es de reconocer que en el catálogo original de Alejandro Berro (pág. 91, MPAB), el coleccionista indica “húmero izquierdo sin el caput”.

Resulta notoria la similitud existente del paralectotipo con otros ejemplares asignados al género *Pseudoplohophorus*, tanto a nivel de la ornamentación de la coraza (comparable a la observada en *P. benvenutii*, *P. rebuffoi* y *P. absolutus*, véase Figs. 24a-b, 27b-c, 33), como de la configuración del húmero (comparable en forma al de *P. rebuffoi*, aunque de menor tamaño, Fig. 26a).

La última revisión del género y especie es realizada por Perea (2005) quien reconoce su identidad en relación a otros géneros y especies endémicos afines.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Los ejemplares son referidos originalmente por Kraglievich (1932) y Castellanos (1940, 1949, 1954) al piso “Mesopotamiense” de la “formación Arauco-Entrerriana”. En publicaciones más recientes estos y otros materiales colectados *in situ* al pie de las barrancas de San Gregorio son asignados a la formación Camacho (Huayqueriense - Mioceno Tardío) (e.g. Perea, 1998; Sprechmann *et al.*; 2000; Perea, 2005; Perea *et al.*, 2011, 2013).

***Pseudoplohophorus* CASTELLANOS, 1926**

***Plohophorus* (?):**

Ameghino, 1889: 827-828, pl. XCI (fig. 2); 1895: 162 [1920, XI: 550-551].

***Plohophorus* AMEGHINO, 1887**

Ameghino, 1889: xiii; 1895 [1920, XI: 516-519, 584-585]. [*partim*] / Lydekker, 1894: 42. [*partim*] / Trouessart, 1898: 1132; 1904-1905: 809. [*partim*]

***Lomaphorus* AMEGHINO, 1889**

Lydekker, 1894: 13-14, 26. [*partim*]

***Palaehoplohophorus* AMEGHINO, 1883**

Ameghino, 1898: 214. [1921, XII: 660] *lapsus?* [*partim*]

***Pseudoplohophorus* CASTELLANOS, 1926**

Castellanos, 1926: 269. *nov. gen.*

Castellanos, 1928: 113, 123, 125. / Kraglievich, 1931b: 38. / Kraglievich *in* Castellanos, 1932a: 6 (1941, III: 879). / Kraglievich, 1932: 317. / Castellanos, 1932b: 98; 1935, 1: 5-15 (figs. 1-11); 1935, 2: 7-14 (figs. 12-13, 15-19). / Cabrera, 1939: 21, 26. / Castellanos, 1940: 5-8, 10, 12, 106, 122, 130-172 (figs. 31-49), 176, 180, 190, 198, 209, 239, 245. / Méndez-Alzola, 1944b: 245 (fig. 41). / Castellanos, 1945: 38, 39, 41. / Méndez-Alzola, 1949b: 54. / Castellanos, 1949: 7-10. / Oliveras *et al.*, 1949: 57. / Castellanos, 1957: 11. / Hoffstetter, 1958: 581-582. / Mones, 1970: 1-9 (lám. 1). / Mones & Francis, 1973: 51-52. / Mones, 1974: 71; 1979: 12, 18. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 780, 785-789, 792-793 (figs. 3-5). / Calcaterra, 1983: 6. / Mones, 1986: 239. / Aznárez, 1989: 35, 80. / Perea, 1993a: 23, 25-27, 60-61; 1993b: 24. / Perea *et al.*, 1994: 378, 381. / Mckenna & Bell, 1997: 89. / Perea, 1998: 16. / Sprechmann *et al.*, 2000: 56. / Perea, 2003: 23. / Perea & Martínez, 2004: 110, 112, 113, 404-405 (Lám. X). / Perea, 2005: 175-190. / *Fernicola*, 2005: vi, 3, 16, 26, 28-30, 35, 38 (Fig. 11), 40, 49, 55, 64, 67, 69-70, 74-77, 79, 82-89, 92-93, 95, 98, 102-103, 105, 111, 114, 117, 119, 132, 134. / Rinderknecht, 2005: 10; 2006: 345. / Zurita, 2007a: 11, 19, 62, 111, 129, 280. / *Fernicola*, 2008: 553, 556, 558-560, 564, 565, 567, 568, 571, 573-574. / *Fernicola et al.*, 2008: 83-84. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Toriño *et al.*, 2008a: 252; 2008b: 74. / Porpino, 2009: 27, 103, 117, 167, 169, 176, 180. / Tejada *et al.*, 2009: 362. / Porpino *et al.*, 2010: 919, 923, 927. / Perea *et al.*, 2011: 259, 263, 276-277 (lám. VI b, c). / *Fernicola* & Porpino, 2012: 181-182. / Zamorano, 2012: 32, 34, 178, 179, 182-185, 189, 222, 227. / Perea *et al.*, 2013: 189-192. / Toriño & Perea, 2013: R32. / Perea *et al.*, 2013: 189-192 (Fig. 3). / Zamorano & Brandoni, 2013: 442, 443, 445, 449, 451. / Zamorano *et al.*, 2014: 35. / Tambusso & Fariña,

2015a: 1-5, 7, 9, 11-13.

***Pseudohoplophorus* [sic.]:**

Castellanos, 1926: 273; 1940: 125. / *Fernicola*, 2001: 7-10 (Fig. 3-5), 12. / *Perea*, 2003: 23. / *Fernicola*, 2005: 18-21 (Figs. 4-6), 22. / *Porpino*, 2009: 141, 150, 185. / Zamorano *et al.*, 2015: 5.

***Hoplophorus* LUND, 1839**

Teisseire, 1928: 41, 100, 147 (lám. XI (fig. 5 a y b)). [*partim*]

***Teisseireia*:**

Kraglievich, 1931b: 38, ***nomen nudum***.

Castellanos, 1949: 7-9 [*partim*] ***emendatio illegitima pro Teisseiria*** KRAGLIEVICH, 1932. / Castellanos, 1951: 5; 1954: 1.

?*Stromaphoropsis*:

Kraglievich, 1932: 283-285 (2 figs.), pl. XLIX. **nov. gen.** [*partim*]

***Stromaphoropsis (Teisseiria)* KRAGLIEVICH, 1932**

Kraglievich, 1932: 306-308, 317, pl. LIV. **nov. gen. et nov. subgen.**

Olazarri *et al.*, 1970: 11.

***Pseudoplophorus* [sic.]:**

Castellanos, 1940: 129; 1945: 38. / Mones & Francis, 1973: 51.

***Pseudoplophorus* [sic.]:**

Castellanos, 1940: 130.

***Teisseiria* KRAGLIEVICH, 1932 (*nom. transl.* CASTELLANOS, 1940)**

Castellanos, 1940: 5, 8, 12, 172, 175-232 (figs. 53-70) **nov. stat.**

Cabrera, 1944: 28-29. / Méndez Alzola, 1944b: 245 (fig. 41). / Castellanos, 1945: 38-42. / Méndez-Alzola: 1949b: 54. / Hoffstetter, 1958: 582. / Mones, 1970: 2. / Mones & Francis, 1973: 52. / Mones, 1979: 12. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 785, 786-789, 792-793 (figs. 3-5); 1983: 93. / Calcaterra, 1983: 6. / Mones, 1986: 240. / Verde & Perea, 1992. / Perea, 1993a: 26, 64. / McKenna & Bell, 1997: 90. / Perea, 1998: 16; 2005: 177. / *Fernicola*, 2005: 26, 28-30, 114. / Toriño *et al.*, 2008a: 252.

***Pseudo Hopliophurus* [sic.]:**

Aznárez, 1945: 87.

***Stromaphoropsis* KRAGLIEVICH, 1932 [*nec S. scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932 (*partim*)]**

Kraglievich, 1932: 281-282, pls. XLVI-XLVIII. **nov. gen.** [*partim*]

Castellanos, 1949: 8-48, Figs. 1-15; 1951: 5; 1954: 1-23, láms II-IX. / Hoffstetter, 1958: 581. / Mones & Francis, 1973: 50. / Mones, 1974: 71. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 780, 785-787, 789, 792-793 (figs. 3-5). / Paula Couto, 1983: 41. / Calcaterra, 1983: 6. / Mones, 1986: 240. / Aznárez, 1989: 36. / Perea, 1993a: 10, 13-29, 34, 38, 52-55, 58-61, 63, 64, 85 (Tabla II), 97 (Fig. 1), 99-113 (Figs. 3-21), 126-139 (figs. 45-56, cuadros I y II); 1993b: 24; 1994: 19-20 (Fig. 1). / Perea *et al.*, 1994: 376, 378, 380-382, 388 (Fig. 3: a-b). / Perea, 1998: 16. / Sprechmann *et al.*, 2000: 56, 62. / Perea & Martínez, 2004: 110. / Zurita, 2007a: 11, 19, 199, 281.

***Berthawyleiria* CASTELLANOS, 1940 NUEVA SINONIMIA**

Castellanos, 1940: 5-8, 12, 57-89, 99 (figs. 8-19). **nov. gen.**

Cabrera, 1944: 20. / Méndez Alzola, 1944b: 244 (fig. 40 (1)). / Castellanos, 1945: 35; 1948a: 22; 1949: 6-9; 1954: 1. / Hoffstetter, 1958: 581. / Mones & Francis, 1973: 50-51. / Mones, 1974: 71. / Roselli, 1976: 164-165 (Fig.30(17)). / Mones, 1979: 12. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 780, 785-789, 792-793 (figs. 3-5). /

Mones, 1986: 234. / Perea, 1993a: 34. / Perea *et al.*, 1994: 376. / Mckenna & Bell, 1997: 88. / Perea, 1998: 16. / Sprechmann *et al.*, 2000: 62. / Cione *et al.*, 2000: 206. / Perea, 2005: 185, 187. / *Fernicola*, 2005: 26, 28, 30, 114. / *Zurita*, 2007a: 10. / *Fernicola*, 2008: 558, 574. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2011: 263; 2013: 190-191. / Toriño & Perea, 2013: R32. / Scillato-Yané *et al.*, 2013: 120, 125, 134.

Berthawileria [sic.]:

Francis & Mones, 1965: 70. / Calcaterra, 1983: 6. / Cione *et al.*, 2000: 224 (tabla 3). / Bostelmann *et al.*, 2010: 74.

Caudaphorus FARIÑA, 1981

Fariña, 1981: 784-789, 792-793 (figs. 3-5) **nov. gen.**

Fariña, 1983: 93-94. / Mones, 1986: 234. / Perea, 1993a: 26. / Perea *et al.*, 1994: 378. / Mckenna & Bell, 1997: 88. / *Fernicola*, 2005: 30.

Asymetrura FARIÑA, 1981 **NUEVA SINONIMIA**

Fariña, 1981: 780-784, 786-789, 791-793 (figs. 2-5). **nov. gen.**

Mones, 1986: 234. / Perea, 1993a: 26. / Perea *et al.*, 1994: 378. / Mckenna & Bell, 1997: 88. / *Fernicola*, 2005: 30, 114; 2008: 574. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Toriño & Perea, 2013: R32.

Tesisseiria [sic]

Mones, 1986: 240.

Berthaweyleria [sic.]:

Fernicola, 2005: 29.

Asymetrura [sic.]:

Perea *et al.*, 2011: 263.

ESPECIE TIPO.— *Plohophorus orientalis* AMEGHINO, 1889

OTRAS ESPECIES.— *Pseudoplohophorus francisi* MONES, 1970; *Pseudoplohophorus coloniensis* (KRAGLIEVICH, 1932) PEREA, 2005; *Pseudoplohophorus berroi* (CASTELLANOS, 1940) PEREA, 2005; *Pseudoplohophorus benventii* (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005; *Pseudoplohophorus rebuffoi* (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005; *Pseudoplohophorus absolutus* PEREA, 2005; *Pseudoplohophorus compressus* (CASTELLANOS, 1940) **NOV. COMB.**; *Pseudoplohophorus uncinatus* (CASTELLANOS, 1940) **NOV. COMB.**; *Pseudoplohophorus gracilis* (CASTELLANOS, 1940) **NOV. COMB.**; *Pseudoplohophorus orientalis* (FARIÑA, 1981 *non* AMEGHINO, 1889) **NOV. COMB.**

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.— Uruguay: Dptos. de Paysandú (?), San José y Colonia. Fm. Camacho (Huayqueriense - Mioceno Tardío), ?Fm. Raigón (Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío - Pleistoceno Medio).

DIAGNOSIS.— [*sensu* Perea (2005)] Tamaño intermedio entre *Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919 y *Stromaphorus* CASTELLANOS, 1926 y similar a *Stromaphoropsis* KRAGLIEVICH, 1932 y a *Plohophorus* AMEGHINO, 1887. Cráneo robusto, con arcos cigomáticos abiertos y muy elevados, *tuberculum lacrimae* menos acentuado que en *Plohophorus* y *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus* CABRERA, 1939) y bordes alveolares muy divergentes desde el límite M4-M5 hacia delante y atrás. Cóndilos occipitales sobresalientes. Ramas maxilares del arco cigomático muy robustas. Apófisis paraoccipitales y constricción entre la base del arco cigomático y las apófisis mastoideas muy poco notorias. Ornamentación de las placas de la coraza dorsal de relieve acentuado al igual que *Stromaphoropsis*, *Stromaphorus* CASTELLANOS, 1925 y *Phlyctaenopyga* CABRERA, 1944; placas de las regiones lateral media y posterior subrectangulares y con dos hileras de figuras periféricas anteriores; placas de la región lumbar subpentagonales o subhexagonales con una sola fila de figuras periféricas, siempre en número total de 11 o más y muy pequeñas en relación a la figura central. Tubeo caudal con figuras periféricas de las placas muy estrechas transversalmente y a veces total o parcialmente sustituidas por grandes poros al igual que *Coscinocercus* CABRERA, 1939.

ETIMOLOGÍA.— Del latín *pseudo* ("falso"), y *Plohophorus*, género descrito por Ameghino (1887).

RESEÑA.— El género es creado por Castellanos (1926) empleando la especie “*Plohophorus orientalis*”, descrita por Ameghino (1889) sobre un fragmento de tubo caudal procedente de Uruguay (sin datos adicionales), actualmente extraviado.¹¹

Posteriormente, el mismo autor asigna a la especie un tubo caudal completo, también procedente de Uruguay (Castellanos, 1935). Años más tarde, Mones (1970) describe una nueva especie para el género, sobre la base de un fragmento distal de tubo caudal procedente de las barrancas de San Gregorio, a la que denomina *Pseudoplohophorus francisi*. Finalmente, en la última revisión efectuada al género, Perea (2005) asigna 5 especies, a saber:

P. coloniensis y *P. berroi*, ambas incluidas previamente en el género *Teisseiria* KRAGLIEVICH, 1932, y basadas en dos fragmentos distales de tubos caudales procedentes del departamento de Colonia y San José, respectivamente. *P. benvenutii* y *P. rebuffoi*, ambas descritas por Castellanos (1954) originalmente para el género *Stromaphoropsis* y basadas en dos ejemplares representados por fragmentos de coraza, tubo caudal, parte del escudo cefálico y varios elementos endoesqueléticos, procedentes de las costas del departamento de San José. Y finalmente *P. absolutus*, una nueva especie basada en el ejemplar más completo asignado al género y a la tribu en el país, igualmente procedente de las costas del departamento de San José.

OBSERVACIONES.— CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— Atendiendo a los análisis cualitativos y cuantitativos efectuados en la presente contribución, se propone a los géneros *Berthawyeria* CASTELLANOS, 1940 y *Asymmetrura* FARIÑA, 1981 como sinónimos junior de *Pseudoplohophorus*. En este sentido, se considera que tanto los eventuales caracteres diagnósticos que se pueden extraer de las descripciones de Castellanos (1940) para el primer caso, como los propuestos por Fariña (1981) para el segundo, bien pueden caer dentro de los rangos de variabilidad reconocidos por Perea (2005) para el exoesqueleto de *Pseudoplohophorus*. Así, tal como se detalla más adelante, la sinonimización de los referidos géneros con este último conlleva la inclusión de las especies *P. uncinatus* NOV. COMB., *P. gracilis* NOV. COMB. y *P. orientalis* (non AMEGHINO) NOV. COMB. A estas se suma *P. compressus* NOV. COMB. (previamente asignada a “*Teisseiria*” KRAGLIEVICH, 1932), cuya ubicación genérica permanecía incierta desde la propuesta de Perea (2005).

¹¹ La propuesta del autor se reduce a la siguiente mención, citada de su obra: “*Perforaciones semejantes* [se refiere a las del tubo caudal de *Palaeoplohophorus* AMEGHINO, 1883] *se observan en el tubo caudal del Pseudoplohophorus* n. gen. *orientalis* (Amegh.) (antea *Plohophorus?* *orientalis* Amegh.)” Seguida de una nota al pie: “*Como Ameghino ya lo suponía [...] considero que el fragmento de tubo caudal de esta especie pertenece a un género distinto de Plohophorus del hermosense; las consideraciones en que fundo esta opinión las expondré en un trabajo próximo a publicarse: “A propósito de los géneros Plohophorus, Nopachthus [sic.] y Panochthus.”*”

Es de notar que por tratarse este de un caso anterior a 1931, el simple hecho de indicar una especie válida en combinación con un nuevo nombre genérico ya es suficiente para que este último adquiera su status (disponibilidad por indicación; véase ICZN, 1999: Art. 12.2.5).

Nuevos sinónimos junior propuestos:

***Berthawyleria* CASTELLANOS, 1940 NUEVA SINONIMIA**

***Stromaphoropsis* KRAGLIEVICH, 1932**

Kraglievich, 1932: 281-282, pls. XLVI-XLVIII. *nov. gen.* [*partim*]

***Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919**

Castellanos, 1937: 34; 1940: 271.

***Berthawyleria* CASTELLANOS, 1940**

Castellanos, 1940: 5-8, 12, 57-89, 99 (figs. 8-19). *nov. gen.*

Cabrera, 1944: 20. / Méndez Alzola, 1944b: 244 (fig. 40 (1)). / Castellanos, 1945: 35; 1948a: 22; 1949: 6-9; 1954: 1. / Hoffstetter, 1958: 581. / Mones & Francis, 1973: 50-51. / Mones, 1974: 71. / Roselli, 1976: 164-165 (Fig.30(17)). / Mones, 1979: 12. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 780, 785-789, 792-793 (figs. 3-5). / Mones, 1986: 234. / Perea, 1993a: 34. / Perea *et al.*, 1994: 376. / Mckenna & Bell, 1997: 88. / Perea, 1998: 16. / Sprechmann *et al.*, 2000: 62. / Cione *et al.*, 2000: 206. / Perea, 2005: 185, 187. / *Fernicola*, 2005: 26, 28, 30, 114. / *Zurita*, 2007a: 10. / *Fernicola*, 2008: 558, 574. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2011: 263; 2013: 190-191. / Toriño & Perea, 2013: R32. / Scillato-Yané *et al.*, 2013: 120, 125, 134.

***Berthawyleria* [*sic.*]:**

Francis & Mones, 1965: 70. / Calcaterra, 1983: 6. / Cione *et al.*, 2000: 224 (tabla 3). / Bostelmann *et al.*, 2010: 74.

***Berthawewyleria* [*sic.*]:**

Fernicola, 2005: 29.

ESPECIE TIPO.— *Berthawyleria uncinata* CASTELLANOS, 1940.

OTRAS ESPECIES.— *Berthawyleria gracilis* CASTELLANOS, 1940.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.— Uruguay. Formación Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) y ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo la descripción de Castellanos (1940)] Región posterior de la coraza, anillos caudales y parte distal del tubo caudal similares a *Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919. Tubo caudal pequeño, delgado y ligeramente curvado hacia arriba en su porción terminal, presentando la cara dorsal algo aplanada y la ventral convexa; ornamentación del tubo constituida por al menos 3 pares de placas laterales de contorno elíptico-ovalado, de superficie finamente punteada y rodeadas por una fila de pequeñas figuras periféricas. Figuras periféricas de contornos triangulares, cuadrangulares o pentagonales, más pequeñas que en *Eosclerocalyptus*, especialmente en la cara dorsal, o reducidas a pequeños listones óseos en algunos sectores. Todas las figuras del tubo separadas por surcos con pequeñas perforaciones en sus intersecciones. Ornamentación externa de las placas de la región póstero-lateral de la coraza consistente en una figura central circular u ovalada ocupando el centro o la mayor parte de la placa, rodeada por una fila por lo general completa de 10 a 13 figuras periféricas de formas poligonales, o reducidas a pequeños tubérculos en contacto con homólogos en placas adyacentes. Eventual presencia de una hilera de 3 a 5 figuras adicionales en los ángulos anteriores de las placas. Anillos caudales con ornamentación similar a la coraza (excepto en la zona de imbricación).

ETIMOLOGÍA.— Dedicado a Bertha Wyler, esposa y colaboradora del autor.

RESEÑA.— El género y sus dos especies son descritos por Castellanos (1940) sobre una serie de ejemplares procedentes de las costas del departamento de San José, constituidos por fragmentos de coraza, placas sueltas, fragmentos de anillos caudales, y un fragmento distal de tubo caudal. Este último es utilizado por el autor como holotipo de la especie "*Berthawyleeria*" *uncinata*, mientras que los demás restos constituyen la base de la especie "*B.* *gracilis* (véase págs. 109-114). Entre estos últimos el autor incluye uno de los ejemplares integrantes de la serie típica original de la especie *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932 (véase págs. 52-57).

Es de notar que la práctica de reunir restos exoesqueletales de diferente posicionamiento anatómico —correspondientes a diferentes individuos— en un único y nuevo género, es justificada por el autor bajo el argumento de que la totalidad del material estudiado presenta igual grado de similitud con el género argentino *Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919.

En años posteriores, Castellanos (1948a) y Roselli (1976) asignan al género dos placas aisladas colectadas en las proximidades de las localidades de Punta Gorda y Nueva Palmira (departamento de Colonia), referibles a la Formación Fray Bentos (piso/edad Deseadense, Oligoceno Tardío; Perea *et al.*, 2011).

Más recientemente, Cione *et al.* (2000) y Scillato-Yané *et al.* (2013) citan la presencia del género para la Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío) de la Provincia de Entre Ríos (Argentina). No obstante esta cita constituye apenas una mención realizada sobre la base de placas aisladas identificadas bajo el rótulo de "*Berthawyleeria* sp." (Scillato-Yané *et al.*, *op. cit.*). La ausencia de datos adicionales (descripciones, ilustraciones, indicación de repositorio) ha impedido la localización de estos ejemplares.

OBSERVACIONES.— Si bien el género es incluido dentro de los "Plohophorini" por Hoffstetter (1958), propuesta que es seguida por Paula Couto (1979), es de reconocer que en tiempos más recientes algunos autores (*e.g.* Cione *et al.*, 2000; Zurita, 2007a; Scillato-Yané *et al.*, 2013) mencionan al mismo dentro de los "Hoplophorini", siguiendo el esquema clasificatorio propuesto por McKenna & Bell (1997). Dado que esta última propuesta carece de justificaciones, en el presente trabajo se mantuvo el criterio original de Hoffstetter (*op. cit.*).

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— Es de notar que Zurita (2007a) considera que la descripción dada por Castellanos (1940) para el presente género y sus especies no contiene prácticamente ningún carácter diagnóstico válido. Por otra parte, el análisis cualitativo efectuado en la presente contribución no arrojó la presencia de eventuales caracteres diagnósticos exoesqueletales capaces de diferenciar a las especies que integran este género de otras incluidas en *Pseudoplohophorus*.

En cuanto a las dos placas aisladas referidas a "*Berthawyleeria* sp." (asignables a la Formación Fray

Bentos), las mismas se encuentran actualmente extraviadas. De una de ellas no existe ningún dato disponible en la bibliografía, por lo que su cita constituye apenas una mención. De la otra se dispone de una ilustración y una breve descripción realizadas por Roselli (1976). En la presente contribución se considera que la naturaleza fragmentaria de este último ejemplar y la escasa información asociada impiden su clasificación a nivel genérico (véase págs. 161-162).

***Asymmetrura* FARIÑA, 1981 NUEVA SINONIMIA**

***Asymmetrura* FARIÑA, 1981**

Fariña, 1981: 780-784, 786-789, 791-793 (figs. 2-5). *nov. gen.*

Mones, 1986: 234. / Perea, 1993a: 26. / Perea *et al.*, 1994: 378. / Mckenna & Bell, 1997: 88. / *Fernicola*, 2005: 30, 114; 2008: 574. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Toriño & Perea, 2013: R32.

***Asymmetrura* [sic.]:**

Perea *et al.*, 2011: 263.

ESPECIE TIPO.— *Asymmetrura orientalis* FARIÑA, 1981

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.— Uruguay. Procedencia estratigráfica incierta. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

DIAGNOSIS.— (*sensu* Fariña, 1981) Tubo caudal de tamaño mediano, cilindro-cónico, algo deprimido y ligeramente curvado hacia arriba en su extremo distal; ápex asimétrico y algo agudo; figuras laterales en su mayoría convexas, en número de 4 derechas y 3 izquierdas; con figura posterior dorsal y posterior ventral; elevado número de figuras centrales, tanto dorsales como ventrales; con plaquitas y perforaciones periféricas alternantes, predominando éstas en la norma dorsal, sobre todo en su extremo distal.

ETIMOLOGÍA.— Del griego latinizado *asymmetron* (“asimétrico”) y *ura* (“cola”).

RESEÑA.— El género comprende una única especie, “*Asymmetrura orientalis*”, descrita por Fariña (1981) sobre un tubo caudal en regular estado de conservación.

OBSERVACIONES.— CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— Tal como se indica más adelante (págs. 114-116), más allá de una marcada asimetría, el tubo caudal que tipifica a la especie no ofrece caracteres distintivos de otros tubos previamente asignados a *Pseudoplohophorus*.

A modo de nota, Mckenna & Bell (1997) refieren al género a la subfamilia “Hopliphorinae”, pero a ninguna tribu en particular.

***Pseudoplohophorus orientalis* (AMEGHINO, 1889) CASTELLANOS, 1926**

(Figs. 16-18, Tabla VIII)

***Plohophorus (?) orientalis* AMEGHINO, 1889**

Ameghino, 1889: 141-142, 827-828, pl. XCI (fig. 2). *nov. sp.*

Ameghino, 1895: 162 [1920, XI: 516-519, 550-551, 584-585].

***Plohophorus orientalis*:**

Lydekker, 1894: 42. / Trouessart, 1898: 1132; 1904-1905: 809. / Paula Couto, 1983: 42.

[*Lomaphorus*] *orientalis*:

Lydekker, 1894: 26.

***Palaehoplohophorus orientalis*:**

Ameghino, 1898: 214 [1921, XII: 660]. *nov. comb. ¿lapsus?*

***Pseudoplohophorus orientalis*:**

Castellanos, 1926: 269. *nov. comb.*

Castellanos, 1928: 113, 125. / Kraglievich, 1931b: 38 [1941, III: 12]. / Kraglievich *in* Castellanos, 1932a: 6 [1941, III: 879]. / Kraglievich, 1932: 317. / Castellanos, 1932b: 98; 1935, 1: 5-15 (figs. 1-11); 1935, 2: 7-14 (figs. 12-13, 15-19); 1940: 5-8, 12, 130-172 (figs. 31-49). / Méndez-Alzola, 1944b: 245 (fig. 41 (2)). / Castellanos, 1945: 39. / Méndez-Alzola, 1949b: 54. / Castellanos, 1949: 9. / Oliveras *et al.*, 1949: 57. / Castellanos, 1957: 11. / Mones, 1970: 2, 6-9. / Mones & Francis, 1973: 51-52. / Mones, 1974: 71; 1979: 18. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 780, 786-788, 792-793 (figs. 3-5). / Calcaterra, 1983: 6. / Mones, 1986: 239. / Aznárez, 1989: 35, 80. / Perea, 1993a: 23, 25. / Perea *et al.*, 1994: 378. / Perea, 1998: 16; 2005: 177, 179, 182, 184, 186-187. / Fernicola, 2005: 111. / Fernicola, 2008: 567. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2011: 263.

***Pseudoplohorus* [sic.] *orientalis*:**

Castellanos, 1940: 130.

***Pseudo Hopliophurus* [sic.] *orientalis*:**

Aznárez, 1945: 87.

***Pseudoplohophorus* [sic.] *orientalis*:**

Mones & Francis, 1973: 51.

TIPO.— Holotipo: **MACN-A? s/n (extraviado)** Fragmento de tubo caudal. Uruguay, procedencia estratigráfica desconocida.

Calcotipo: **MACN-A 745**.

MATERIAL REFERIDO.— **CMA 54 (ex CFF s/n)** (designado como “tipo” por Castellanos, 1935): Tubo caudal completo, dpto. de Paysandú?. Procedencia estratigráfica incierta. Asignado a la especie por Castellanos (1935).¹²

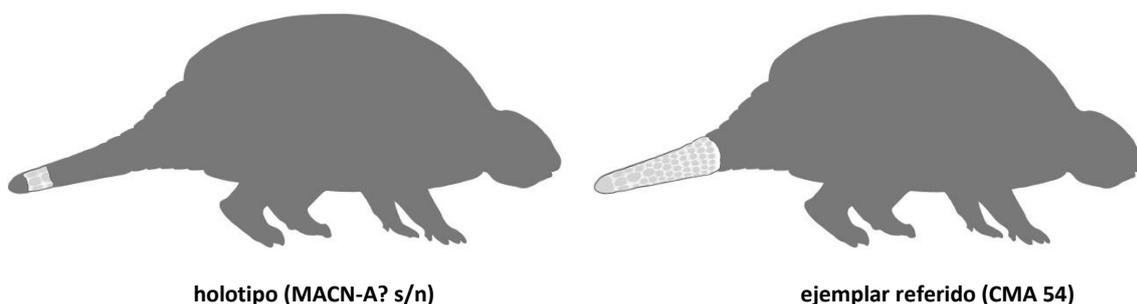
¹² A propósito de este ejemplar, Castellanos (1935) expresa: “Como la pieza que posee el Dr. Felippone es más completa, la considero como tipo del nuevo género, máxime cuando los restos descritos por Ameghino se han extraviado y sólo se posee de ellos una suscita descripción y dibujos que reproduzco en esta monografía.”

Es de notar que la maniobra que intenta hacer Castellanos es interpretada por Mones (1970) como la designación de un “neotipo” para *P. orientalis*, criterio que ha sido seguido por autores posteriores (e.g. Francis & Mones, 1973; Fariña, 1981; Mones, 1986; Perea, 2005; Fernicola, 2008), a pesar de que estrictamente no cumple con todas las recomendaciones que establece el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica para estos casos (i.e. no es posible determinar si procede del mismo “horizonte geológico” que el holotipo, al tiempo que no se halla depositado en una institución científica o de enseñanza reconocida; véase ICZN, 1999: Art. 75).

Atendiendo a estas consideraciones, y a que en el marco de la presente revisión se ha podido constatar la presencia de un calcotipo en la colección del MACN (Fig. 16), no se considera pertinente la designación de un neotipo para la especie.

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo parcialmente las descripciones de Ameghino (1889) y Castellanos (1928, 1935, 1940)] Tubo caudal de pequeño tamaño, cónico-cilíndrico, casi recto. *Apex* con figuras terminales ovaladas e irregularmente convexas. Grandes placas laterales elongadas en sentido antero-posterior, de superficie lisa y en número de 3 a cada lado, diferenciándose de *Plohophorus* AMEGHINO, 1887 (con 2 placas), *Plohophoroides* CASTELLANOS, 1928 (con 4) y *Palaehoplophorus* AMEGHINO, 1883 (sin grandes placas laterales). Caras dorsal y ventral con figuras elípticas (elongadas en sentido antero-posterior), ligeramente elevadas y convexas, y de superficie lisa. Surcos anchos, con perforaciones grandes, profundas y circulares, crecientes en tamaño hacia la región proximal; figuras periféricas reducidas a pequeños tubérculos o tabiques óseos alternando entre las perforaciones, diferenciándose así de *Plohophorus* y *Palaehoplophorus*.

ETIMOLOGÍA.— Del latín *orientalis* (“oriental”), en referencia a su procedencia (República Oriental del Uruguay).



holotipo (MACN-A? s/n)

ejemplar referido (CMA 54)

RESEÑA.— La especie es descrita originalmente por Ameghino (1889) bajo el rótulo de “*Plohophorus (?) orientalis*”, sobre un fragmento de la región posterior de un tubo caudal sin el ápice, procedente de Uruguay y actualmente extraviado.

Posteriormente, Castellanos (1935) asigna a la especie un nuevo tubo caudal también hallado en Uruguay, de procedencia estratigráfica desconocida. Si bien el estudio detallado del ejemplar es publicado en 1935, es posible encontrar menciones a esta pieza en publicaciones anteriores (Kraglievich, 1931b; Castellanos, 1932b).

DESCRIPCIÓN.— **HOLOTIPO.**— La pieza tiene 8 cm de longitud y en su parte anterior muestra una sección transversal casi cilíndrica, como en *Plohophorus figuratus*. La región distal es un poco más ancha que alta, dando una sección transversal ligeramente elíptica (Fig. 16).

Toda la superficie está ocupada por figuras elípticas de formas similares, de tamaño y ubicación diferentes según la cara considerada. En la cara dorsal y parte de las laterales están figuras se encuentran rodeadas de numerosas perforaciones. La cara ventral presenta figuras menos elevadas y convexas, con surcos más angostos y menos perforaciones en comparación con la dorsal.

Las caras laterales presentan una fila de figuras elípticas mayores; en la cara lateral izquierda se pueden reconocer 3 de estas figuras (Fig. 16d), que aumentan de tamaño de la proximal a la distal. De la última de ellas se conserva solo la parte anterior, y según Ameghino (*op. cit.*) se trataría de la figura apical. En la cara derecha (Fig. 16b) se observan dos grandes figuras laterales, más una pequeña porción a nivel distal que podría corresponder a una tercera figura.

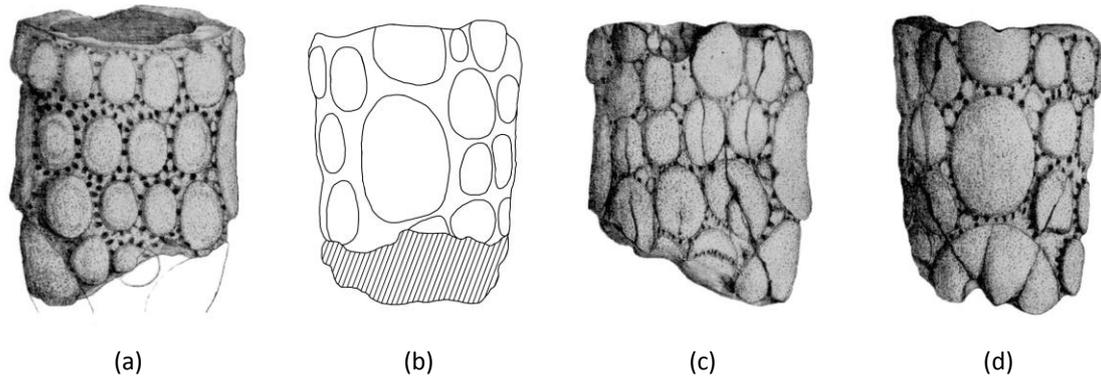


Figura 16. *Pseudoplohophorus orientalis*. Fragmento de tubo caudal. Arriba, ilustraciones del holotipo (MACN-A? s/n, extraviado), en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (a, c y d, publicadas por Ameghino, 1889). Abajo, fotografías del calcotipo (MACN-A 745) en las mismas vistas.

MATERIAL REFERIDO.— El ejemplar asignado a la especie por Castellanos (1935, 1940) se trata de un tubo pequeño, completo, con una longitud total de 34 cm, comparable según el autor al de la especie *Palaehoplophorus meridionalis* AMEGHINO, 1904 (Figs. 17-18).

La parte distal de la pieza (“*extremum remotum*” para Castellanos) comprende 3 pares de grandes figuras laterales, y un conjunto de figuras marginales y centrales (en las caras dorsal y ventral) identificadas, enumeradas y descritas detalladamente por el referido autor. La parte proximal (“*extremum proximum*”) comprende 7 filas transversales de figuras elíptico-ovaladas y de superficie lisa, constituyendo las dos más proximales el denominado anillo basal soldado, fácilmente diferenciable del resto del tubo por su mayor espesor. Originalmente este anillo conservaba la carilla para la articulación con el anterior, sobresaliendo aproximadamente 1 cm del borde proximal del tubo. Actualmente esta parte del ejemplar se encuentra destruida (Fig. 18).

En comparación con la cara dorsal, la cara ventral presenta figuras más lisas, surcos más angostos y menos profundos, con perforaciones y tubérculos más pequeños.



10 cm

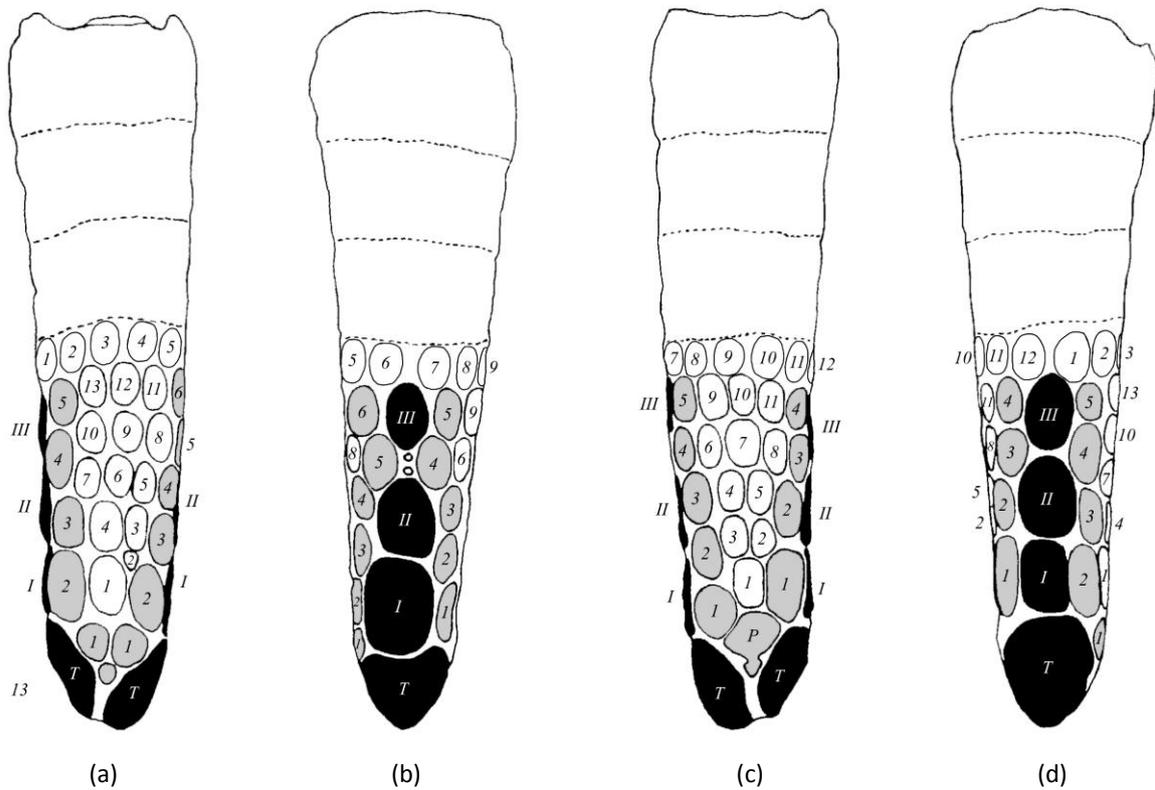


Figura. 17. Tubo caudal asignado a *Pseudoplohophorus orientalis* por Castellanos (1935) (CMA 54). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (fotografías adaptadas de Castellanos, 1940; ilustraciones basadas en las del mismo autor).

OBSERVACIONES.— Según Castellanos (1935), el *extremum proximum* del ejemplar CMA 54 difiere notablemente del que presentan las especies del género *Plohophorus*, excepto de la especie descrita originalmente por Ameghino (1904) como “*Plohophorus araucanus*” (conocida por un fragmento de tubo caudal procedente de Argentina, posiblemente del Mioceno), con la cual tendría muchas semejanzas, motivo por el cual en la misma publicación el autor define con esta última un nuevo género, *Plohophorops*.

Si bien en las descripciones de Castellanos (1935, 1940), este tubo caudal se hallaba completo, según se ha podido constatar la región proximal se encuentra actualmente destruida (Fig. 18).

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— El holotipo fue referido primariamente por Ameghino (1889) como perteneciente probablemente a la “formación araucana”, y posteriormente al “piso Hermósico?” (Ameghino, 1898). Castellanos (1935, 1940) en la descripción del nuevo ejemplar que asigna a la especie considera que el sedimento que permanece adherido a algunas partes del mismo podría corresponder a lo que el autor denomina serie “arauco-enterrriana”, de edad “Mesopotamiense”. En publicaciones posteriores la especie es referida con dudas al Plioceno (e.g. Mones, 1970, 1979; Fariña, 1981; Mones, 1986). Más recientemente Perea *et al.* (2011) la consideran como probablemente terciaria.

Pseudoplohophorus francisi* MONES, 1970 *species inquirenda

(Fig. 19. Tabla VIII)

***Pseudoplohophorus francisi* MONES, 1970**

Mones, 1970: 1-9, lám. I. *nov. sp.*

Mones & Francis, 1973: 51. / Mones, 1979: 12. / Fariña, 1981: 780, 785-787, 792-793 (figs. 3-5). / Calcaterra, 1983: 6. / Perea, 1993a: 27; 1998: 16; 2005: 177, 179, 182, 184, 187. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2011: 263.

Pseudoplohophorus* [sic.] *francisi

Mones, 1986: 239.

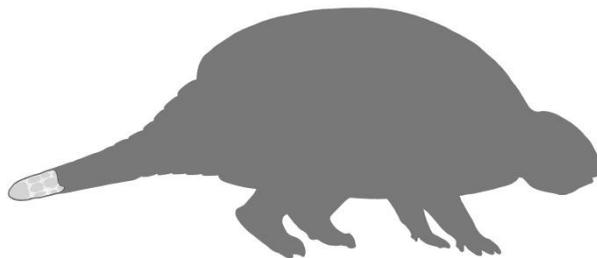
TIPO.— Holotipo: FC-DPV 5, ex 23-VIII-63-1. Fragmento distal de tubo caudal. Barrancas de San Gregorio, Kiyú (Dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado en el detrito de la playa. Donado por E. Scuortcoff. ?Fm. Raigón (Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio), ó ?Fm. Camacho (Huayqueriense, Mioceno Tardío).

DIAGNOSIS. — [*sensu* Mones (1970)] Tubo caudal cónico-cilíndrico, algo deprimido en sentido dorso-ventral, con tres figuras laterales, deprimidas en silla de montar las dos primeras, al igual que las apicales. Todas éstas están muy juntas entre sí, y separadas por una hilera simple de pequeñas figurillas periféricas aplanadas. Disminuyen de tamaño en sentido distoproximal. La figura lateral I subcircular, la II ovoide. La fascies dorsualis presenta numerosas perforaciones pilosas que forman un anillo en torno a cada figura marginal y central, separados por figurillas periféricas redondeadas, relativamente abundantes. La fascies ventralis casi sin perforaciones y con menor número de figurillas periféricas. Excepto las figuras apicales y laterales, todas las otras forman una superficie lisa sin protuberancias.



Figura 18. Tubo caudal asignado a *Pseudoplohophorus orientalis* por Castellanos (1935). CMA 54. (a) En vista anterior. Se observa la superficie articular para el imbricamiento del anillo anterior, y una vértebra caudal en su interior (tomado de Castellanos, 1940). (b) Fotografías en vistas dorsal (izquierda) y lateral derecha (derecha), mostrando el estado actual del ejemplar.

ETIMOLOGÍA.— Dedicada al Dr. Julio César Francis, investigador y docente de Paleontología de la ex Facultad de Humanidades y Ciencias (Universidad de la República).



DESCRIPCIÓN.— Se trata de un fragmento distal de tubo caudal de 16 cm de longitud. Según Mones (1970) por sus dimensiones representaría un tubo caudal ligeramente más robusto que el de *P. orientalis*. Presenta un ligero aplastamiento en sentido dorso-ventral. El *apex* es algo agudo, con las dos grandes figuras terminales de contorno oval y deprimidas en forma de “silla de montar” (esto es, convexas en sentido dorso-ventral, y levemente cóncavas en sentido antero-posterior), al igual que las últimas dos grandes figuras laterales (Fig. 19). Estas últimas son de contornos redondeados, mientras que del par III sólo se conservan sus partes distales.

Todas estas figuras están muy juntas entre sí, presentan superficies punteadas y se hallan separadas por una fila simple de pequeñas figuras periféricas alargadas, acompañadas de perforaciones relativamente grandes. En *P. orientalis* estas figuras periféricas aparecen en menor cantidad y adquieren otra forma (principalmente como tabiques óseos y tubérculos), mientras que las perforaciones son más numerosas.

La ornamentación de las caras dorsal y ventral está constituida por hileras transversales de figuras redondeadas, ovaladas o elípticas (en sentido antero-posterior), de superficie lisa, rodeadas de filas simples de 12 a 16 figuras periféricas redondeadas y de tamaños muy variables, acompañadas de perforaciones. Tanto las perforaciones como las figuras periféricas son menos numerosas que en *P. orientalis*. De acuerdo con Mones (*op. cit.*), la ornamentación de la cara dorsal se asemejaría más a la del holotipo de *P. orientalis* que a la del ejemplar asignado a la especie por Castellanos (1935, 1940). En la cara ventral algunas de las figuras adoptan contornos poligonales e irregulares, mientras que el número de perforaciones y de figuras periféricas es bastante más reducido que en las demás caras. Por último, según Mones (*op. cit.*) a grandes rasgos la ornamentación del ejemplar resulta más simétrica que la de los ejemplares de *P. orientalis*.

OBSERVACIONES.— La marcada depresión que muestra la figura lateral II izquierda es atribuida por Mones (*op. cit.*) a “una lesión sufrida por el animal”, sin mayores consideraciones (Fig. 19d).

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Mones (1970, 1979) considera que la antigüedad del ejemplar se remonta al “Plioceno Superior”, argumentando que su procedencia estratigráfica puede corresponder a la Formación “San José” (=Formación Raigón) o a la “Formación Kiyú” (actualmente considerada parte de la Formación Camacho). Más recientemente, Perea (1998, 2005) considera que el ejemplar proviene de la Formación Camacho, mientras que Perea *et al.* (2011) asignan la especie con dudas a esta unidad.

Pseudoplohophorus coloniense* (Kraglievich, 1932) Perea, 2005 *species inquirenda

(Fig. 20. Tabla VIII)

***Hoplophorus perfectus* Gervais & Ameghino, 1880**

Teisseire, 1928: 356-357, 412, 459 [1930: 41, 100, 147] (lám. XI (fig. 5 a y b)).

***Teisseireia coloniense*:**

Kraglievich, 1931b: 38 [1940, III: 12]. *nomen nudum*.

***Stromaphoropsis (Teisseiria) coloniense* Kraglievich, 1932**

Kraglievich, 1932: 306-308, 317, pl. LIV. *nov. gen., nov. subgen. et nov. sp.*

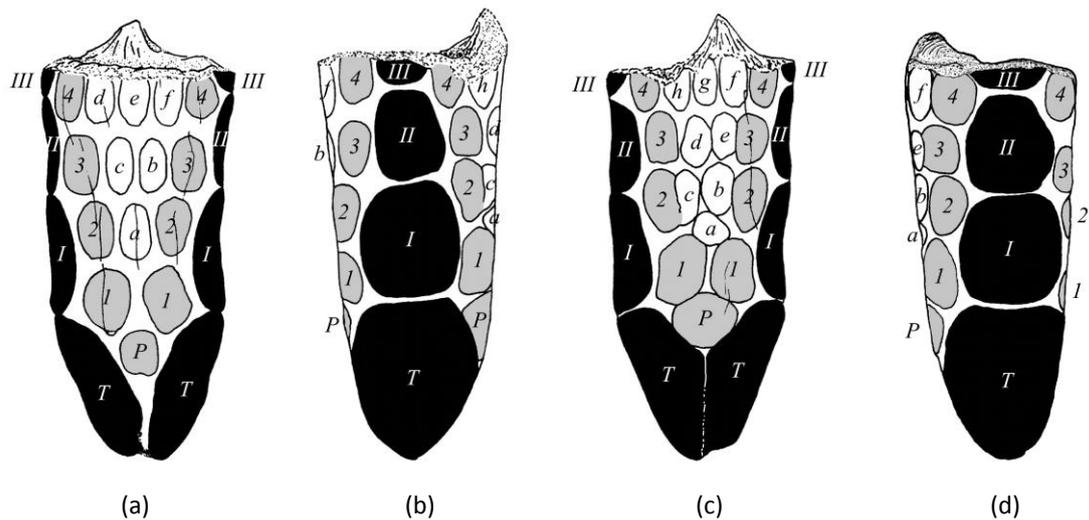


Figura 19. *Pseudoplohophorus francisi*. Fragmento distal del tubo caudal, holotipo (FC-CVF-5, ex 23-VIII-63-1). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (ilustraciones a-c adaptadas de Mones, 1970).

Olazarri *et al.*, 1970: 11.

***Teisseiria coloniensis*:**

Castellanos, 1940: 5-8, 12, 176-185 (figs. 50-52), 187. *nov. stat.*

Cabrera, 1944: 28. / Méndez-Alzola, 1944b: 245 (fig. 41 (5)). / Castellanos, 1945: 39-41. / Méndez-Alzola, 1949b: 54. / Mones & Francis, 1973: 52. / Mones, 1979: 12. / Fariña, 1981: 780, 786-789, 792-793 (figs. 3-5); 1983: 93. / Calcaterra, 1983: 6. / Mones, 1986: 240. / Verde & Perea, 1992: 31. / Perea, 1998: 16. / Mones, 2004: 4.

***Trabalia coloniensis*:**

Castellanos, 1940: 187. *lapsus*.

***Stromaphoropsis coloniensis*:**

Perea, 1993a: 62-63. / Perea *et al.*, 1994: 381. / Perea *et al.*, 2011: 263.

***Pseudoplohophorus coloniensis*:**

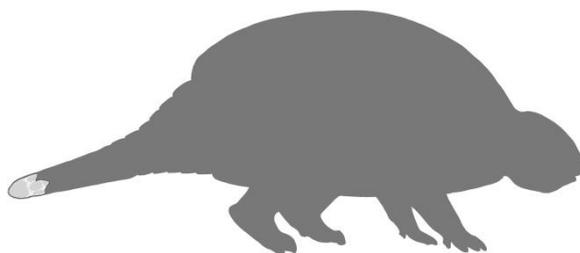
Perea, 2005: 177, 187. **nov. comb.**

Toriño *et al.*, 2008a: 252.

TIPO.— **Holotipo:** MNHN 1248 (ex colección A. Teisseire N° 2-1). Fragmento distal de tubo caudal. Bahía de la ciudad de Colonia (Dpto. de Colonia, Uruguay). Colectado rodado por Augusto Teisseire. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo las descripciones de Kraglievich (1932) y Castellanos (1940)] Tubo caudal con *apex* romo, con figuras terminales relativamente pequeñas. Figuras laterales y terminales de superficie punteada y áspera. Figuras laterales con el borde distal ligeramente más elevado que el proximal, formando una suave concavidad. Las del par I anchas, visibles en las caras dorsal y ventral e invadiendo parte de estas. Figuras periféricas escasas, reducidas a los sectores donde se intersectan 3 figuras mayores. Perforaciones gruesas, pero menos abundantes que en *P. orientalis*. Cara dorsal con figuras mayores elípticas, levemente elongadas en sentido antero-posterior. Cara ventral con figuras mayores tendientes a poligonales.

ETIMOLOGÍA.— “coloniense”, de Colonia del Sacramento, ciudad de procedencia.



RESEÑA.— La especie es descrita por Kraglievich (1932) sobre un fragmento distal de tubo caudal colectado en la bahía de Colonia, originalmente referido por Teisseire (1928) como perteneciente a “*Hoplophorus perfectus*” GERVAIS & AMEGHINO, 1880.¹³

Kraglievich (*op. cit.*) incluye la especie en un nuevo género y subgénero, bajo la denominación de “*Stromaphoropsis (Teisseiria) coloniensis*”.¹⁴ Posteriormente, Castellanos (1940) en su revisión del género *Stromaphoropsis* eleva *Teisseiria* a nivel de género, y adiciona al mismo dos nuevas especies basadas en dos fragmentos de tubos caudales: “*Teisseiria berroi*” (págs. 75-78) y “*Teisseiria compressa*” (págs. 102-105).

Finalmente, Perea (2005) transfiere a la presente especie y a “*Teisseiria berroi*” al género *Pseudoplohophorus*. Pero no así a “*Teisseiria compressa*”, cuya ubicación genérica ha pasado a ser incierta desde entonces.

¹³ Especie posteriormente referida por Ameghino (1895) como “*Sclerocalyptus perfectus*”, y considerada *nomen dubium* por Zurita (2007a).

¹⁴ En la primera mención que hace Kraglievich (1931b) de este taxón –incluyéndolo en una lista de nuevos taxones a ser descritos en una futura publicación– se refiere al mismo como “*Teisseireia coloniense*”, aunque sin brindar ningún dato, razón por la cual representa este un *nomen nudum*. Así, la propuesta de Castellanos (1949, 1951, 1954) de utilizar la grafía “*Teisseireia*” constituye una enmienda ilegítima (Mones, 1986). A modo de nota, para Cabrera (1944) el nombre correcto debería haber sido “*Teisseirea*”.

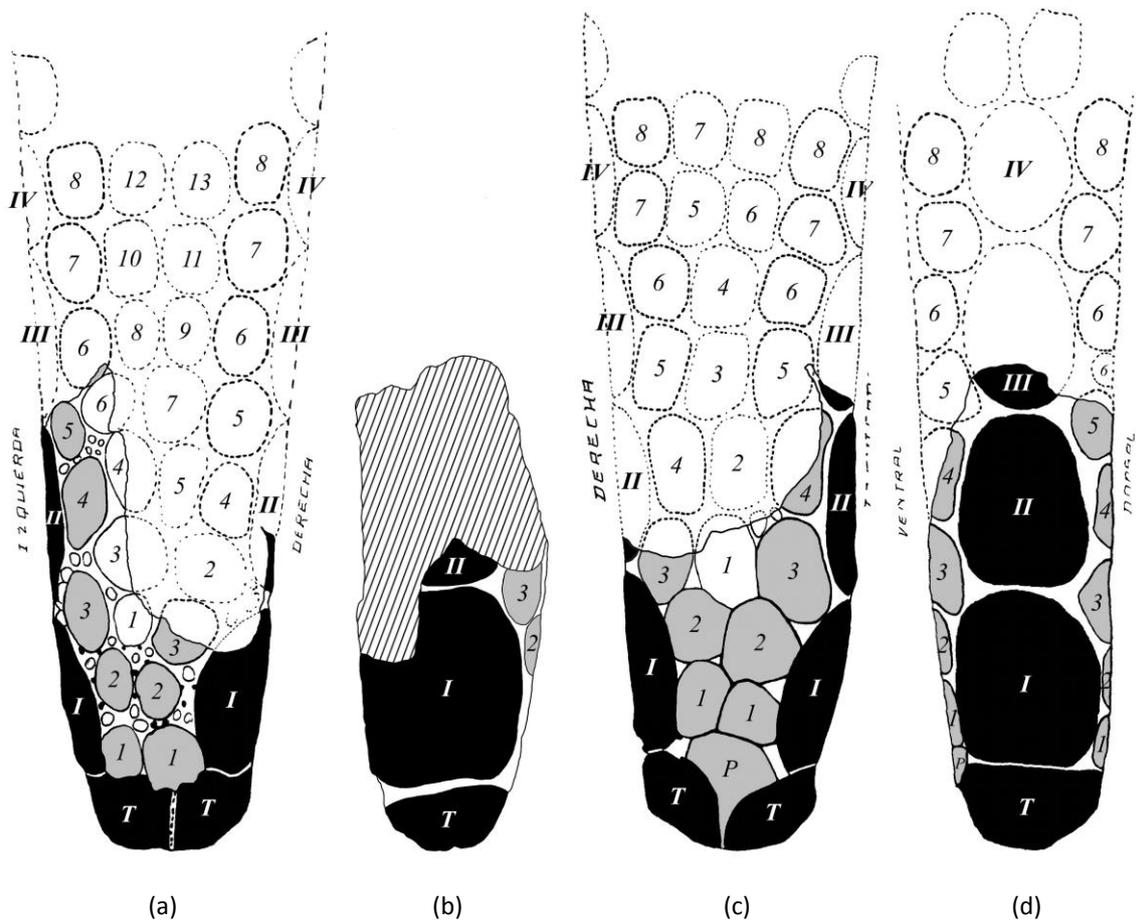


Figura 20. *Pseudoplophorus coloniensis*. Fragmento distal del tubo caudal, holotipo (MNHN 1248, ex Colección Teisseire N° 2 - 1). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (ilustraciones (a), (c) y (d) adaptadas de Castellanos, 1940).

DESCRIPCIÓN.— La pieza tiene un diámetro máximo de 64 mm. Las figuras terminales presentan la superficie parcialmente erosionada, a tal punto que en la cara dorsal no se observa la sutura entre ambas. La cara lateral izquierda conserva las dos primeras figuras laterales y parte de la tercera, mientras que en la derecha solo se conserva la primera de estas figuras y apenas una pequeña parte de la segunda. Los surcos que delimitan a las figuras terminales y laterales están acompañados de algunas gruesas perforaciones, y en sus extremos se ubican las escasas figuras periféricas que se encuentran en ambas caras laterales.

Las figuras de las cara dorsal son de superficie plana y muy finamente punteada. Las de la ventral son de superficie suavemente convexa y algo más punteada, hallándose más juntas entre sí. En esta cara los surcos que separan a estas figuras son más angostos, las perforaciones menos abundantes y más pequeñas, y las figuras periféricas de contornos tendiendo a triangulares.

OBSERVACIONES.— Es de notar que buena parte de la redescipción del ejemplar realizada por Castellanos (1940) se basa en la interpretación del autor sobre cómo debió ser la configuración del tubo caudal completo (véase ilustraciones en Fig. 20). Si bien no de manera gráfica, algo similar realiza Kraglievich (1932) al especular sobre cuántas figuras debieron existir en las caras dorsal y ventral estando el tubo completo. Las interpretaciones de ambos autores difieren.

Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994, 2011) se refieren a la especie como "*Stromaphoropsis coloniensis*" sin brindar mayores detalles, tratándose posiblemente de un *lapsus*, considerando que en los citados trabajos la referencia a la misma constituye apenas una mención.

Es de notar que la ornamentación del ápice muestra ciertas similitudes con la observada en ejemplares asignados a "*Hoplophractus*" *tapinocephalus* CABRERA, 1939 (*Eosclerocalyptus tapinocephalus* en el presente trabajo) por Oliva *et al.* (2014). En estos ejemplares, los autores reconocen la presencia de figuras menores de posición apical a las que no consideran terminales, sino "operculares". Se propone que algo similar podría considerarse con el ejemplar abordado en la presente sección (véase discusión en págs. 175-176 y Fig. 69c y d).

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Si bien Teisseire (1928) acota la procedencia estratigráfica del ejemplar al "limo pampeano" aflorante en la bahía de Colonia, Kraglievich (1932) y Castellanos (1940) lo refieren con reservas al "mesopotamiense" (depósitos "arauco-entrerrianos" para el segundo autor). Posteriormente otros autores asignan la especie con reservas a la "formación Kiyú" (Mones, 1979; Fariña, 1981), actualmente considerada parte de la formación Camacho (Mioceno Tardío).

Más recientemente Verde & Perea (1992) y Perea *et al.* (1994) vinculan esta especie con el piso/edad Huayqueriense. Perea (1998, 2005) la asigna a la formación Camacho, mientras que Perea

et al. (2011) la refieren con dudas a esta unidad.

Pseudoplohophorus berroi* (CASTELLANOS, 1940) PEREA, 2005 *species inquirenda

(Fig. 21. Tabla VIII)

?*Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932

Kraglievich, 1932: 283-285 (2 figs.), pl. XLIX. *nov. gen. et nov. sp.* [partim]

***Teisseiria berroi* CASTELLANOS, 1940**

Castellanos, 1940: 5-8, 176, 202, 209-232 (figs. 62-70), 187, 194, 198. *nov. sp.*

Cabrera, 1944: 28. / Méndez-Alzola, 1944b: 245 (fig. 41 (4)). / Castellanos, 1945: 38, 40-42. / Méndez-Alzola, 1949b: 54. / Francis & Mones, 1965: 70. / Mones, 1970: 2. / Mones & Francis, 1973: 52. / Mones, 1979: 12. / Paula Couto, 1979: 230. / Calcaterra, 1983: 6. / Perea, 1998: 16.

***Teisseireia berroi*:**

Castellanos, 1949: 7, ***emendatio illegitima pro Teisseiria berroi*** CASTELLANOS, 1940.

Castellanos, 1951: 5; 1954: 1.

***Caudaphorus langguthi* FARIÑA, 1981**

Fariña, 1981: 784-789, 792-793 (figs. 3-5). *nov. gen. et nov. sp. nomen illegitimum pro Caudaphorus berroi* (CASTELLANOS, 1940).

***Caudaphorus berroi*:**

Fariña, 1983: 93-94. ***nov. comb.***

Mones, 1986: 234. / Perea, 1993a: 26.

***Pseudoplohophorus berroi*:**

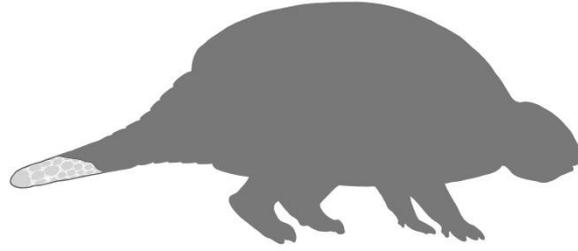
Perea, 2005: 177, 187. ***nov. comb.***

Toriño et al., 2008a: 252. / Perea et al., 2011: 263.

TIPO.— Holotipo: MPAB 2257. Fragmento distal de tubo caudal reconstruido [el mismo material descrito por Kraglievich (1932) como “?*Stromaphoropsis Scavinoi*”, pero sin estar reconstruido, y holotipo de ***Caudaphorus langguthi*** FARIÑA, 1981, ***nomen illegitimum, pro Caudaphorus berroi*** (CASTELLANOS, 1940)]. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado por Nicasio Placeres. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo parcialmente la descripción de Castellanos (1940) y parcialmente la diagnosis de Fariña (1981) para “*Caudaphorus langguthi*”] Tubo caudal de tamaño mediano, subcilíndrico, ligeramente deprimido en sentido dorso-ventral. Apex asimétrico y redondeado, figuras terminales de contorno oval y superficie irregular. Figuras laterales mayores de contorno ovalado a elíptico, de superficie lisa y finamente puntuada, tendientes a la forma de “silla de montar”. Caras dorsal y ventral con figuras de contorno elíptico (alargadas en sentido antero-posterior), de superficie lisa, variablemente convexas o irregulares. Surcos irregulares y poco profundos, con pequeños tubérculos irregulares y tabiques óseos rugosos. Perforaciones menos abundantes y más pequeñas que en *Pseudoplohophorus orientalis*.

ETIMOLOGÍA.— Dedicada a Alejandro C. Berro (1876-1959), paleontólogo autodidacta uruguayo.



RESEÑA.— La especie es descrita por Castellanos (1940) dentro del género *Teisseiria*, sobre un fragmento distal de tubo caudal originalmente identificado por Kraglievich (1932) como “*?Stromaphoropsis scavinoi*”. La inclusión de la nueva especie en *Teisseiria* se justificaría según Castellanos por su similitud con “*Teisseiria*” *coloniensis* (págs. 70-75).

Cabe señalar que existe una notable diferencia entre las descripciones del material dadas por ambos autores, pues lo que uno considera como cara dorsal el otro lo supone como ventral, y viceversa, sucediendo otro tanto con las caras laterales.

Fariña (1981) crea un nuevo género y especie utilizando el mismo ejemplar (tomando como base la descripción de Castellanos, *op. cit.*), bajo la denominación de “*Caudaphorus langguthi*”¹⁵, siendo este un sinónimo posterior objetivo de “*Teisseiria berroi*” CASTELLANOS, 1940, cuyo epíteto específico tiene prioridad. Posteriormente, el mismo autor (Fariña, 1983) realiza la correspondiente enmienda y establece la combinación “*Caudaphorus berroi*”.

Más recientemente, Perea (2005) incluye la especie en *Pseudoplohophorus*.

DESCRIPCIÓN.— Se trata de un fragmento distal de tubo caudal de 25 cm de longitud. La pieza comprende 3 grandes figuras laterales de cada lado, seguidas por una fractura en diagonal que pone fin a la parte conservada (Fig. 21).

Según Kraglievich (1932) la ornamentación del ejemplar se asemejaría a la de *P. orientalis*, aunque las perforaciones no llegan a ser tan grandes y numerosas como en esta especie.

De la cara dorsal sólo se conserva la mitad distal. Sus figuras se encuentran delimitadas por bordes y surcos generalmente borrosos, y están rodeadas por 5 a 10 pequeños tubérculos irregulares y difusos separados por perforaciones.

La cara ventral es la más completa. En ella los surcos son más estrechos y las perforaciones más pequeñas. En la intersección de 3 o de 4 surcos las figuritas periféricas tienden a adquirir formas triangulares y cuadrangulares.

¹⁵ *Caudaphorus*: del latín *cauda* (“cola”) y *phorus* (“que lleva”). La especie es dedicada al Dr. Alfredo Langguth.

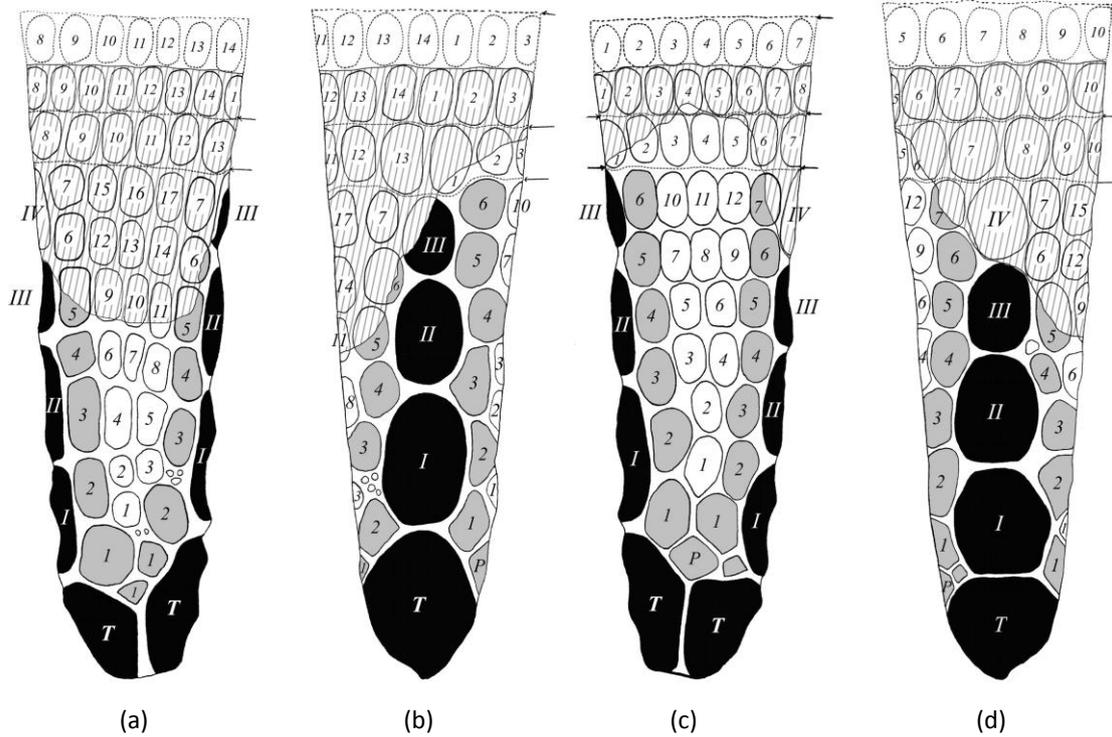


Figura 21. *Pseudoplophorus berroi*. Fragmento distal de tubo caudal reconstruido, holotipo (MPAB 2257). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (ilustraciones modificadas de Castellanos, 1940).

OBSERVACIONES.— La observación directa del ejemplar y su análisis comparativo permiten afirmar que el error de identificación de las caras dorsal/ventral y laterales reside en la descripción de Castellanos (1940), puesto que en el patrón ornamental general que exhiben los tubos caudales de “hoploforinos”, la cara ventral presenta surcos menos profundos y más angostos, y figuras con relieves menos acusados, dándole un aspecto general más liso, en comparación con la cara dorsal.

Así, la caracterización de la especie y las pretendidas diferencias de ornamentación señaladas por el autor con respecto a otros géneros y especies afines (posteriormente adoptadas por Fariña, 1981 para la descripción de *Caudaphorus*), parten de un supuesto erróneo.

Es de notar que la propuesta de Perea (2005) de incluir a la especie en *Pseudoplohophorus* es establecida por el autor sin brindar mayores detalles, y particularmente sin reparar en esta cuestión.

A diferencia de las fotografías y dibujos del ejemplar incluidos en la obra de Kraglievich (1932), los que acompañan la descripción de Castellanos (1940) muestran que para ese entonces el *extremum remotum* había sido reconstruido artificialmente.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Kraglievich (1932) asigna el ejemplar al “Terciario”, sin mayores detalles. Castellanos (1940) supone que su procedencia estratigráfica puede corresponder al “Mesopotamiense”. La especie ha sido referida con dudas a la “Formación Kiyú” (Francis & Mones, 1965; Mones, 1979; Fariña, 1981), y más recientemente a la Formación Camacho (Perea, 1998; 2005). Perea *et al.* (2011) la asignan con dudas a esta unidad.

***Pseudoplohophorus benvenutii* (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005**

(Figs. 22-25. Tablas I, V, VII-VIII)

***Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932**

Castellanos, 1949: 5-48 [*partim.*], Figs. 1-15.

***Stromaphoropsis benvenutii* CASTELLANOS, 1954**

Castellanos, 1954: 2-22, Láms. II-VI. **nov. sp.**

Francis & Mones, 1965: 70. / Mones & Francis, 1973: 50. / Mones, 1979: 12. / Fariña, 1981: 780, 785-787, 792-793. / Calcaterra, 1983: 6. / Mones, 1986: 240. / Aznárez, 1989: 36. / Perea, 1993a: 17, 27, 29, 34, 58. / Perea *et al.*, 1994: 376, 378. / Perea, 1998: 16.

***Stromaphoropsis benvenutti* [*sic.*]:**

Castellanos, 1954: 5. / Sprechmann *et al.*, 2000: 62. / Perea, 2005: 181. / Zurita, 2007a: 11, 281.

***Pseudoplohophorus benvenutii* CASTELLANOS, 1954 (PEREA, 2005)**

Perea, 2005: 175, 177, 179-182, 185. **nov. comb.**

Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2011: 263; 2013: 190-191.

***Pseudoplohophorus benvenuttii* [*sic.*]:**

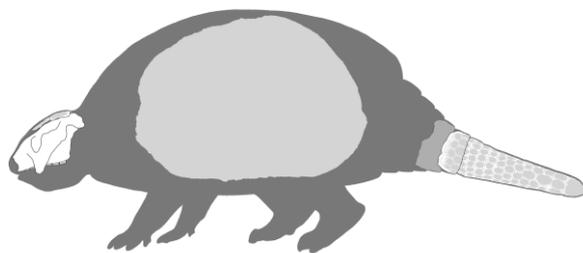
Perea, 2005: 186 (Fig. 6), 187 (Fig. 7). /

TIPO.— Holotipo: MMC 888/CC-MUFCA 1388 (mismo ejemplar). MMC 888: Fragmento posterior de escudo cefálico. Fragmento dorso-lateral izquierdo de coraza, con parte de la región anterior. Otros fragmentos de coraza y placas sueltas. Fragmento lateral derecho de antepenúltimo anillo caudal. Penúltimo anillo caudal. Tubo caudal completo. CC-MUFCA 1388 (ex MMC 888): Cráneo parcialmente erosionado en la región dorsal. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José, Uruguay). Colectado *in situ* por Bautista Rebuffo en 1944 en la playa al pie de las barrancas. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo las descripciones de Castellanos (1949, 1954)] Cráneo más esférico, más ancho transversalmente en la zona posterior y en la zona frontal interlacrimal, y con mayor constricción postorbitaria; arcos cigomáticos ensanchados y más altos; región parietal más ancha hacia atrás (todo en comparación con ejemplar referido a *Eosclerocalyptus proximus* (MORENO & MERCERAT, 1891) ZURITA & ARAMAYO, 2007)¹⁶. Tubérculo lacrimal redondeado y no tan prominente. Coanas anchas, estrechas y cuadrangulares. Región del basicráneo con occipital bajo; cóndilos occipitales menores pero más proyectados hacia atrás; foramen magnum de contorno más ovalado y de mayor tamaño; procesos paraoccipitales menos robustos y salientes; y supraoccipital más bajo y ancho que en ejemplares asignados a *E. proximus*; cresta lambdoidea delgada y poco elevada; cresta vertical mediana del occipital poco pronunciada. Órbitas más pequeñas y de contorno cuadrangular. Proceso cigomático más alto pero menos ancho, y proceso mastoideo más delgado que en *E. proximus*. Fosa glenoidea profunda y de contorno piriforme. Región temporal con fosas temporal y pterigoidea similar a *E. proximus*, con cresta tèmpero-pterigoidea rugosa y muy robusta.

Placa central posterior del escudo cefálico con 4 protuberancias. Placas de la coraza con ornamentación consistente en una figura central circular, menos deprimida que en *Pseudoplohophorus rebuffoi* (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005, rodeada por una fila completa de 11 a 16 figuras periféricas más elevadas. Tubo caudal corto y grueso, más curvado hacia arriba y más pequeño que el de *Pseudoplohophorus orientalis* (AMEGHINO, 1889) y *P. rebuffoi*; de sección transversal elíptico-ovalada a circular (a diferencia de oval a trapecial como en *P. orientalis*); ornamentación similar a la de *Stromaphorus* CASTELLANOS, 1925; *apex* agudo y asimétrico; figuras laterales en número de 4 a cada lado; figuras periféricas en números y formas variables, formando filas completas o incompletas; cara dorsal sin perforaciones, a diferencia de *P. orientalis*; región posterior de la cara ventral con figuras mayores presentando la parte posterior más elevada que la anterior, pero de forma menos acentuada que en *Plohophorus* AMEGHINO, 1887; *extremum proximum* constituido por dos pares de filas de figuras mayores, separados estos por una fila incompleta de figuras.

ETIMOLOGÍA.— Dedicada al Dr. Juan Carlos Benvenuti, alumno y colaborador del autor de la especie en el Instituto de Fisiografía y Geología de Rosario, Argentina (Castellanos, 1954: 2).



¹⁶ En la descripción de la especie, Castellanos (1954) efectúa un análisis comparativo a nivel del cráneo basándose en un ejemplar asignado por él mismo a "*Eosclerocalyptus planus*" (ROVERETO, 1914) (CC-MUFCA 703) y en el holotipo de "*Eosclerocalyptus lilloi*" C. AMEGHINO, 1919 (MACN-PV 4853). No obstante, estas últimas especies son consideradas sinónimos junior de *Eosclerocalyptus proximus* por Zurita (2007a, b) y Zurita & Aramayo (2007).

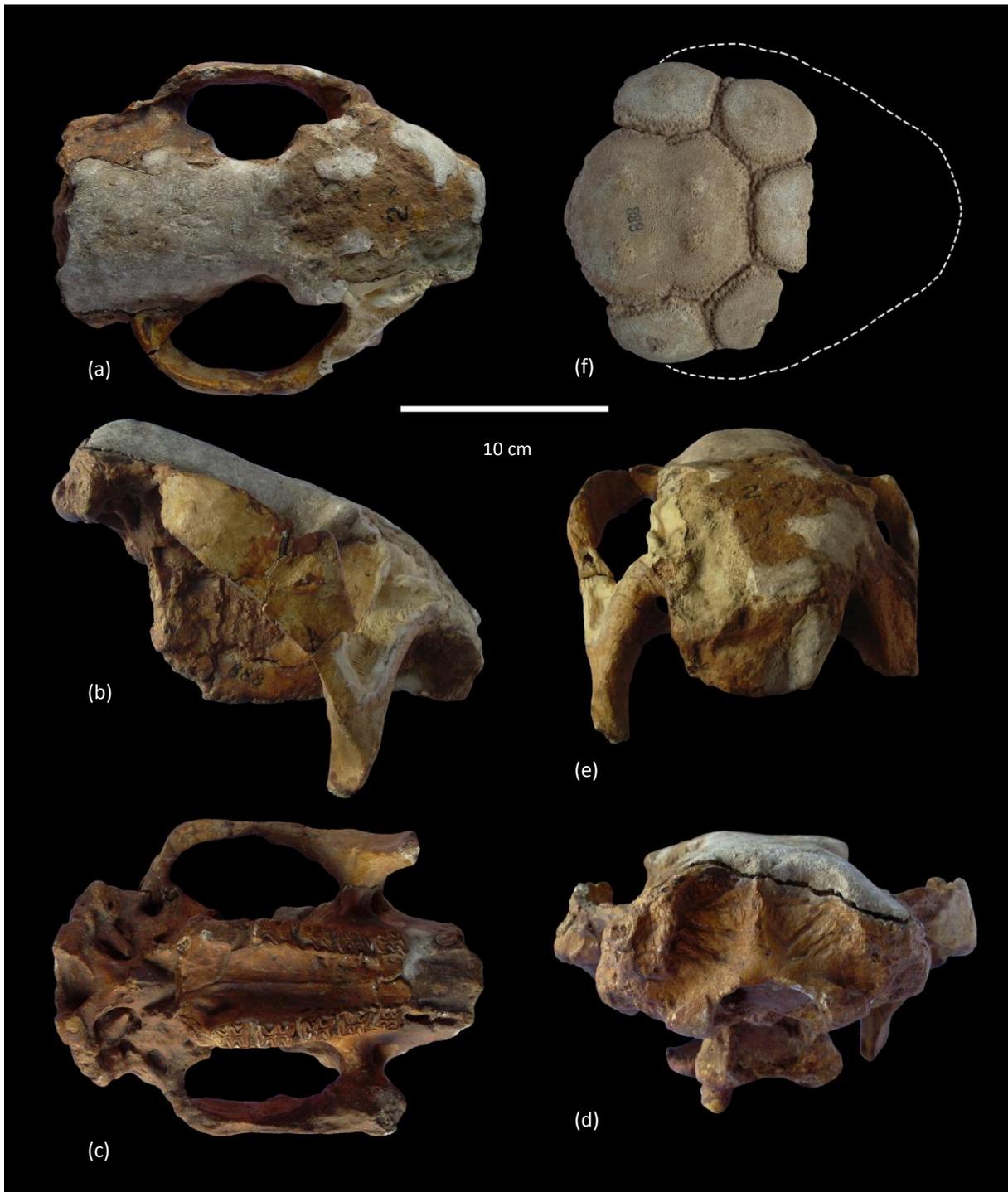


Figura 22. *Pseudoplohophorus benvenutii*, holotipo. Cráneo (CC-MUFCA 1388, ex MMC 888), en vistas: (a) dorsal; (b) lateral derecha; (c) ventral; (d) posterior y (e) anterior. (f) Fragmento posterior de escudo cefálico en vista externa (MMC 888).

RESEÑA.— En su monografía publicada en 1949, Castellanos describe un nuevo ejemplar de gliptodonte procedente del “mesopotamiense” de Uruguay, asignándolo a la especie *Stromaphoropsis scavinoi*. El mismo se hallaba representado por un tubo caudal completo, un anillo caudal y parte de otro, y un fragmento de escudo cefálico. Años más tarde, el mismo autor reporta la

presencia de otros restos no descriptos correspondientes al mismo individuo, y complementa su descripción previa con el agregado de un cráneo y partes de la coraza. A su vez, utiliza al ejemplar como holotipo de una nueva especie: "*Stromaphoropsis benvenuti*" (Castellanos, 1954).

Perea (2005) transfiere la especie al género *Pseudoplohophorus*.

DESCRIPCIÓN.— CRÁNEO.— Esta pieza se encuentra erosionada y artificialmente reconstruida a nivel de la región nasal, frontal y parietal, lo cual impide apreciar su perfil lateral (Fig. 22a-e).

Castellanos (1954) realiza una descripción de este cráneo comparándolo principalmente con un ejemplar hasta entonces inédito asignado por el autor a la especie "*Eosclerocalyptus planus*" (CC-MUFCA 703) y secundariamente con el holotipo de "*Eosclerocalyptus lilloi*" (MACN-Pv 4853). Es de notar que ambas especies son consideradas actualmente sinónimos junior de *E. proximus* (véase nota 16 al pie en pág. 79). Las comparaciones realizadas por el referido autor han sido tomadas como posibles caracteres diagnósticos de la especie en estudio.

La dentición presenta el primer molariforme de sección transversal ovo-circular, y el segundo elíptico-oval. El alvéolo conservado del tercer molariforme (lado izquierdo) sugiere que este tendría una trilobulación incipiente. La dentición se torna totalmente trilobulada a partir del cuarto molariforme (Fig. 23).

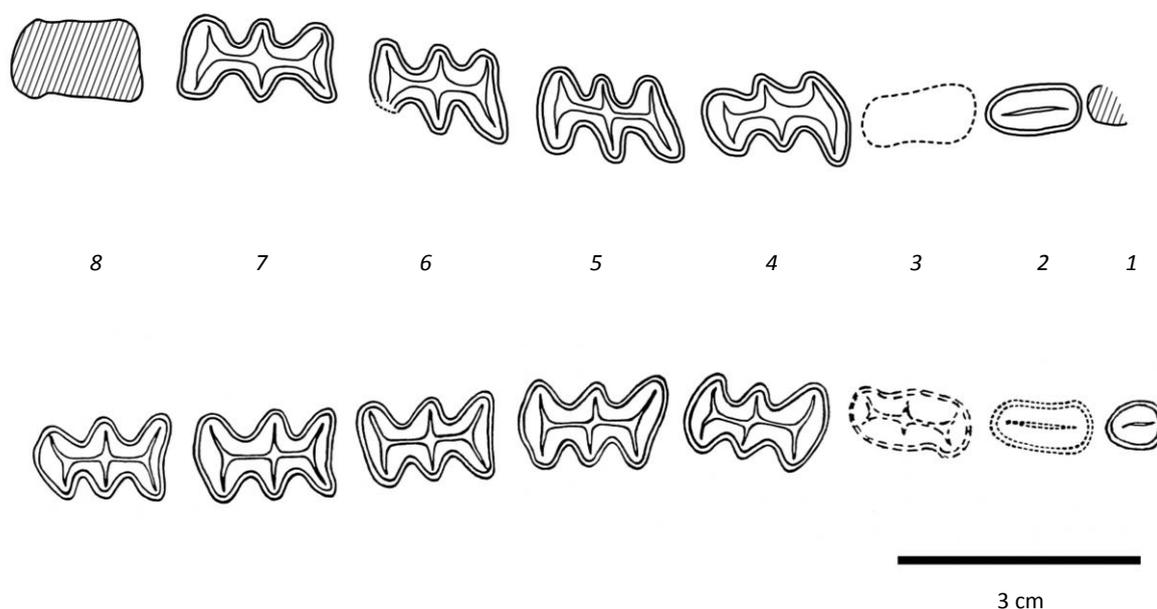


Figura 23. *Pseudoplohophorus benvenuti*, holotipo (CC-MUFCA 1388, ex MMC 888). Ilustración esquemática de la serie dentaria superior (ilustración de serie izquierda adaptada de Castellanos, 1954).

ESCUDO CEFÁLICO.— La parte conservada comprende la placa central posterior, parte de otra central delante de esta y dos pares de figuras laterales (Fig. 22f). La placa central posterior está formada por la fusión de 4 piezas, rasgo que es utilizado por Castellanos para diferenciar este escudo del de "*Eosclerocalyptus planus*" (ROVERETO, 1914), especie en la cual según el autor la correspondiente placa estaría formada por la unión de 3 partes.¹⁷ La cara externa de esta placa no presenta rastros de suturas, pero en ella se observan 4 protuberancias redondeadas separadas por zonas más deprimidas; los márgenes de la placa presentan una zona rugosa formada por crestas y pozos. La cara interna es lisa y con pequeños orificios. La placa central media se conserva parcialmente, la zona rugosa que presenta en la periferia es pequeña y uniforme; la cara interna presenta orificios dispuestos en circunferencia.

Las placas de las filas laterales son de contorno tendiente a hexagonal, de superficie convexa y con una suave protuberancia central. De acuerdo con el autor, sus bordes externos habrían articulado con otras placas más pequeñas, tal como acontece en "*Eosclerocalyptus planus*". Las caras internas de estas placas son lisas, cóncavas, con orificios pequeños y canalículos. De la placa derecha de la segunda fila solo se conserva una parte.

CORAZA.— El mayor de los fragmentos de coraza preservados tiene una longitud máxima de 64 cm y comprende parte de la región dorsal y lateral izquierdas (Fig. 24a).

La ornamentación de la región dorsal consiste en una figura central de contorno tendiente a circular, plana o deprimida (aunque en menor grado que en *Pseudoplohophorus rebuffoi*), rodeada por una fila completa de 11 a 16 figuras periféricas poligonales de superficies más elevadas (Fig. 24a y b). Hacia la zona lateral las placas se disponen formando hileras transversales, y tienden a adquirir contornos cuadrangulares (estando elongadas en sentido antero-posterior), con las figuras periféricas más reducidas en los flancos dorsal y ventral de cada placa. Hacia el borde posterior del fragmento de coraza (sector inferior derecho, posicionando la pieza tal como se ilustra en la Fig. 24a) las figuras centrales de las placas son relativamente mayores en comparación con las figuras periféricas (las cuales se hacen más pequeñas) y se hallan desplazadas hacia atrás, observándose una segunda fila incompleta de figuras periféricas ubicada en el margen anterior de estas placas.

¹⁷ Actualmente sinónimo posterior subjetivo de *Eosclerocalyptus proximus* (MORENO & MERCERAT, 1891) ZURITA & ARAMAYO, 2007. Es de notar que en la diagnosis enmendada y redescipción de esta última especie realizada por Zurita (2007a), este autor reconoce una mayor variabilidad para la configuración del escudo cefálico.

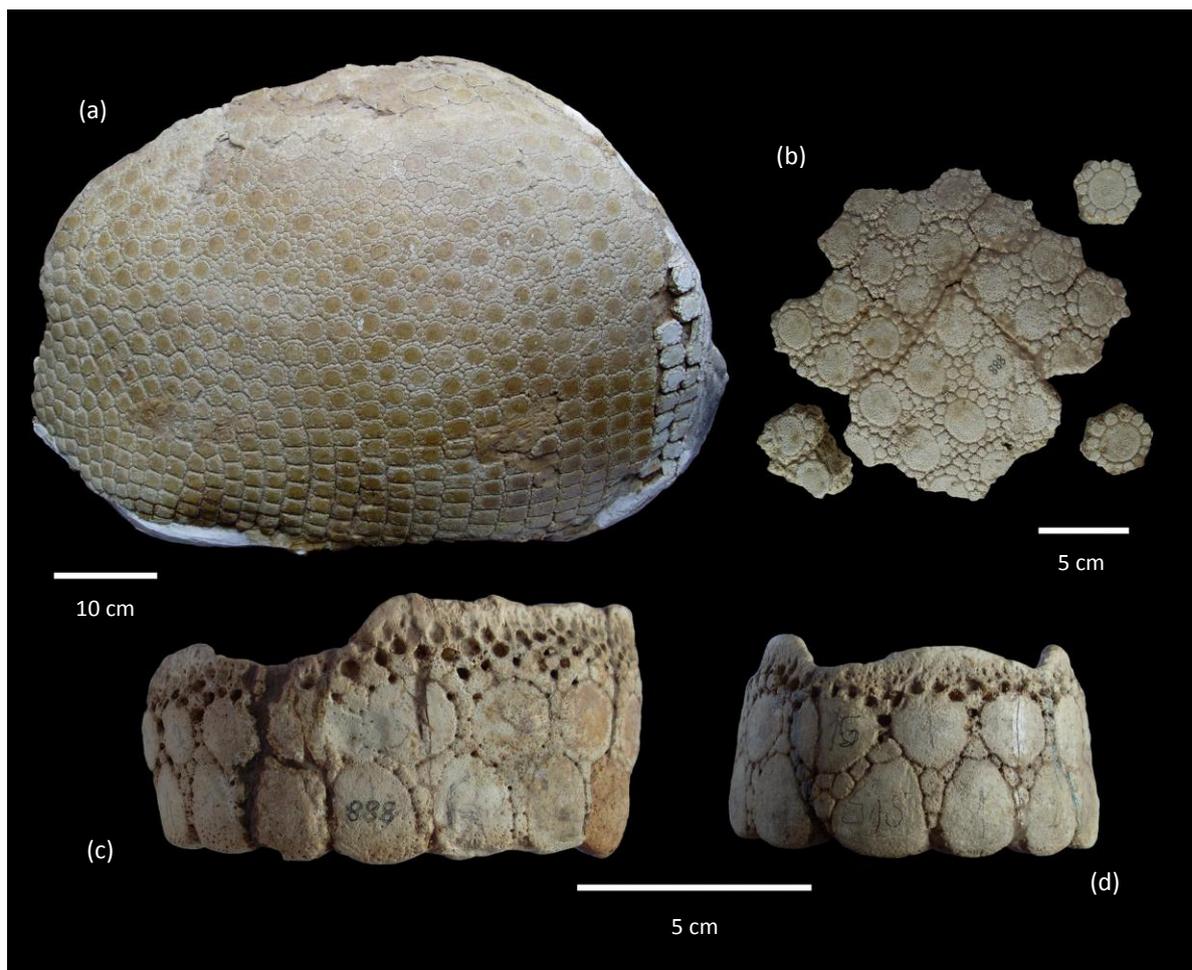


Figura 24. *Pseudoplohophorus benvenuti*, holotipo (MMC 888). (a) fragmento dorso-lateral izquierdo de coraza; (b) fragmento de coraza de la región dorsal y placas sueltas; (c) fragmento de antepenúltimo anillo caudal en vista lateral derecha; (d) penúltimo anillo caudal en vista dorsal.

ANILLOS CAUDALES.— Es de notar que Castellanos (1949) identifica al fragmento de anillo caudal de mayor tamaño como “antepenúltimo”, y al anillo de menor tamaño como “penúltimo” (Fig. 24c y d). No obstante, en la exposición que realiza este autor no resulta claro si a su criterio el denominado “penúltimo” articularía posteriormente con un último anillo libre, o directamente con el anillo basal fijo del tubo caudal. De momento las cualidades del material no permiten hacer mayores determinaciones en este sentido, por lo que se mantiene el criterio del autor únicamente con el fin de facilitar la identificación de estas piezas en la presente sección.

El más pequeño de estos anillos (“penúltimo” para Castellanos) se encuentra bastante completo (Fig. 24d), estando parcialmente reconstruido en su cara ventral. Su sección transversal es igual a la de la base del tubo caudal (oval, con el extremo dorsal algo aplanado), pero de mayor tamaño. La superficie interna es lisa, sin vestigios de suturas entre placas, con algunas perforaciones grandes y cuatro superficies rugosas para la articulación con las apófisis de su correspondiente vértebra

caudal. En la superficie externa el autor distingue una zona articular anterior de aspecto rugoso y con el borde más engrosado hacia las caras laterales y ventral, seguida por dos filas de placas; la más distal de estas con un borde posterior libre de aspecto festoneado por la configuración que adquieren las placas (redondeadas y sin figuras periféricas en su flanco distal). Los surcos que separan a las figuras presentan orificios pequeños pero bien visibles. Las figuras mayores son de formas circulares o elípticas, de superficie lisa y convexa.

El fragmento de anillo de mayor tamaño (“antepenúltimo” para Castellanos) conserva las caras dorsal y lateral derecha (Fig. 24c). La superficie interna presenta similares características a las del anillo anteriormente descrito. En la superficie externa, la zona articular se presenta con su borde más alto y espeso hacia la cara lateral, mientras que hacia la cara dorsal este se torna más angosto y delgado. Le sigue al borde articular una zona con perforaciones de gran tamaño, más abundantes y ocupando una mayor extensión hacia la cara lateral. La fila anterior está compuesta por figuras mayores de formas circulares, de superficie lisa, desde casi planas a convexas; las figuras periféricas adquieren la forma de tabiques en algunos sectores. La fila posterior presenta las figuras mayores de superficies planas o suavemente convexas, con formas tendiendo a elíptico-ovaladas en la cara dorsal, y a circulares en la cara lateral.

TUBO CAUDAL.— Castellanos reconoce en esta pieza un *extremum proximum* constituido por dos “anillos” soldados vestigiales, siendo el basal o proximal (“penúltimo anillo soldado” para el autor) el más conspicuo (Fig. 25). A nivel proximal el tubo se halla comprimido en sentido transversal, presentando una sección elíptico-ovalada (con el eje mayor en sentido dorso-ventral), mientras que hacia la mitad del tubo la sección tiende a ser circular y a nivel distal nuevamente se torna elíptica, pero con una compresión dorso-ventral (con el eje mayor en sentido transversal).

En el *extremum remotum* el *apex* se presenta asimétrico, con la figura terminal derecha más proyectada hacia atrás. Las figuras terminales son de contorno elíptico-ovalado y se encuentran separadas por un canal longitudinal más amplio en la cara dorsal, con presencia de figuritas periféricas. Las caras laterales presentan 4 pares de figuras laterales de superficies convexas, que disminuyen de tamaño y se tornan cada vez más lisas en sentido disto-proximal (Fig. 25b y d). Sus contornos son elíptico-ovalados con los extremos redondeados (a excepción del primer par, en el que resultan algo más aplastados). Están rodeadas de figuras periféricas principalmente en los flancos dorsal y ventral, con formas cuadrangulares, pentagonales, redondeadas o reducidas a pequeños listones, estando mejor delimitadas en los pares II-IV.

Según Castellanos (1949) la cara dorsal presenta una ornamentación similar a *Stromaphorus*, con las figuras mayores rodeadas por una fila completa de figuritas periféricas bien delimitadas, algo más elevadas y separadas por surcos bien visibles (Fig. 25a). Esta cara no presenta perforaciones, a

diferencia de *P. orientalis*. El autor distingue entre figuras marginales y centrales, en su mayoría de contornos elípticos a ovalados y de superficies lisas y convexas, siendo las primeras de mayor tamaño que las últimas. Las figuras periféricas pueden aparecer en filas completas o incompletas, en número variable de 9 a 16, de formas poligonales o reducidas a listones y haciéndose menores hacia la parte proximal.

La cara ventral presenta figuras de superficies tendiendo a convexas, más lisas que en la cara dorsal (Fig. 25b). El autor también reconoce figuras marginales y centrales, siendo en general de contornos irregulares (ovales, elípticos, subcirculares o de ángulos redondeados). Hacia la región posterior del tubo estas figuras presentan la parte posterior más elevada. Las figuras periféricas son más pequeñas, estando algunas reducidas a tubérculos, y se presentan en número variable de 4 a 18 formando filas completas o incompletas. Todas estas figuras están separadas por surcos profundos con algunas perforaciones reducidas, poco profundas y distanciadas.

Tal como se indicó anteriormente, el *extremum proximum* estaría constituido según el autor por remanentes de dos anillos soldados, formados a su vez por dos filas de figuras cada uno, y entre ellos una fila incompleta de placas visibles mayormente en las caras dorsal y ventral (Fig. 25a y c). Las figuras mayores que forman estas filas son de superficie lisa y convexa, de contornos ovalados o tendiendo a circulares, siendo las de mayor tamaño las dispuestas en las caras laterales. Las figuras periféricas son poligonales y algo elevadas, de mayor tamaño que las del *extremum remotum* y formando en la mayoría de los casos coronas completas (en algunos sectores filas incompletas y en otros dispuestas en doble hilera), se presentan en número variable entre 6 y 18. Las perforaciones son escasas, pequeñas y superficiales, y aparecen en las intersecciones de los surcos.

El anillo soldado más proximal (basal) se presenta sobresaliendo del resto de la superficie del tubo, principalmente en la cara dorsal; está delimitado por un surco profundo y amplio, sin figuritas periféricas ni orificios. En la zona articular es más ancho, presentando una escotadura a cada lado; hacia esta zona los orificios son de mayor tamaño y las figuras periféricas se reducen a pequeños tubérculos. El borde articular presenta un aspecto estriado por la presencia de pequeños canales longitudinales.

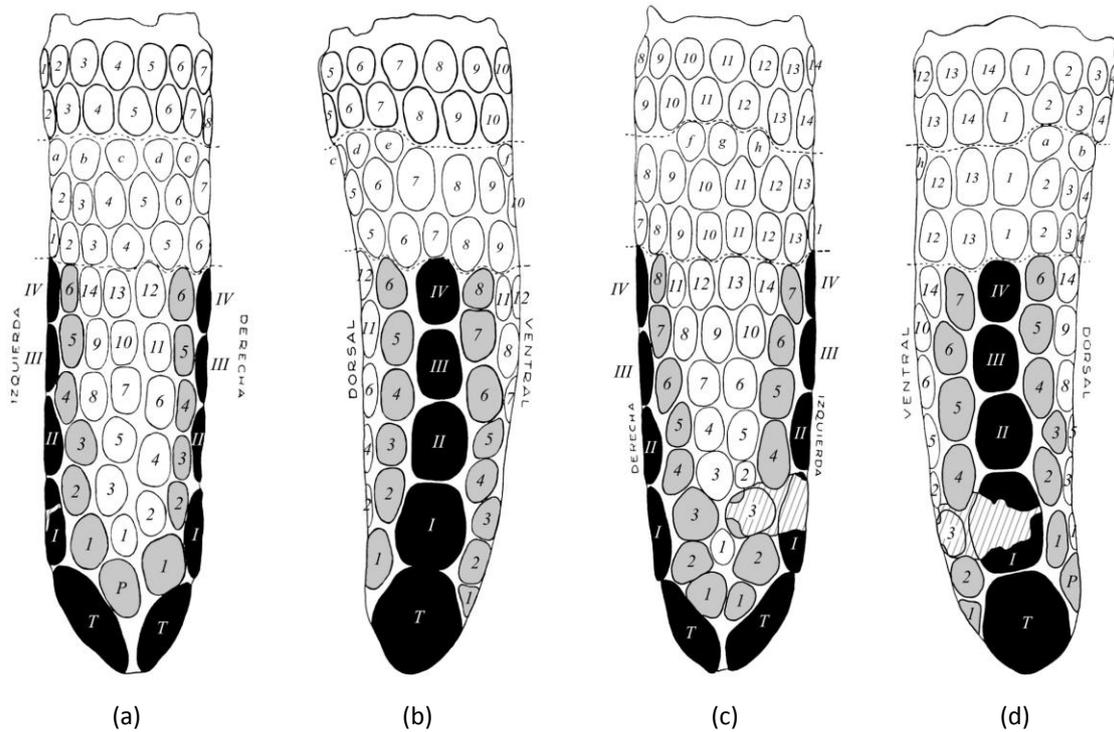


Figura 25. *Pseudoplohophorus benvenuti*. Tubo caudal, holotipo (MMC 888). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (ilustraciones modificadas de Castellanos, 1949).

OBSERVACIONES.— El cráneo de este ejemplar se encuentra en la ciudad argentina de Rosario (CC-MUFCA 1388), mientras que el resto permanece en su ubicación original en la ciudad de Colonia (MMC 888).

Si bien el fragmento mayor de coraza (Fig. 24a del presente trabajo) es identificado por Castellanos (1954: 4) como de la región izquierda, en las leyendas de las figuras 8 y 9 de su trabajo este autor brinda referencias espaciales que sugieren que la pieza es considerada como del lado derecho. No obstante, de la descripción que se brinda de este fragmento en la pág. 82 del presente trabajo, se desprende que el mismo corresponde al lado izquierdo.

El fragmento de coraza fotografiado en la Fig. 24b, corresponde al que se observa en la figura 3 de Castellanos (1954). No obstante, actualmente esta pieza se encuentra fragmentada en varias partes.

En cuanto al tubo caudal, Castellanos establece una analogía entre este y los de *Plohophorus coronatus* ROVERETO, 1914 por la presencia de una doble hilera de figuras periféricas que separan el anillo basal fijo del resto del tubo. No obstante, en el caso de la presente especie esta doble hilera se hace visible solo en las caras laterales (Fig. 25b y d), al tiempo que en las caras dorsal y ventral aparece en su lugar una fila incompleta de figuras mayores. Finalmente, es de notar que esta pieza se haya parcialmente reconstruida con yeso a nivel de la figura lateral I izquierda (Fig. 25d).

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— El ejemplar es referido por Castellanos (1949, 1954) al piso “Mesopotamiense” de la “formación Arauco-Entrerriana”. Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994) lo refieren a la Formación Kiyú (actualmente considerada parte de la Formación Camacho). En publicaciones más recientes este y otros materiales colectados *in situ* al pie de las barrancas de San Gregorio son asignados efectivamente a la formación Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío) (e.g. Perea, 1998; Sprechmann *et al.*; 2000; Perea, 2005; Perea *et al.*, 2011, 2013).

***Pseudoplohophorus rebuffoi* (CASTELLANOS, 1954) PEREA, 2005**

(Figs. 26-28. Tablas VI-VIII)

***Stromaphoropsis* sp.**

Castellanos, 1949: 7, 9, 33. [*partim.*]

***Stromaphoropsis rebuffoi* CASTELLANOS, 1954**

Castellanos, 1954: 1-5, 14-23 Láms. VII-IX. *nov. sp.*

Francis & Mones, 1965: 70. / Mones & Francis, 1973: 50. / Mones, 1979: 12. / Fariña, 1981: 780, 785-786, 792-793. / Calcaterra, 1983: 6. / Mones, 1986: 240. / Perea, 1993a: 21, 22, 23, 27, 29, 34, 58. / Perea *et al.*, 1994: 376. / Perea, 1998: 16. / Sprechmann *et al.*, 2000: 62. / Zurita, 2007a: 11.

***Stromaphoropsis rebuffoi* [*sic.*]**

Aznárez, 1989: 36.



Figura 26. *Pseudoplohophorus rebuffoi*, holotipo (MMC 880). (a) húmero derecho en vista anterior (a la izquierda) y posterior (a la derecha); (b) radio derecho en vista anterior (a la izquierda) y posterior (a la derecha); (c) ulna derecha en vista anterior (a la izquierda) y posterior (a la derecha); (d) parte distal de fémur izquierdo en vista anterior (a la izquierda) y posterior (a la derecha) (calcotipo, CC-MUFCA 56); (e) vértebra cervical en vista anterior (arriba) y posterior (abajo).

***Pseudoplohophorus rebuffoi* CASTELLANOS, 1954 (PEREA, 2005)**

Perea, 2005: 177, 179-182, 184, 185. *nov. comb.*

Perea *et al.*, 2008: 263. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2013: 190-191.

TIPO.— **Holotipo:** MMC 880/CC-MUFCA s/n (mismo ejemplar). **MMC 880:** Húmero, radio y ulna derechos; fragmentos de coraza de la región lateral izquierda (parte anterior y media); tubo caudal parcialmente reconstruido. **CC-MUFCA s/n** (ex MMC 880): Vértebra cervical; fragmento de costilla; huesos de mano y pie. No han podido ser identificados en las citadas colecciones el extremo proximal de radio izquierdo, costillas, fragmento distal de fémur izquierdo, astrágalo izquierdo, fragmento posterior de escudo cefálico y fragmentos de coraza de la región lateral derecha, mencionados por Castellanos (1954). Colectado *in situ* por Bautista Rebuffo el 27 de abril de 1944 en la playa al pie de las barrancas de San Gregorio

(dpto. de san José). Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

Calcotipo: CC-MUFCA 56. Fragmento distal de fémur izquierdo; fragmento posterior de escudo cefálico.

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo la descripción de Castellanos (1954)] Placas de la coraza más próximas a la región dorsal con figura central tendiendo a circular, rodeada por 11 a 14 figuras periféricas en esta región. Placas del escudo cefálico de superficie rugosa y con protuberancia central; figura central posterior formada por la unión de cuatro piezas. Tubo caudal más largo, robusto y menos curvo que el de *Pseudoplohophorus benvenutii* (CASTELLANOS, 1954); con cuatro grandes figuras laterales, tendiendo a imbricadas (con la parte posterior más levantada que la anterior); figuras centrales y periféricas de las caras dorsal y ventral de mayor tamaño y en menor cantidad que en la mencionada especie; con escasas perforaciones.

ETIMOLOGÍA.— Dedicada al Dr. Bautista Rebuffo (1907-2005), médico de profesión aficionado a las ciencias naturales. Ex director del Museo Municipal de Colonia que hoy lleva su nombre.



RESEÑA.— La especie es descrita por Castellanos (1954) sobre un único ejemplar procedente de las barrancas de San Gregorio (depto. de San José), representado por varios restos exo y endoesqueletales. El autor incluye originalmente a la especie en el género *Stromaphoropsis* KRAGLIEVICH, 1932. Más recientemente, Perea (2005) la transfiere al género *Pseudoplohophorus*.

DESCRIPCIÓN.— **HUESOS INTERNOS.**— Castellanos (1954) no realiza una descripción de los restos endoesqueletales del ejemplar. En su conjunto, los huesos conservados del miembro anterior (húmero, radio y cúbito) y posterior (parte distal del fémur) presentan una configuración similar a la de otros integrantes de la subfamilia, tales como *Neosclerocalyptus* y *Hoplophorus*, si bien resultan de menor tamaño y robustez que en estos géneros. A modo de nota, el húmero es más largo y robusto que los de *P. absolutus* (Fig. 26).

CORAZA.— Las placas más próximas a la región dorsal presentan su figura central con un depresión en el centro, más que en *P. benvenutii*, estando a un nivel más bajo que las figuras periféricas. Hacia la zona marginal esta figura aumenta de tamaño en detrimento de las figuras periféricas, su contorno es circular a elíptico (con el diámetro antero-posterior mayor que el transversal) y su superficie tiende a ser más plana (Fig. 27).

ESCUDO CEFÁLICO.— Castellanos reconoce para este fragmento de escudo la presencia de una placa central posterior, una placa doble de posición anterior a esta, y dos placas laterales y dos marginales del lado derecho de la pieza (Fig. 27). Todas son de contorno groseramente poligonal.

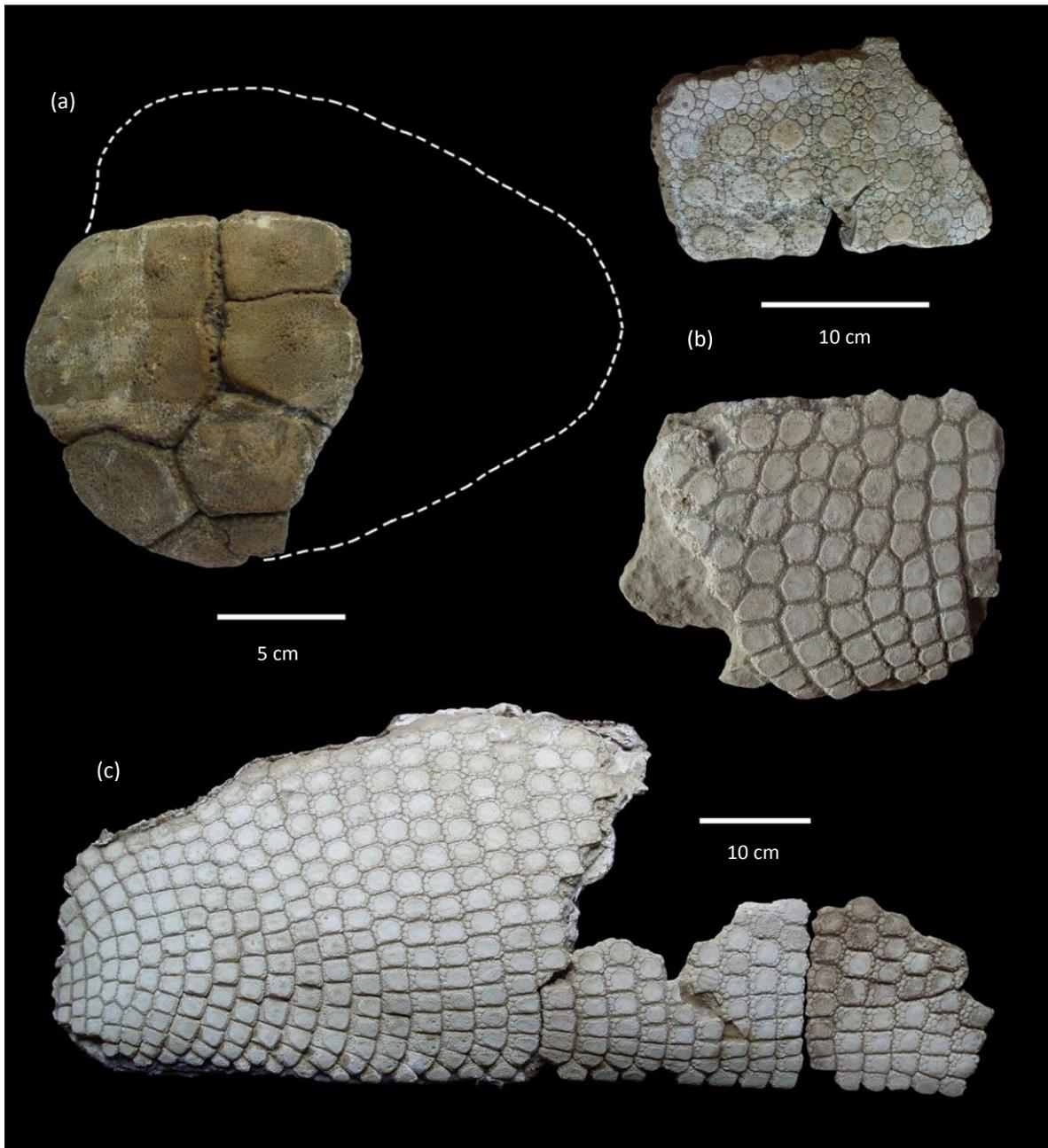


Figura 27. *Pseudoplohophorus rebuffoi*. (a) fragmento posterior de escudo cefálico (calcotipo, CC-MUFCA 56); (b) fragmentos de coraza (holotipo, MMC 880); (c) parte de la región lateral izquierda de la coraza (holotipo, MMC 880).

La superficie de estas placas en general es rugosa, debido a la presencia de numerosas perforaciones, y presenta una protuberancia áspera en el centro. La rugosidad de la superficie se acentúa en las zonas periféricas y libres de las placas. Los bordes que separan a las placas son ásperos, con varios dentículos. La cara interna es lisa (plana o cóncava), con numerosos orificios y algunos canalículos dispuestos irregularmente.

La placa central posterior es asimétrica y está formada por la unión de cuatro piezas, individualizables por la presencia de vestigios de suturas. En lugar de encontrarse otra placa central

de posición anterior a la ya descrita, se observan dos placas unidas por una sutura longitudinal muy estrecha.

TUBO CAUDAL.— Resulta casi recto, presentando una compresión transversal en el extremo proximal, que se vuelve dorso-ventral hacia el extremo distal. No conserva el anillo basal fijo (Fig. 28). El *apex* es menos agudo que el del tubo de *P. benvenutii*. Las figuras terminales son de contorno elíptico-oval, de superficie convexa y punteada, con la derecha más corta (lo que otorga asimetría a esta zona).

Las caras laterales muestran cuatro grandes figuras de tamaño decreciente en sentido disto-proximal. Presentan contornos elípticos a ovalados, superficie convexa, lisa y punteada, y muestran cierta imbricación al tener la parte posterior más levantada que la anterior (Fig. 28b y d).

La cara dorsal se encuentra deteriorada y está reconstruida prácticamente en su totalidad. Castellanos distingue figuras marginales y centrales (Fig. 28a), y especula sobre su número total. Se trata de figuras de contornos irregulares (tendientes a circulares, elípticos, ovalados), de superficie lisa y suavemente convexa.

La cara ventral está parcialmente deteriorada. El autor distingue entre figuras marginales y centrales (Fig. 28c), de contornos variables (elíptico, ovalado, subcircular o pentagonal irregular). En general presentan la parte posterior algo más levantada, produciéndose una cierta imbricación con las adyacentes. Las figuras periféricas se presentan en número de 11 a 15, de formas triangulares (principalmente en las zonas de intersección de los surcos), poligonales o como pequeños listones, son algo más elevadas que las otras figuras. Esta cara presenta pequeños y escasos orificios.

Del *extremum proximum*, Castellanos (1954) reconoce la presencia de tres filas de figuras mayores parcialmente deterioradas (estando mejor conservadas en la cara ventral), constituyendo las dos más proximales un “primer anillo soldado” vestigial, según el autor. Las características de estas figuras son las mismas que las del resto del tubo.

OBSERVACIONES.— El húmero, radio y cúbito, fragmentos de coraza y tubo caudal permanecen en su ubicación original (MMC 880). Mientras que un fragmento de costilla, una vértebra cervical y un lote de huesos autopodiales se encuentran en el Museo Universitario “Florentino y Carlos Ameghino”, en la ciudad argentina de Rosario (CC-MUFCA s/n). Este último lote merece la realización de un estudio pormenorizado, que eventualmente contribuya con la caracterización de la mano y/o del pie del presente taxón.

Calcos confeccionados en yeso de la porción distal de fémur y del fragmento de escudo cefálico han sido hallados en la colección del MUFCA. El resto de los materiales mencionados por Castellanos no ha podido ser localizado.

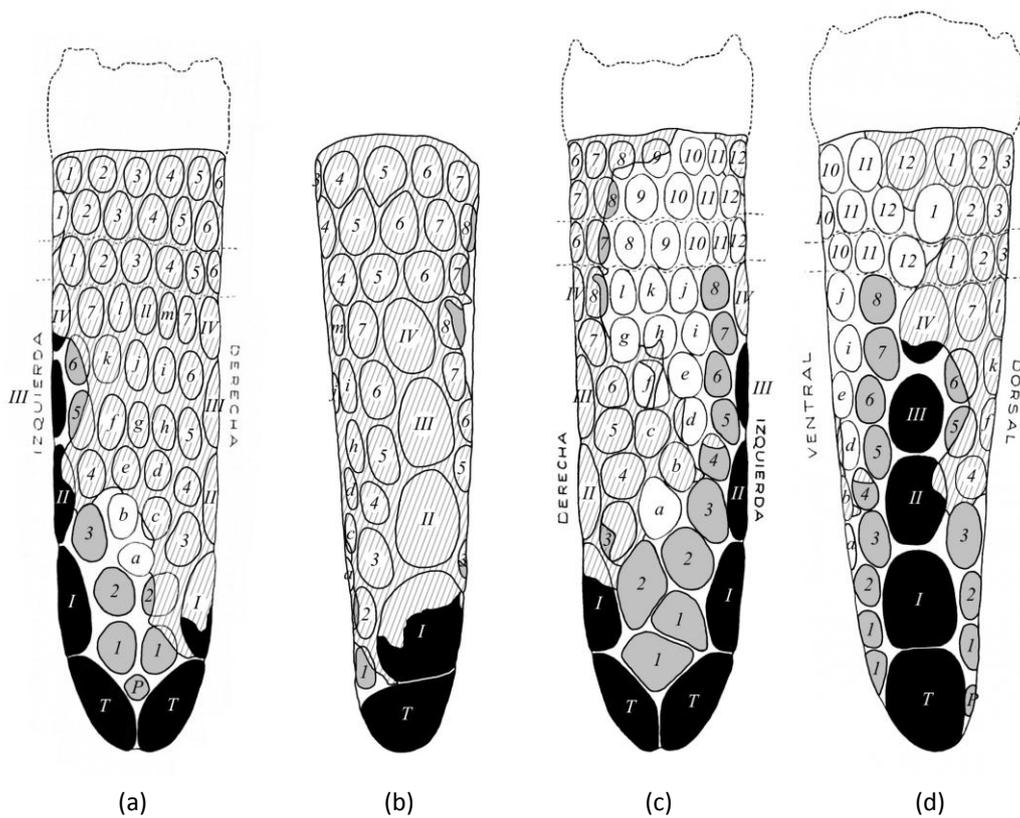


Figura 28. *Pseudophlophorus rebuffoi*. Tubo caudal, holotipo (MMC 880). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (ilustraciones a, c y d modificadas de Castellanos, 1954).

Es de notar que el autor de la especie menciona la presencia de un atlas entre los restos. No obstante, solo se ha encontrado una vértebra cervical posterior al axis en la colección del MUFGA (Fig. 26e), si bien acompañada de una etiqueta indicando “atlas”, por lo que es probable que se trate ésta de la vértebra aludida por el autor, habiendo sido erróneamente identificada en la descripción original del taxón.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Castellanos (1954) atribuye el ejemplar al “ piso Mesopotamiense ” de la “ Formación Arauco-Entrerriana ”. Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994) lo refieren a la Formación Kiyú (actualmente considerada parte de la Formación Camacho). En publicaciones más recientes la especie es referida a la Formación Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío) (*e.g.* Perea, 1998; Sprechmann *et al.*; 2000; Perea, 2005; Perea *et al.*, 2011, 2013).

***Pseudoplohophorus absolutus* PEREA, 2005**

(Figs. 29-35. Tablas I, IV-VIII)

***Stromaphoropsis* sp. [partim.]**

Perea, 1993a: 14-26, 34; 1993b: 24. / Perea, 1994: 19-20 (Fig. 1). / Perea *et al.*, 1994: 376, 378, 384, 388 (Fig. 3a-b). / Sprechmann *et al.*, 2000: 62.

Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis

Perea, 1998: 16. [partim.]

***Pseudoplohophorus* sp.**

Perea & Martínez, 2004: 112, 404-405 (Lám. X). / Fernicola & Porpino, 2012: 181-182.

***Pseudoplohophorus absolutus* PEREA, 2005**

Perea, 2005: 175-186 (Figs. 3-7). nov. sp.

Fernicola, 2005: 55, 111. / Zurita 2007a: 129, 281. / Fernicola, 2008: 567, 571. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Porpino, 2009: 117, 167, 169, 176, 180. / Porpino *et al.*, 2010: 923. / Perea *et al.*, 2011: 262, 276-277 (Lám. VI b,c). / Zamorano, 2012: 32, 34, 178, 179, 182-185, 189, 222, 227. / Perea *et al.*, 2013: 189-192 (Fig. 3). / Zamorano & Brandoni, 2013: 442, 443, 445, 449, 451. / Zamorano *et al.*, 2014: 35. / Tambusso & Fariña, 2015a: 1-5, 7, 9, 11-13.

***Pseudoplohophorus absolutus* [sic.]**

Porpino, 2009: 185. / Zamorano *et al.*, 2015: 5.

TIPO.— Holotipo: FC-DPV 475 y 595 (mismo ejemplar). Cráneo; mandíbula; atlas y vértebra compuesta; húmero izquierdo; mano izquierda representada por todos los huesos del carpo (pisiforme, cuneiforme, lunar, escafoide, trapezoide, magno y unciforme), metacarpianos II, III y IV, las tres falanges del dedo II, la primera falange y la ungual del dedo III, la primera y segunda falange del dedo IV, y la falange ungual del dedo V, además de un lote de huesos sesamoideos; fragmentos de pelvis y de vértebras sacras y caudales; placas del escudo cefálico; mitad posterior de la coraza dorsal y fragmento anterior derecho de ésta; tubo caudal; algunas placas de anillos caudales. Colectado *in situ* en dos etapas; primeramente por Martín Ubilla, Sergio Martínez, Richard Fariña y Daniel Perea el 25/5/1986; y luego por Daniel Perea y Martín Ubilla el 26/2/1991. Barrancas costeras de Arazatí (dpto de San José), en pelita gris verdosa basal, aproximadamente a 50 cm por encima de la

plataforma de abrasión. Formación Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

Paratipo: FC-DPV 1084. Hemimandíbula derecha; húmero izquierdo; placa de anillo caudal. Colectado por Daniel Perea en las barrancas costeras de Arazatí (dpto de San José). Formación Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

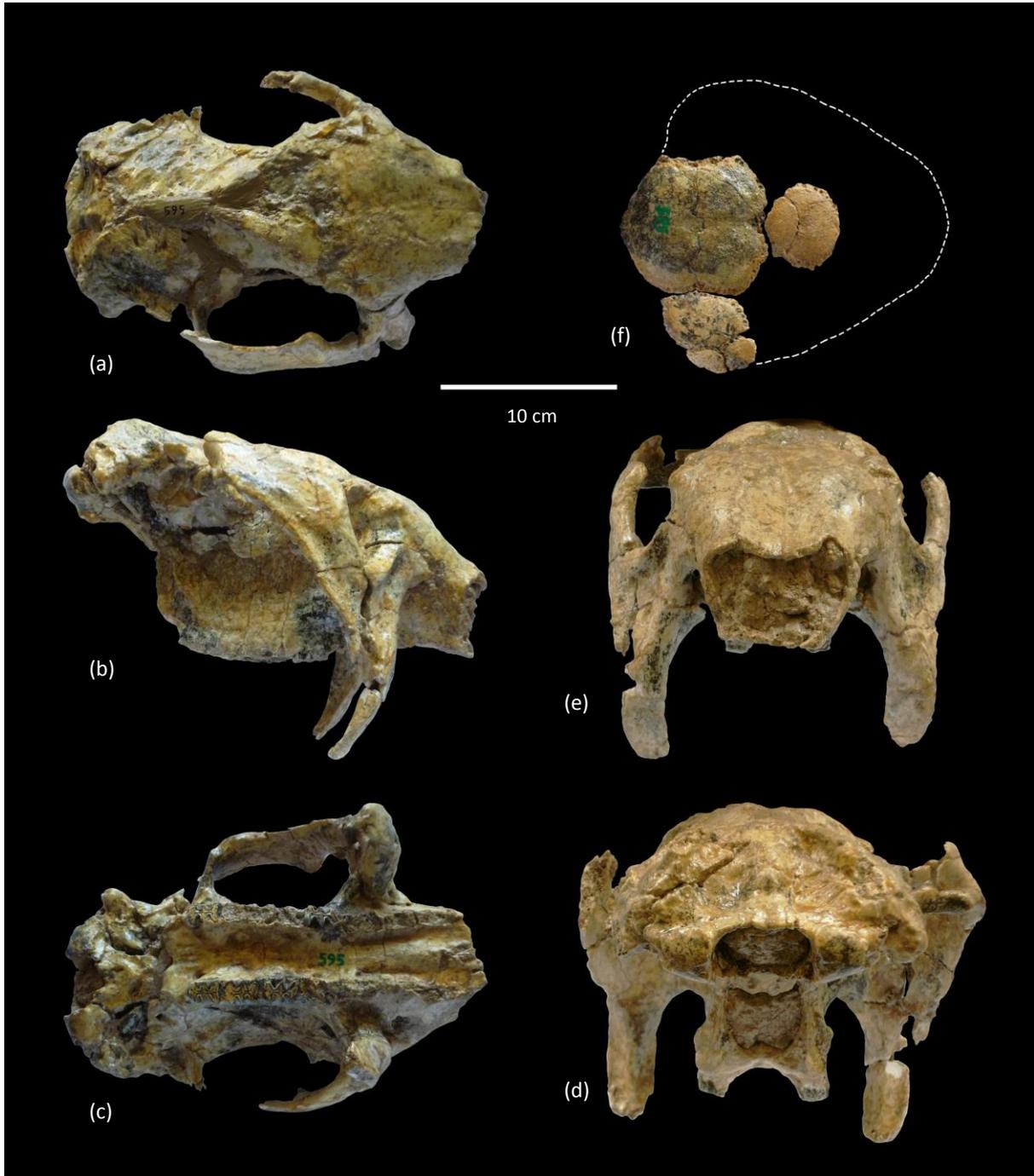
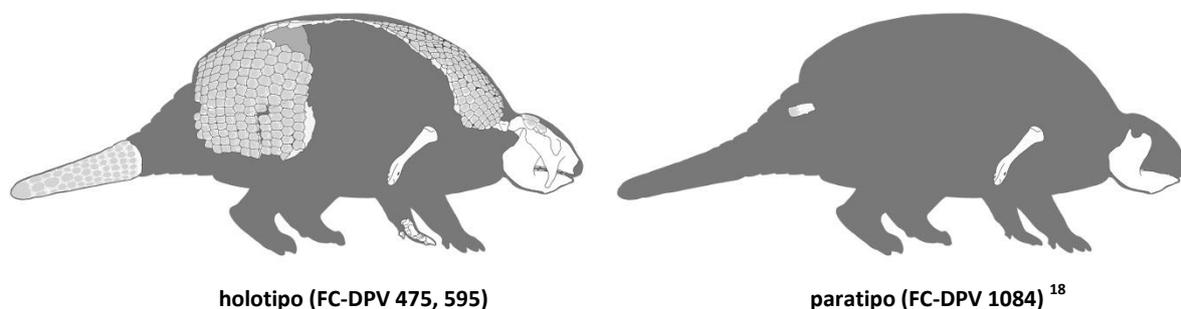


Figura 29. *Pseudoplohophorus absolutus*, holotipo. Cráneo (FC-CVF 475, 595), en vistas: (a) dorsal; (b) lateral derecha; (c) ventral; (d) posterior y (e) anterior. (f) Parte del escudo cefálico en vista externa.

DIAGNOSIS.– [sensu Perea (2005)] Tamaño intermedio entre ejemplares de *Eosclerocalyptus proximus* (MORENO & MERCERAT,

1891) y *Stromaphorus compressidens* (CASTELLANOS, 1925). Región occipital más amplia que en *Pseudoplohophorus benvenutii* (CASTELLANOS, 1954), con los cóndilos sobresalientes y muy separados entre sí y el foramen magnum deprimido y muy ancho. Morfología de M5 a M8 (únicos preservados) con una mezcla de caracteres de *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932 (M6 y M7 con último prisma de cara posterior marcadamente convexa) y de *P. benvenutii* (prisma anterior de M5 a M7 con inclinación hacia adentro y adelante). Patrón general de los molariformes inferiores similar a *Stromaphorus* CASTELLANOS, 1925 y *Neosclerocalyptus* PAULA COUTO, 1957, con una proyección que conforma una saliente en la cara anterior y la superficie de la cara posterior plano-cóncava. Tubo caudal mediano, intermedio entre el de *P. benvenutii*, más pequeño, y el de *P. rebuffoi* (CASTELLANOS, 1954), más grande. Placas del tubo con límites difusos entre sí y figura central de gran tamaño en relación a las periféricas, entre las cuales hay numerosos orificios, sobre todo en la cara dorsal. Tubo caudal con menor cantidad de orificios, figuras periféricas más evidentes y numerosas y placas menos convexas que en *P. orientalis* (AMEGHINO, 1889) y *P. francisi* MONES, 1970.

ETIMOLOGÍA.— Del latín *absolutus* (“completo”), por ser la especie con mayor cantidad de piezas conocidas dentro del género y uno de los mamíferos terciarios más completos del Uruguay (Perea, 2005: 179).



holotipo (FC-DPV 475, 595)

paratipo (FC-DPV 1084)¹⁸

RESEÑA.— La especie es descrita sobre dos ejemplares. El holotipo se encuentra representado por varios restos del exo y endoesqueleto, mientras que el paratipo únicamente por algunos elementos aislados (hemimandíbula, húmero y placa de anillo caudal). Vale notar que el holotipo es primariamente descrito como “*Stromaphoropsis* sp.” por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994).

DESCRIPCIÓN.— **HOLOTIPO.**— El cráneo en términos generales resulta similar al de *Plohophorus figuratus*. Es robusto, de rostro ancho y corto, con la región frontal abultada y la caja craneana y la región occipital amplias (esta última más ancha que la de la mencionada especie) (Fig. 29). En vistas dorsal y ventral se asemeja bastante al cráneo de *Pseudoplohophorus benvenutii*, y al igual que en esta especie presenta los arcos cigomáticos muy elevados en vista lateral, con gran espesor de la rama anterior. La constricción postcigomática es poco pronunciada como en *P. benvenutii*, mientras que la apófisis mastoidea es poco sobresaliente, diferenciándose así de *Neosclerocalyptus* y *Eosclerocalyptus*, y asemejándose más a *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga*.

La dentición resulta similar a la de *P. benvenutii* y *Stromaphoropsis scavinoi*, así como a la de *Eosclerocalyptus*, y se diferencia bastante de la de *Phlyctaenopyga* (Perea, 1993a, 2005). Las series

¹⁸ La ubicación de la placa de anillo caudal es tentativa y a título ilustrativo.

dentales se acercan a nivel de los M4-M5, como en *P. benvenutii*. Los primeros tres molariformes no se preservan en ninguna de las dos series. No obstante, por la forma de los alvéolos se puede inferir que el M3 es netamente trilobulado. Los M4 a M8 presentan tamaños similares entre sí (Fig. 31a).

La mandíbula es grácil, de escaso espesor. La rama ascendente es amplia, con la apófisis coronoidea algo elevada por encima del cóndilo. Las ramas horizontales son de mediana altura, con el borde ventral muy convexo (Fig. 30a).

La dentición inferior está casi completa, resultando similar a la superior (Fig. 30b, 31b). El tamaño y la trilobulación de los molariformes se uniformizan a partir del m5.

El atlas y el axis se asemejan a los conocidos para *E. proximus* (MLP 29-X-10-24), si bien el atlas es más grácil y tiene las facetas cefálicas más desarrolladas (como en *Plohophorus figuratus*), mientras que el axis tiene una apófisis relativamente más larga (Fig. 30d, e).

El húmero es más corto y grácil que el de *P. rebuffoi*, pero con crestas más acentuadas (Fig. 30c).

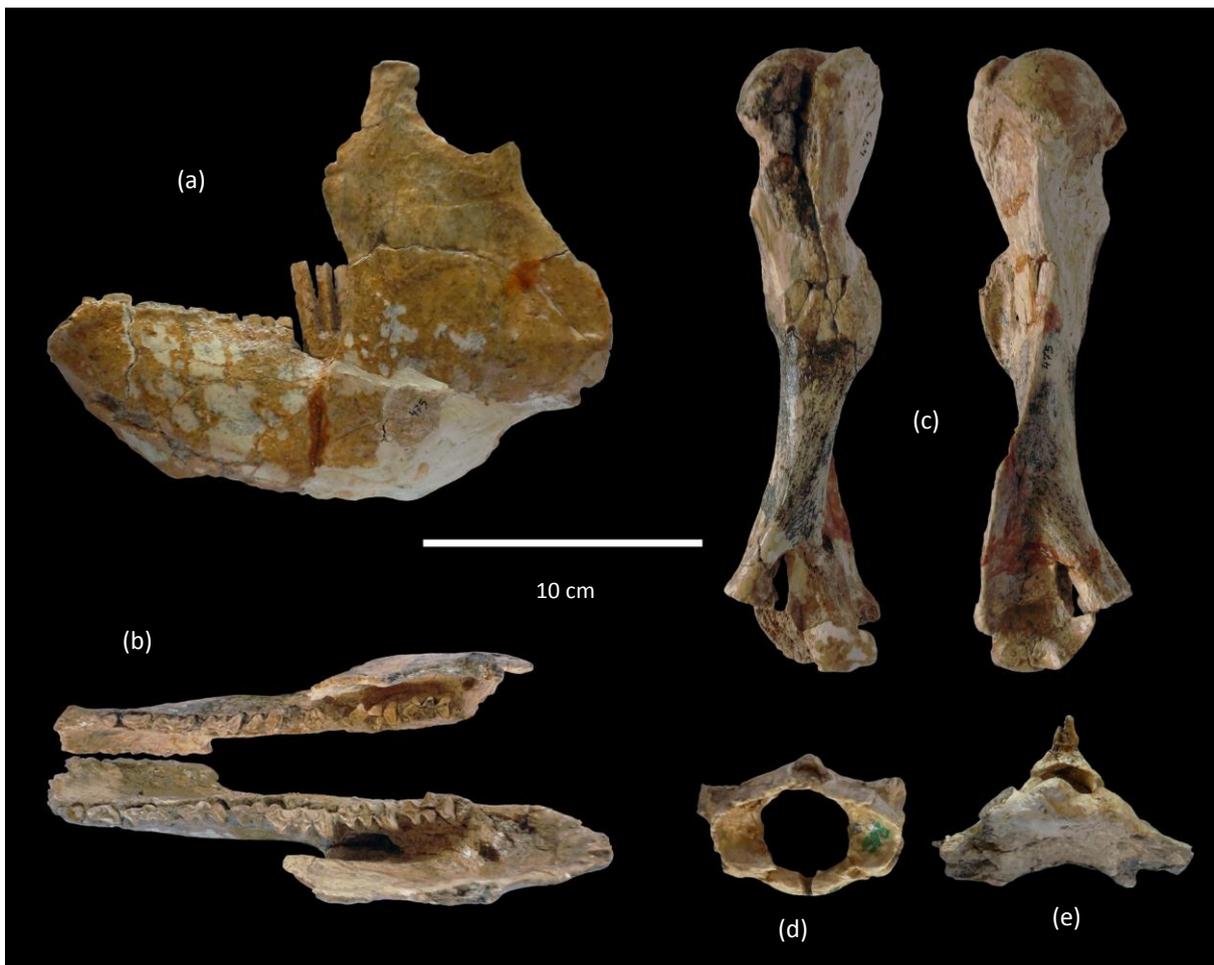


Figura 30. *Pseudoplohophorus absolutus*, holotipo (FC-CVF 475, 595). (a) hemimandíbula izquierda en vista externa; (b) hemimandíbulas en vista oclusal; (c) húmero izquierdo en vista anterior (a la derecha) y posterior (a la izquierda); (d) atlas en vista anterior y (e) axis en vista anterior.

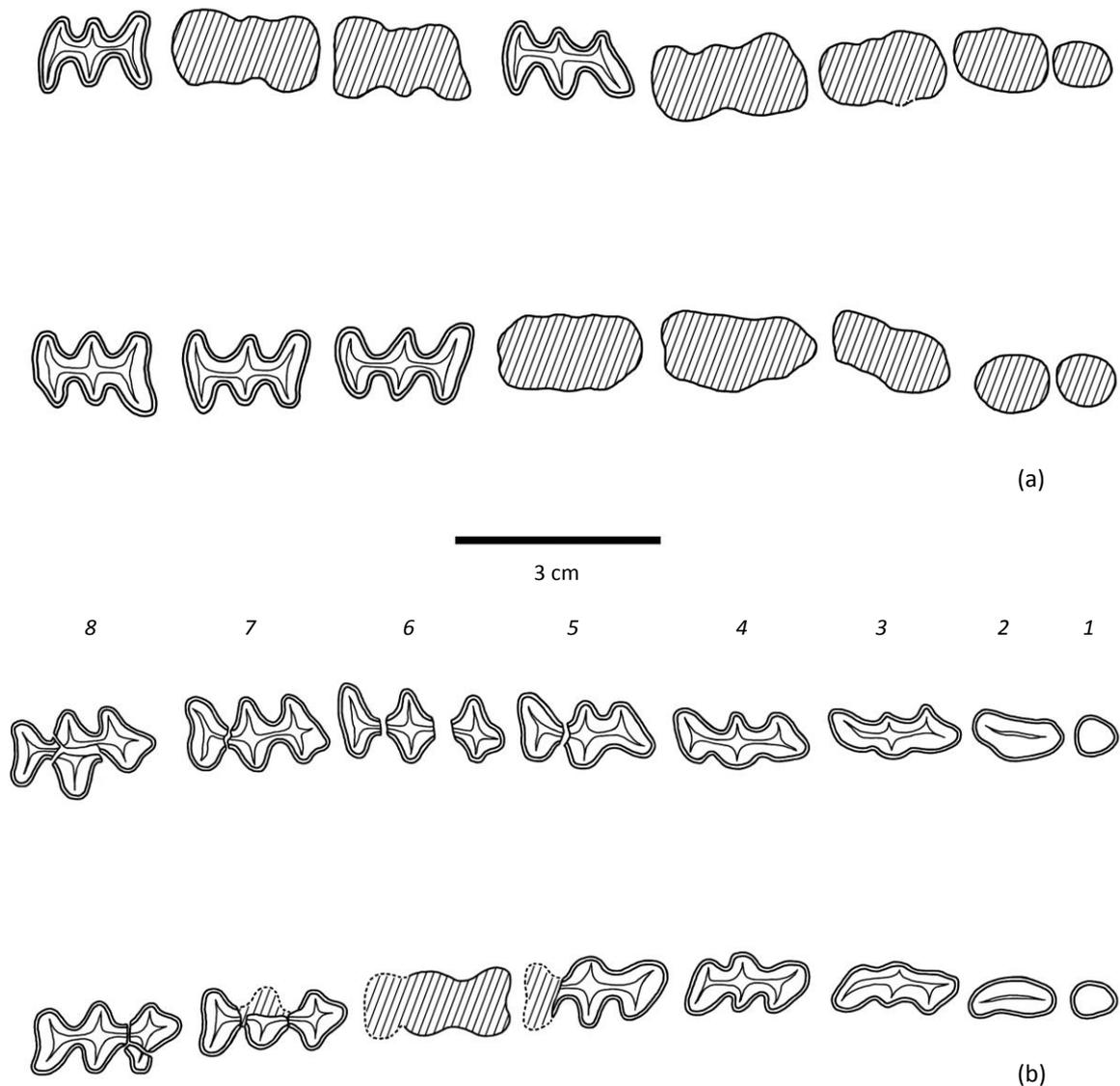


Figura 31. *Pseudoplophorus absolutus*, holotipo (FC-CVF 475, 595). (a) ilustración esquemática de la serie dentaria superior; (b) *idem* inferior.

La mano izquierda está representada por los huesos del carpo, y carece únicamente del metacarpal V, primera falange del dedo V, segunda falange de los dedos V y III, y falange ungueal del dedo IV (Fig. 32). En su conjunto la mano ofrece una configuración semejante a la observada en otros ejemplares de “hoploforinos” asignados a *Neosclerocalyptus* y *Panochthus* (véase Vinacci Thul, 1939), si bien resulta más grácil.¹⁹

Por otra parte, las vértebras sacras son transversalmente amplias. La pelvis es amplia y formada

¹⁹ A modo de nota, al momento no se ha podido determinar en el presente ejemplar si entre los demás huesecillos acompañantes primariamente identificados como “sesamoideos” se encuentra el trapecio. Nótese que solo un estudio pormenorizado del trapecio podría arrojar si este cuenta con una carilla articular para un eventual metacarpal I, y por consiguiente determinar si este gliptodonte cuenta con 5 dedos en las manos, en lugar de solo 4 como parece acontecer en las formas más terminales de la familia (Vinacci Thul, 1939, 1943).

por huesos de escaso espesor.

Del escudo cefálico se conservan la placa central posterior, otra probablemente central anterior a esta, y tres placas derechas (una lateral y dos marginales) (Fig. 29f). Todas presentan una superficie porosa rodeando a los bordes y una zona central circular rugosa. La placa central posterior presenta cuatro de estas zonas centrales rugosas. La morfología y ornamentación de estas placas se asemejan a las de *P. rebuffoi*, *P. benvenutii* y *E. proximus* (MLP 29-X-10-24; CC-MUFCA 703).

La coraza está representada por aproximadamente la mitad posterior y un fragmento de la región anterior derecha (Fig 33). Según Perea (1993a, 2005) su longitud total estimada sería de 95 cm a 1 metro, presentando un tamaño intermedio entre *Stromaphorus compressidens* y "*Eosclerocalyptus planus*"²⁰. El autor de la especie reconoce filas transversales de placas a lo largo de la coraza, con placas aumentando de tamaño y espesor desde la zona anterior a la lumbar (y luego volviéndose a reducir hacia el margen posterior), y desde los costados a la zona media.

Por otra parte, la superficie de las placas se hace más convexa hacia la zona posterior. En cuanto a sus formas, las placas dorsales próximas al plano sagital tienden a ser hexagonales hasta la zona media lumbar, y cuadrangulares en las últimas filas. En todas estas placas la figura central ocupa la mayor parte de la superficie y las figuras periféricas son pequeñas. Estas aparecen en número de 3 o 4 en las primeras filas anteriores y de 13 a 15 en la zona lumbar. Hacia el plano sagital la figura central tiende a ser circular y hacia los lados se hace más elongada en sentido antero-posterior siguiendo la forma rectangular de la placa. En esta zona las figuras periféricas anteriores son mayores que las posteriores (quedando la figura central desplazada hacia atrás), pudiendo haber dos filas de aquellas.

De acuerdo con Perea (1993a, 2005), en su conjunto estos patrones responden con los observados en las corazas de *P. benvenutii* y *P. rebuffoi*, y permiten diferenciar a estas especies de otros integrantes de la tribu –tales como *Stromaphoropsis scavinoi*, *Stromaphorus*, *Phlyctaenopyga* y *Plohophorus*– por presentar solo una fila completa de figuras periféricas; así como de *Eosclerocalyptus*, por el menor tamaño y mayor cantidad de estas figuras.

²⁰ Actualmente considerado sinónimo junior de *Eosclerocalyptus proximus* (MORENO & MERCERAT, 1891) ZURITA & ARAMAYO, 2007.

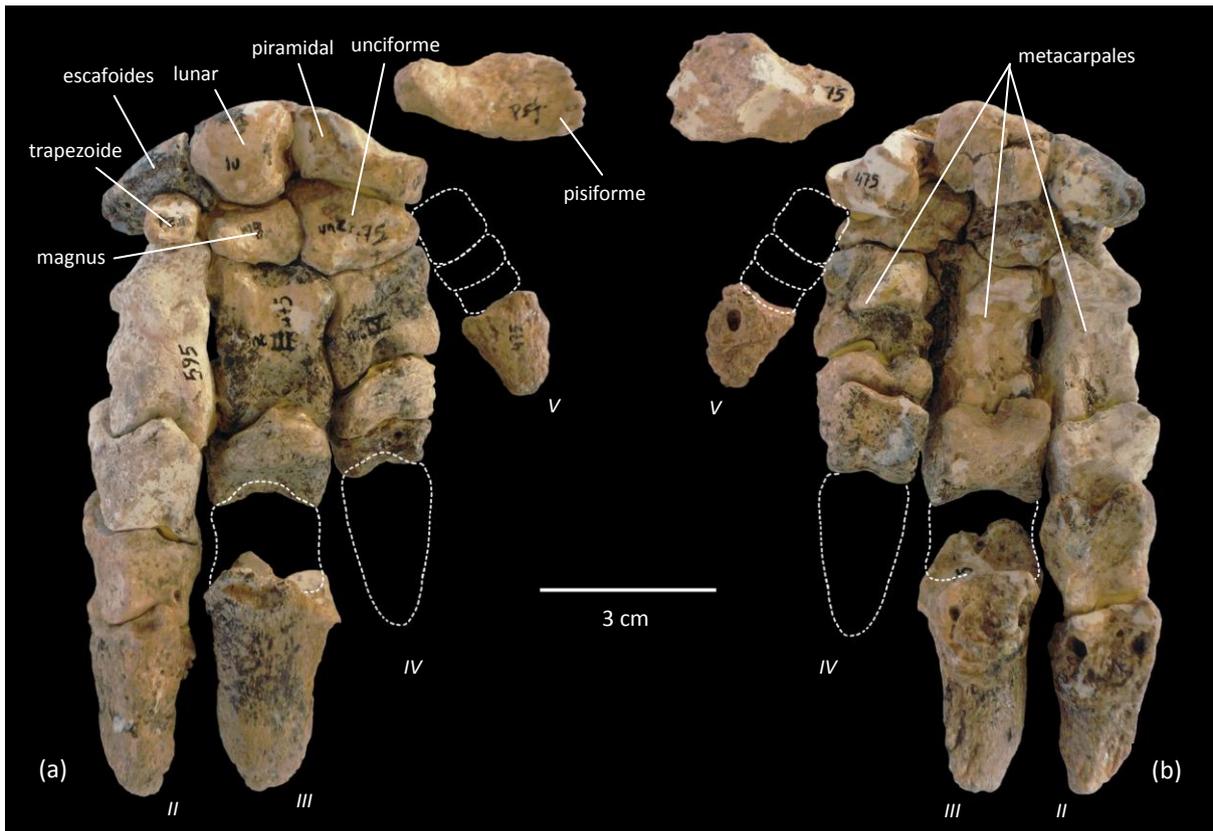


Figura 32. *Pseudoplohophorus absolutus*, holotipo (FC-CVF 475, 595). Parte de mano izquierda en vistas (a) dorsal y (b) palmar (huesos del carpo articulados a excepción del pisiforme).

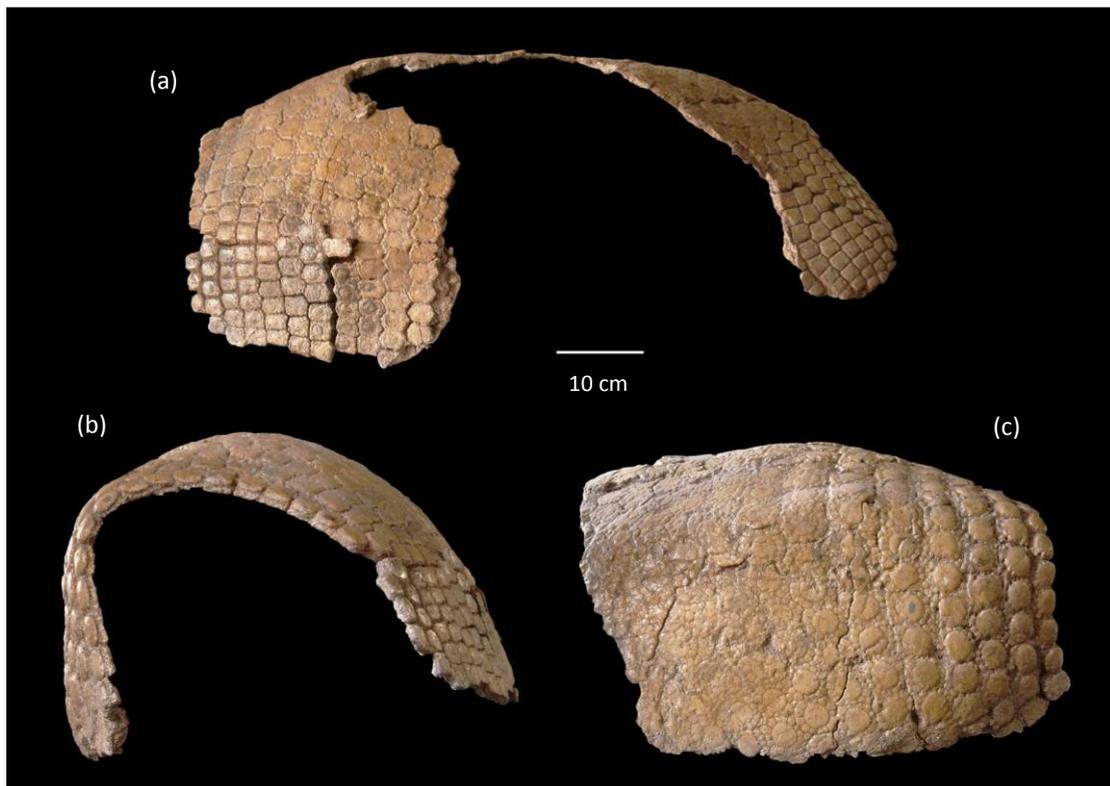


Figura 33. *Pseudoplohophorus absolutus*, holotipo (FC-CVF 475, 595). Parte de las regiones posterior y anterior derecha de la coraza, en vistas (a) lateral derecha, (b) posterior y (c) lateral izquierda.

Por otra parte, el tubo caudal se encuentra algo comprimido lateralmente a nivel del anillo basal soldado (Fig. 34). Los límites entre las placas que conforman el tubo son difusos. La ornamentación consiste en figuras mayores relativamente grandes en relación con las periféricas, las cuales están reducidas a pequeños tabiques óseos que alternan con grandes perforaciones, principalmente en la cara dorsal y en menor medida en las demás. Este rasgo lo asemeja a los tubos de *P. orientalis* (AMEGHINO, 1889) y *P. francisi*. No obstante, las perforaciones no son tan numerosas como en aquellos, a la vez que las figuras periféricas están más desarrolladas en el presente tubo. La cara ventral presenta surcos más reducidos en comparación con las demás.

Las figuras terminales son de contorno elíptico. Por su parte, el número de figuras laterales es discutible. Si bien a cada lado solo dos figuras destacan de las demás por su mayor tamaño, Perea (*op. cit.*) sugiere la posibilidad de considerar la presencia de otras dos figuras laterales dobles ubicadas en los extremos proximal y distal de la serie lateral (Fig. 34b y d). Es de notar que las grandes figuras laterales ocupan menos de la mitad de la longitud total del tubo, a diferencia de lo que acontece en los tubos de *P. orientalis* (CMA 54), *P. benvenutii* y *P. rebuffoi*.

PARATIPO.— La mandíbula y húmero presentan dimensiones y morfología similares a las del holotipo (Fig. 35).

OBSERVACIONES.— El holotipo fue colectado en dos etapas (en 1986 y 1991) sin tener conocimiento de que se trataba de un único individuo. En la primera colecta se obtuvo una hemimandíbula, el húmero, parte de la mano y fragmentos de anillos caudales. En la segunda se obtuvo el resto de los materiales. La constatación de que ambos lotes correspondían a un mismo ejemplar fue realizada tiempo después de su catalogación (Perea, 1993a, 2005).

Es de notar que en la descripción de esta especie Perea (2005) no utiliza el sistema de clasificación tribal para referir sistemáticamente al género *Pseudoplohophorus*, ubicándolo únicamente dentro de los “Sclerocalyptinae”, hecho observado por Fernicola (2008).

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994) atribuyen el holotipo de esta especie a la “Formación Kiyú”, actualmente considerada parte de la Formación Camacho. Perea (1998, 2005), Sprechmann *et al.* (2000) y Perea *et al.* (2011, 2013) la refieren a esta última unidad.

Por último, Perea (2005) define una biozona de asociación con esta especie y el roedor *Cardiaterium orientalis*, para el Piso/Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío).

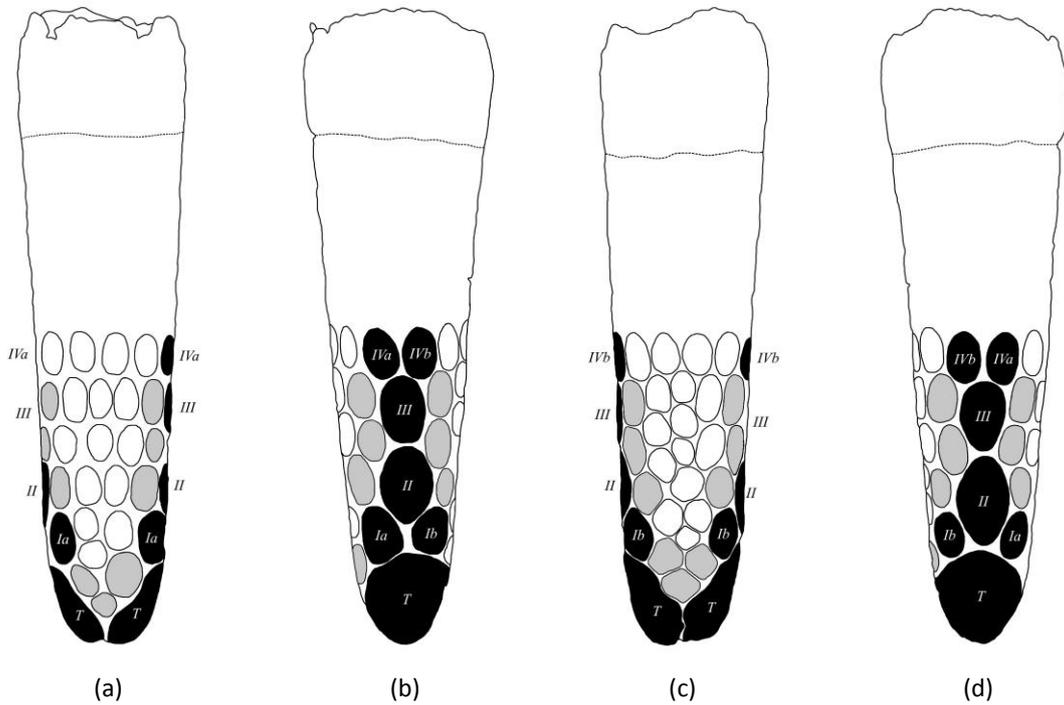


Figura 34. *Pseudoplophorus absolutus*. Tubo caudal, holotipo (FC-CVF 475, 595). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (ilustraciones basadas en las descripciones de Perea, 1993a, 2005).

***Pseudoplohophorus compressus* (CASTELLANOS, 1940) NOV. COMB. species inquirenda**

(Fig. 36. Tabla VIII)

***Teisseiria compressa* CASTELLANOS, 1940**

Castellanos, 1940: 5-8, 172, 175-176, 180, 182, 184-206, 209 (figs. 53-61). **nov. sp.**

Cabrera, 1944: 28-29. / Méndez-Alzola, 1944b: 245 (fig. 41 (3)). / Castellanos, 1945: 42. / Mones & Francis, 1973: 52. / Mones, 1979: 12. / Fariña, 1981: 785. / Mones, 1986: 240. / Perea, 1998: 16; 2005: 177. / Toriño *et al.*, 2008a: 252.

***Teisseiria compressa* [sic]**

Calcaterra, 1983: 6.

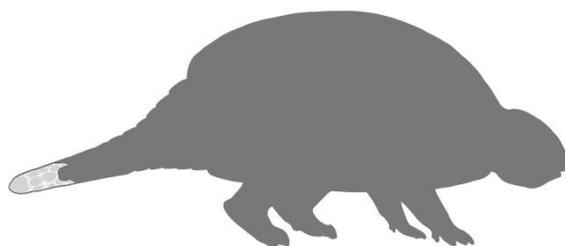
Tesiseiria* [sic] *compressa

Mones, 1986: 240.

TIPO.— Holotipo: **CC-MUFCA 1266, extraviado**²¹ (ex MPAB 2741). Fragmento distal de tubo caudal reconstruido. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José), colectado rodado en la resaca de la playa por Nicasio Placeres y donado a Alejandro Berro en febrero de 1932. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio). Calcotipo: **CC-MUFCA 39.**

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo parcialmente la descripción de Castellanos (1940)] Región distal del tubo caudal comprimida en sentido dorso-ventral. Figuras laterales anchas, invadiendo parcialmente las caras dorsal y ventral. Figuras periféricas pequeñas y en alto relieve, de formas poligonales o reducidas a pequeños tubérculos y listones, separadas por perforaciones bien visibles pero no tan grandes como en *Pseudoplohophorus orientalis*.

ETIMOLOGÍA.— No especificada por su autor. Del latín *compressus/compressa* ("comprimido/a"). Posiblemente en referencia a la compresión dorso-ventral del tubo caudal.



RESEÑA.— Tal como fue mencionado oportunamente (véase reseña de *Pseudoplohophorus coloniensis*, pág. 72), previamente a la propuesta de Perea (2005) el género *Teisseiria* KRAGLIEVICH, 1932 se hallaba constituido por tres especies basadas en fragmentos de tubos caudales: "*T.* *coloniensis* (la especie tipo), "*T.* *berroi* y "*T.* *compressa*. Considerando que el referido autor transfiere las dos primeras al género *Pseudoplohophorus*, consecuentemente *Teisseiria* ha pasado a ser un sinónimo posterior subjetivo de este último²², al tiempo que la ubicación genérica de "*Teisseiria*" *compressa* ha permanecido incierta desde entonces.

La especie es descrita por Castellanos (1940) sobre la base de un fragmento distal de tubo caudal procedente de las barrancas de San Gregorio (dpto. de San José).

²¹ Pese a una búsqueda exhaustiva, el ejemplar no pudo ser localizado en la colección paleontológica del MUFCA, en visita realizada por el autor del presente trabajo en octubre-noviembre de 2010.

²² Principio de tipificación o de tipos porta-nombre (véase ICZN, 1999: Art. 61.3.1).



Figura 35. *Pseudoplohophorus absolutus*. Paratipo (FC-CVF 1084): (a) hemimandíbula derecha en vista lateral, (b) húmero izquierdo en vistas anterior (a la izquierda) y posterior (a la derecha), (c) placa de anillo caudal.

DESCRIPCIÓN.— La intervención a la que fue sometido el ejemplar (ya evidenciada desde su descripción original) impide tener una referencia clara de sus dimensiones reales. Solo es posible reconocer algunos rasgos de su ornamentación en la cara ventral y parcialmente en las laterales (Fig. 36).

Las partes conservadas de las placas terminales presentan una superficie lisa aunque finamente punteada. Es posible reconocer la presencia de 3 grandes figuras laterales del lado izquierdo y 2 del derecho, las cuales invaden parcialmente las caras dorsal y ventral (Fig. 36b y d).

La cara ventral es la que mejor se conserva. En ella Castellanos (*op. cit.*) reconoce figuras marginales, centrales y una posterior, las que ocupan un espacio reducido a causa del desarrollo de las figuras laterales. Todas estas figuras tienden a ser de superficie lisa con la parte central plana, convexa o deprimida y con el borde posterior generalmente más elevado; los contornos son subcirculares, ovalados o subelípticos, y en algunos casos tienden a dar polígonos de lados curvos u otras formas irregulares. La mayoría se presentan en alto relieve con sus bordes redondeados. Los surcos que separan a las figuras son amplios pero poco profundos y estas tienden a quedar algo imbricadas. En el fondo de estos surcos aparecen pequeñas perforaciones separadas que alternan con plaquetas con formas de listones o de contornos poligonales, aunque solamente en las figuras más anteriores, pues en las más posteriores estas no se han conservado por el desgaste de la pieza (Fig. 36c).

La mayor parte de la cara dorsal se encuentra reconstruida. Las pocas placas marginales que se conservan parecen ser de formas circulares o subelípticas, con las superficies menos lisas que en el

caso anterior, rodeadas de surcos amplios con perforaciones cilíndricas más grandes que las de la cara ventral. Estas perforaciones están separadas por tabiques óseos que unen las figuras entre sí (Fig. 36a).

OBSERVACIONES.— Una buena parte de la descripción original de Castellanos (no considerada para el presente estudio) trata sobre la ornamentación de aquellas partes que fueron reconstruidas. Varios de los caracteres que el autor utiliza para comparar con otras especies —principalmente “*Teisseiria*” *coloniensis* y “*Teisseiria*” *berroi*—, tales como forma general del tubo y particularmente del ápice, asimetría y contornos de las figuras laterales, entre otros, parecen ser producto de la propia reconstrucción a la que fue sometido el ejemplar.

Por otra parte, de forma similar a como acontece con *Pseudoplohophorus berroi* (véase págs. 75-78), el análisis comparativo de este ejemplar con otros abordados en la presente sección permite notar que Castellanos identifica las caras dorsal/ventral y laterales de forma inversa, de ahí a que el autor encuentre una pretendida similitud entre estas dos especies. Resulta llamativo que si bien el autor reconoce en la cara mejor preservada figuras imbricadas, más lisas y rodeadas de perforaciones mucho más pequeñas que las que se conservan en la cara opuesta (rasgos estos propios de una cara ventral), identifica la misma como “dorsal”.

Es de notar que en su momento Castellanos (1940) consideró al género *Coscinocercus* CABRERA, 1939 (del Mioceno de Argentina) como sinónimo posterior de *Teissieria*, incluyendo a sus dos especies (*C. marcalaini* CABRERA, 1939 y *C. brachyurus* CABRERA, 1939) dentro de este último. Tras ser rechazada por Cabrera (1944) —a pesar de las discrepancias de Castellanos (1945)—, la propuesta de sinonimia entre estos dos géneros no ha sido seguida por autores posteriores.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— En su descripción original, Castellanos (*op. cit.*) atribuye el ejemplar al “Mesopotamiense” de la “Formación Arauco-Entrerriana”, por el tipo de fosilización y de coloración, y por el sedimento que aún conservaba en algunas partes. Francis & Mones (1965) y Mones (1979) asignan la especie tentativamente a la “Formación Kiyú”, actualmente considerada parte de la Formación Camacho. Perea (1998) la considera como procedente de esta última unidad.

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— El análisis cualitativo del ejemplar y el estudio de la descripción dada por Castellanos, no arrojaron la presencia de rasgos capaces de diferenciar a la especie de otras incluidas en *Pseudoplohophorus*, razón por la cual se propone la asignación de la misma a este último género bajo el status de especie interrogada.

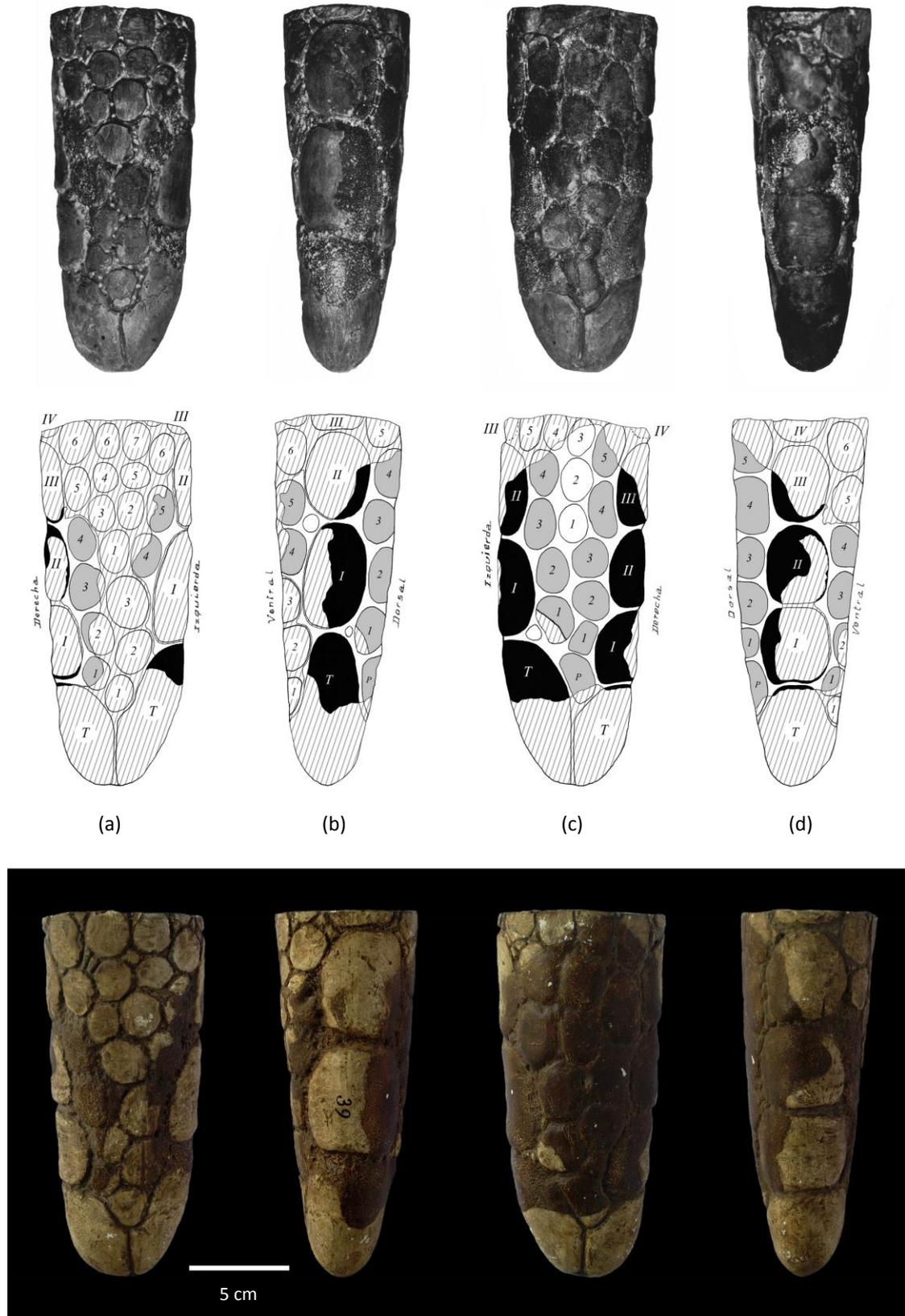


Figura 36. *Pseudoplohophorus compressus* nov. comb. Fragmento distal de tubo caudal reconstruido, holotipo (CC-MUFCA 1266, extraviado, ex MPAB 2741). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (fotografías en escala de grises tomadas de Castellanos, 1940; ilustraciones modificadas del mismo autor). Abajo, fotografías del calcotipo en las mismas vistas (CC-MUFCA 39).

***Pseudoplohophorus uncinatus* (CASTELLANOS, 1940) NOV. COMB. species inquirenda**

(Fig. 37, Tabla VIII)

***Berthawyleria uncinata* CASTELLANOS, 1940**

Castellanos, 1940: 5-8, 57-78 (figs. 8-16). **nov. gen. et nov. sp.**

Méndez-Alzola, 1944c: 244 (fig. 40 (1)). / Castellanos, 1945: 35. / Mones & Francis, 1973: 51. / Mones, 1974: 71; 1979: 12. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 780, 785-786. / Mones, 1986: 234. / Perea, 1998: 16. / Zurita, 2007a: 10. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Scillato-Yané *et al.*, 2013: 120.

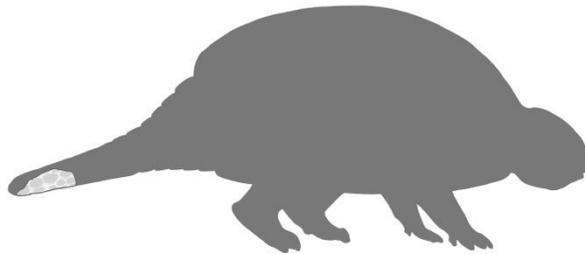
***Berthawyleria uncinata* [sic.]:**

Calcaterra, 1983: 6.

TIPO.— **Holotipo:** CC-MUFCA 1265, extraviado²³ (ex MPAB s/n). Fragmento distal de tubo caudal reconstruido. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José), colectado al pie de la barrancas por Nicasio Placeres en 1935. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio). **Calcotipo:** MPAB 3978.

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo la descripción de Castellanos (1940)] Parte distal del tubo caudal similar a *Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919. Tubo caudal pequeño, delgado, presentando la cara ventral convexa; ornamentación constituida por al menos 3 pares de placas laterales de contorno elíptico-ovalado, de superficie finamente punteada y rodeadas por una fila de pequeñas figuras periféricas. Figuras periféricas de contornos triangulares, cuadrangulares o pentagonales, más pequeñas que en *Eosclerocalyptus*, especialmente en la cara dorsal, o reducidas a pequeños listones óseos en algunos sectores. Todas las figuras separadas por surcos con pequeñas perforaciones en sus intersecciones.

ETIMOLOGÍA.— No especificada por su autor. Del latín *uncinatus/uncinata* (portador/a de gancho, o con forma de gancho, curvado/a). Posiblemente en referencia a la ligera curvatura hacia arriba que presenta el ejemplar en vista lateral.



RESEÑA.— La especie es descrita por Castellanos (1940) sobre un único fragmento distal de tubo caudal artificialmente reconstruido. Cabe señalar que esta especie tipifica a su vez al género *Berthawyleria* CASTELLANOS, 1940.

DESCRIPCIÓN.— De manera similar a como acontece con el holotipo de *Pseudoplohophorus*

²³ Si bien Castellanos (1940: 58) indica que “la pieza pertenece a la colección Berro ingresando a ella en enero de 1936”, no se ha podido localizar este ejemplar en la mencionada colección (MPAB), ni existe constancia de su ingreso en el catálogo escrito por Berro. Aún así, no se descarta que el ejemplar originalmente haya formado parte de esta colección, aunque sin ser catalogado. Por otro lado, en el catálogo de la colección del Dr. Alfredo Castellanos del MUFCA sí aparece ingresado este ejemplar en julio de 1937, con el número 1265. No obstante, pese a una búsqueda exhaustiva el mismo no pudo ser localizado en esta última colección, en visita realizada por el autor del presente trabajo en octubre-noviembre de 2010. De todos modos, es de notar que afortunadamente el MPAB cuenta con un calcotipo entregado oportunamente por Castellanos a Berro (MPAB 3978).

compressus NOV. COMB. (págs. 102-105), una buena parte de este ejemplar se encuentra reconstruida, principalmente en la cara dorsal y el apex (Fig. 37). No obstante, la parte conservada del primero (más visible en la cara dorsal) indica una cierta asimetría dada por una diferencia de longitud de las figuras terminales.

Las caras laterales presentan tres figuras laterales, de tamaño decreciente en sentido disto-proximal (Fig. 37b y d). Las mismas son de superficie convexa, con una suave depresión en la parte media y el borde posterior ligeramente elevado.

La cara dorsal se encuentra en gran medida reconstruida. No obstante el autor identifica en ella figuras marginales, y especula sobre el número total de estas y de las centrales (Fig. 37a). Las placas de esta cara son de superficies lisas y finamente punteadas, convexas o con una depresión en el centro.

La cara ventral se encuentra bastante completa. Presenta un perfil netamente convexo y conserva su ornamentación bien visible. En ella el autor distingue entre figuras marginales y centrales (Fig. 37c), las cuales presentan contornos elípticos, ovalados o irregulares, con superficies tendiendo a elevadas y convexas o con una suave depresión en el centro. Las figuras periféricas son menores que en la cara dorsal y se encuentran reducidas a listones o pequeños tubérculos.

Las perforaciones que se encuentran en los surcos que separan a las figuras son pequeñas y no destacan en la ornamentación general del tubo, siendo menos visibles en la cara ventral que en las demás.

OBSERVACIONES.— Es de notar que algunas de las pretendidas similitudes que establece Castellanos entre este ejemplar y el de "*Eosclerocalyptus lilloi*"²⁴, tales como la posible longitud total del tubo y el posible número total de figuras laterales, derivan de suposiciones del autor. Por otra parte, al encontrarse el perfil de la cara dorsal netamente reconstruido, la propia curvatura general del tubo a la que alude el autor puede ser artefacto de la reconstrucción.

A modo de nota, Méndez-Alzola (1944c) refiere erróneamente la presente especie a la familia "Daedicularidae" [sic].

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Castellanos (1940) atribuye el ejemplar al "Mesopotamiense" de la "Formación Arauco-Entrerriana". Posteriormente, Mones (1979) asigna la especie a la "Formación Kiyú", actualmente considerada parte de la Formación Camacho. Perea (1998) la considera como procedente de esta última unidad.

²⁴ Actualmente sinónimo junior de *Eosclerocalyptus proximus* (MORENO & MERCERAT, 1891) ZURITA & ARAMAYO, 2007.

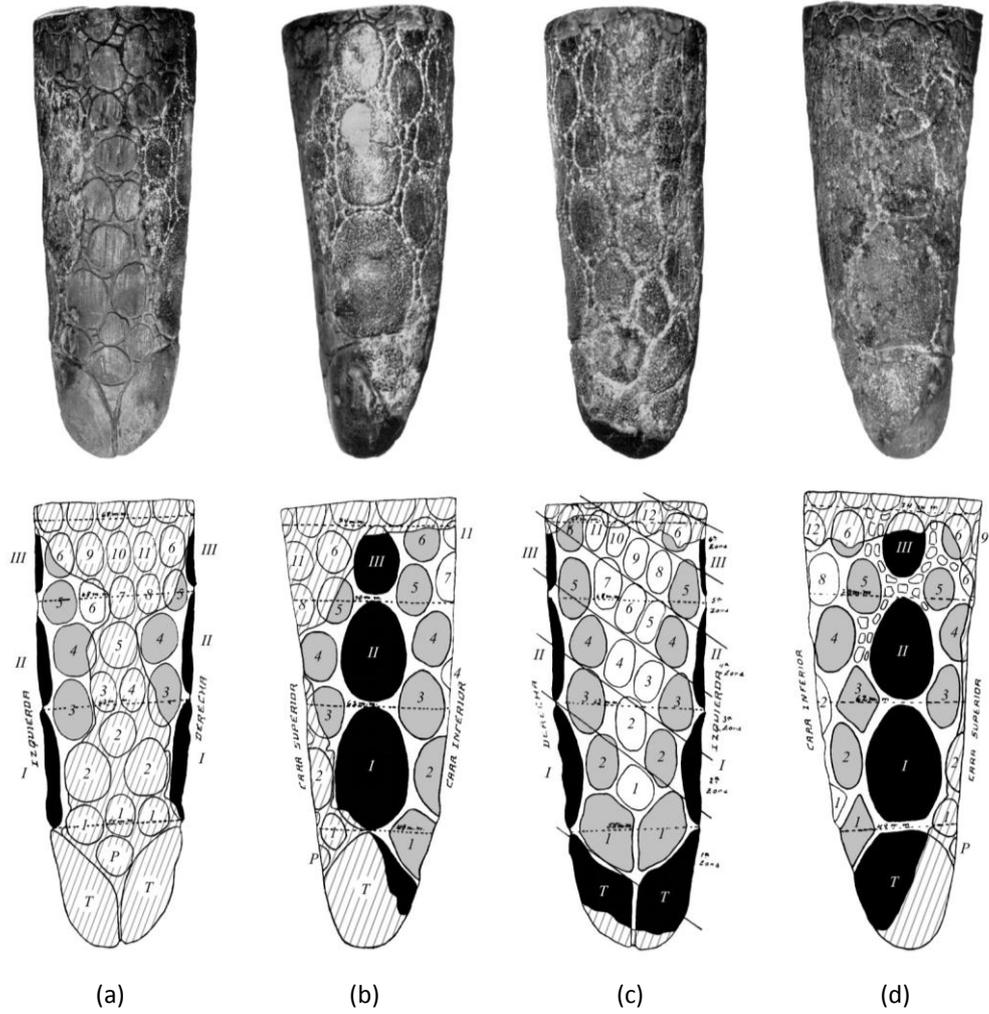


Figura 37. *Pseudoplohophorus uncinatus* NOV. COMB. Fragmento distal de tubo caudal reconstruido, holotipo (CC-MUFCA 1265, extraviado, ex MPAB s/n). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (fotografías en escala de grises tomadas de Castellanos, 1940; ilustraciones modificadas del mismo autor). Abajo, fotografías del calcotipo en las mismas vistas (MPAB 3978).

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— Se considera que el estado altamente fragmentario del ejemplar dificulta la determinación de caracteres diagnósticos capaces de justificar la definición de una especie diferenciable de otras incluidas en *Pseudoplohophorus*. Por este motivo se asigna el presente taxón al citado género, a la vez que se lo trata como una especie interrogada.

***Pseudoplohophorus gracilis* (CASTELLANOS, 1940) NOV. COMB. species inquirenda**

(Figs. 38-39)

***Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932**

Kraglievich, 1932: 281-282, pls. XLVI-XLVIII. **nov. gen et nov. sp.** [partim]

***Berthawileria gracilis* CASTELLANOS, 1940**

Castellanos, 1940: 5-8, 78-89, 99 (figs. 17-19). **nov. gen et nov. sp.**

Castellanos, 1949: 6; 1954: 1. / Mones & Francis, 1973: 51. / Mones, 1986: 234. / Perea, 1993a: 34. / Perea, 1998: 16. / Sprechmann *et al.*, 2000: 62. / Bossi *et al.*, 2001. / Perea, 2005: 185, 187. / Zurita, 2007a: 10. / Toriño *et al.*, 2008a: 252. / Perea *et al.*, 2011: 263; 2013: 190-191. / Scillato-Yané *et al.*, 2013: 120.

***Berthawileria gracilis* [sic.]:**

Francis & Mones, 1965: 70. / Calcaterra, 1983: 6.

POSIBLES CARACTERES DIAGNÓSTICOS.— [siguiendo la descripción de Castellanos (1940)] Gliptodonte grácil, de menor tamaño que *Stromaphoropsis* KRAGLIEVICH, 1932. Ornamentación externa de las placas de la región póstero-lateral de la coraza similar a *Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919, consistente en una figura central circular u ovalada ocupando el centro o la mayor parte de la placa, rodeada por una fila por lo general completa de 10 a 13 figuras periféricas de formas poligonales, o reducidas a pequeños tubérculos en contacto con homólogos en placas adyacentes. Eventual presencia de una hilera de 3 a 5 figuras adicionales en los ángulos anteriores de las placas. Anillos caudales con ornamentación similar a la coraza (excepto en la zona de imbricación).

ETIMOLOGÍA.— Del latín *gracilis* (grácil). Si bien la etimología no es explicada por el autor, posiblemente haga referencia a las dimensiones de las placas de los ejemplares, relativamente pequeñas.

TIPOS.— **Holotipo:** MPAB 2313/CC-MUFCA 1267 (mismo ejemplar; sintipo de *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932).

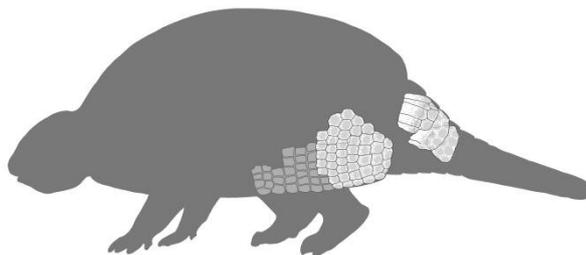
MPAB 2313: Un fragmento de la región póstero-lateral izquierda constituido por 46 placas, uno de la región póstero-lateral derecha constituido por 65 placas, y pequeños fragmentos de coraza. **CC-MUFCA 1267** (ex MPAB 2313): Tres fragmentos de anillos caudales. Un lote de “más de cien placas sueltas” mencionado por Castellanos (1940) y “fragmentos de un cúbito” mencionados en el catálogo de Alejandro Berro (pág. 91, MPAB) no han sido encontrados en ninguna de estas colecciones. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Descubierta por Luciano Reyes y colectado *in situ* por Alejandro Berro el 14 de febrero de 1931. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

Paratipos: **CC-MUFCA 1268** (ex MPAB 2306): Dos placas de coraza articuladas. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado por Lucas Kraglievich y Alejandro Berro en excursión del 17 al 24 de febrero de 1931. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1269 (ex MPAB 2143): Fragmento de coraza formado por 9 placas articuladas. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado por Alejandro Berro el 15 de noviembre de 1930. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1270 (ex MPAB 2158): 4 placas sueltas de anillo caudal. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado por Alejandro Berro el 17 de noviembre de 1930. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1271 (ex MPAB 2312): 23 placas de caparazón, incluyendo algunas articuladas en pares y un grupo de 4 articuladas. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José, Uruguay). Otras placas de la coraza (formado un total de más de 100), 20 fragmentos de huesos largos y parte de una hipapófisis caudal mencionados por Castellanos (1940), y “fragmentos de fémur” mencionados en el catálogo de Alejandro Berro (pág. 90, MPAB) no han sido encontrados en ninguna de estas colecciones. Colectado rodado por Alejandro Berro el 14 de febrero de 1931. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).



holotipo (MPAB 2313/CC-MUFCA 1267), principales restos ²⁵

RESEÑA.— La especie es descrita por Castellanos (1940) sobre un conjunto de ejemplares fragmentarios procedentes de las barrancas de San Gregorio (depto. de San José). Cabe señalar que el holotipo seleccionado por Castellanos es a la vez uno de los integrantes de la serie típica original de *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932, mientras que los restantes eran hasta ese entonces ejemplares inéditos.

DESCRIPCIÓN.— **HOLOTIPO.**— Los dos fragmentos póstero-laterales conservan placas del ángulo formado por el extremo posterior del borde lateral y el comienzo de la apertura caudal (Fig. 38a y b). El fragmento póstero-lateral derecho mide 29 cm de longitud antero-posterior y 11 de ancho (Fig. 38b). Presenta placas cuadrangulares formando hileras trasversales, laxamente articuladas por trabéculas óseas más visibles en la cara interna. Los espesores de las placas disminuyen hacia los bordes, en donde alcanzan 7 mm.

En ambos fragmentos las placas marginales son elongadas, de forma irregular y con la cara interna rugosa. Miden en el entorno de 20 a 24 mm de longitud antero-posterior, 16 a 18 mm de ancho y 10 mm de espesor. Su ornamentación externa consiste en una figura central de contorno tendiente a elíptico u ovalado, de superficie punteada, ocupando casi toda la extensión de la placa; estando rodeada por una hilera semicircular de 5 a 7 figuras periféricas circulares (o en forma de pequeños tubérculos), lisas, aunque de bordes punteados, ubicadas en el límite superior de cada placa (es decir, el contrario al borde marginal libre).

²⁵ La ubicación de los fragmentos de anillos caudales es tentativa y a título ilustrativo.

El resto de las placas son de contornos poligonales, tendiendo a rectangulares las más cercanas a los bordes y a hexagonales las más distantes. Miden en el entorno de 20 a 25 mm de longitud antero-posterior, 10 a 20 de ancho y 15 a 18 de espesor. Su ornamentación externa consiste en una figura central circular, ovalada o subelíptica, de superficie lisa y finamente punteada, y algo elevada con respecto a las figuras periféricas. Estas últimas miden de 3 a 7 mm de diámetro, siendo las de mayor tamaño las ubicadas en los límites anterior y posterior de las placas. En los otros sectores de las placas pueden estar reducidas a pequeños tubérculos o listones óseos, en contacto con los correspondientes de las placas adyacentes, dando la impresión de formar “figuras compartidas” entre placas. La hilera accesoria formada por 3 a 5 figuras periféricas se encuentra en la región anterior de las placas, lo que determina que la figura central presente el aspecto de estar desplazada hacia la región posterior.

Las suturas que separan a las placas forman surcos amplios bien visibles, sobre todo en la cara interna en que toman el aspecto de canales de 4 a 8 mm de ancho.

La superficie interna es lisa, deprimida en el centro, con orificios de posición variable; las placas más próximas a los bordes también presentan acanaladuras en esta cara.

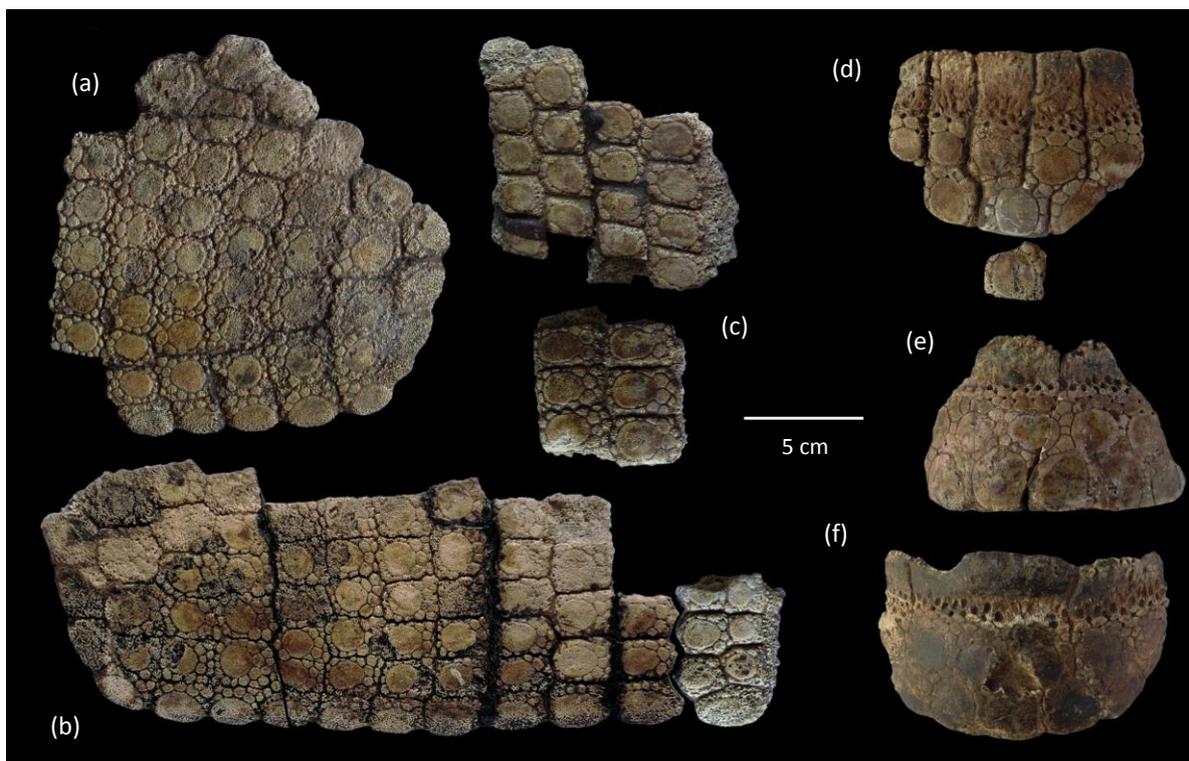


Figura 38. *Pseudoplohophorus gracilis* NOV. COMB., holotipo (MPAB 2313/CC-MUFCA 1267, mismo ejemplar). (a) Fragmento póstero-lateral izquierdo de coraza (MPAB 2313), (b) fragmento póstero lateral derecho (MPAB 2313), (c) otros fragmentos (MPAB 2313), (d), (e) y (f) partes de anillos caudales (CC-MUFCA 1267, ex MPAB 2313).

El fragmento de anillo caudal de mayor tamaño corresponde a uno de los anillos más anteriores, según Castellanos (1940) (Fig. 38d). Presenta un ancho antero-posterior de 74 mm y está constituido por 5 placas de la fila anterior y 3 de la posterior.²⁶

Las placas de la fila anterior son mayores que las de la posterior; presentan contornos tendiendo a rectangulares, con forma de tecla y suturas bien marcadas. Las de mayor tamaño alcanzan 46 mm de longitud antero-posterior por 25 de ancho. Están constituidas por una zona rugosa (anterior), excavada, que en vida del animal se imbrica por debajo de las placas de la fila posterior del anillo inmediatamente anterior. Y una zona ornamentada (posterior), de mayor espesor que el resto (con 13 a 15 mm), de ornamentación similar a la de las placas de la coraza (con una figura central circular o subelíptica rodeada por una fila completa o incompleta de figuras periféricas, teniendo en este caso a las de mayor tamaño en la parte media de la placa). Hacia el centro de estas placas se encuentran forámenes en las intersecciones de los surcos, así como otros de mayor tamaño en el límite entre las zonas rugosa y ornamentada de las placas.

Las placas conservadas de la fila posterior son pequeñas, pentagonales y de borde posterior libre. La cara externa presenta una figura central subelíptica, ligeramente convexa, de superficie lisa y con finas puntuaciones, rodeada por una suave depresión circular y 9 a 10 figuras periféricas poligonales ubicadas en la parte anterior y a los lados de la placa. La cara interna de estas placas presenta una suave concavidad longitudinal.

Otro de los fragmentos presenta placas más soldadas (Fig. 38e). Según Castellanos (1940), debido a su mayor curvatura, mayor grado de fusión y menor extensión de la zona de imbricación, posiblemente corresponda a uno de los anillos más posteriores. Su ancho antero-posterior es de 68 mm.

La zona de imbricación de las placas de la fila anterior presenta una superficie rugosa. Las placas de la fila posterior presentan una figura central ocupando casi toda su superficie. Una parte de este fragmento se encuentra reconstruida con yeso.

Un tercer fragmento de anillo caudal perteneciente a este ejemplar (Fig. 38f), no mencionado por Castellanos (1940), ha sido localizado en la colección del MUFCA. El mismo presenta características similares a las del fragmento anteriormente descrito.

²⁶ Si bien una de estas últimas placas se encuentra artificialmente reconstruida con yeso, en la colección del MUFCA pudo ser localizada la parte original faltante de la misma, en visita realizada por el autor del presente trabajo en octubre-noviembre de 2010 (véase Fig. 38d).



Figura 39. *Pseudoplohophorus gracilis* *nov. comb.*, paratipos. (a) Placas de coraza (CC-MUFCA 1271, ex MPAB 2312), (b) fragmento de coraza (CC-MUFCA 1269, ex MPAB 2143), (c) dos placas de coraza articuladas (CC-MUFCA 1268, ex MPAB 2306), (d) placas de anillo caudal (CC-MUFCA 1270, ex MPAB 2158).

PARATIPOS.— Los restantes ejemplares que componen la serie típica apenas son mencionados por Castellanos (1940), sin ser descriptos ni figurados. Debido a la naturaleza fragmentaria de estos materiales, los mismos aportan escasa información en lo referente a ornamentación del exoesqueleto (Fig. 39).

OBSERVACIONES.— **HOLOTIPO.**— Los fragmentos de anillos caudales de este ejemplar se encuentran en la colección “Dr. Alfredo Castellanos” del MUFCA (Rosario, Argentina), mientras que el resto se encuentra en el MPAB (Mercedes, Uruguay).

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Castellanos (1940) atribuye los ejemplares de esta especie al “Mesopotamiense” de la “Formación Arauco-Entrerriana”. Posteriormente, Francis & Mones (1965) asignan la especie a la “Formación Kiyú”, actualmente considerada parte de la Formación Camacho.

Perea (1998), Sprechmann *et al.* (2000) y Perea *et al.* (2011) la consideran como procedente de esta última unidad.

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— La ornamentación de los fragmentos de coraza del holotipo y paratipos no presenta diferencias significativas con la correspondiente a las especies *P. benvenutii*, *P. rebuffoi* y *P. absolutus*, mientras que otro tanto acontece con la ornamentación de los fragmentos de anillos caudales del holotipo en relación a la presente en *P. benvenutii*. Es de notar que debido al estado altamente fragmentario que presentan los paratipos, se considera que los mismos ofrecen una utilidad limitada como elementos comparativos.

Atendiendo a estos argumentos, se propone la inclusión de la presente especie en el género *Pseudoplohophorus*, bajo el rótulo de especie interrogada.

***Pseudoplohophorus orientalis* (FARIÑA, 1981 non AMEGHINO, 1889) NOV. COMB. species inquirenda**

(Fig. 40, Tabla VIII)

***Asymetrura orientalis* FARIÑA, 1981**

Fariña, 1981: 780-784, 786-789, 791-793 (figs. 2-5). nov. gen. et nov. sp.

Mones, 1986: 234. / Toriño *et al.*, 2008a: 252.

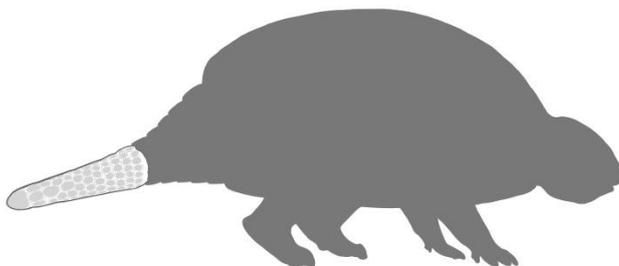
***Asymetrura orientalis* [sic.]:**

Perea *et al.*, 2011: 263.

TIPO.— Holotipo: MNHN 512. Tubo caudal casi completo, parcialmente reconstruido. Uruguay, procedencia estratigráfica incierta. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

DIAGNOSIS.— (*sensu* Fariña, 1981) Tubo caudal de tamaño mediano, cilindro-cónico, algo deprimido y ligeramente curvado hacia arriba en su extremo distal; ápex asimétrico y algo agudo; figuras laterales en su mayoría convexas, en número de 4 derechas y 3 izquierdas; con figura posterior dorsal y posterior ventral; elevado número de figuras centrales, tanto dorsales como ventrales; con plaquitas y perforaciones periféricas alternantes, predominando éstas en la norma dorsal, sobre todo en su extremo distal.

ETIMOLOGÍA.— Del latín *orientalis* ("oriental"), en referencia a su procedencia (República Oriental del Uruguay).



RESEÑA.— La especie es descrita por Fariña (1981) sobre un único fragmento de tubo caudal carente de procedencia geográfica y estratigráfica precisas. Tipifica a su vez al género

“*Asymmetrura*” propuesto por el mismo autor.

DESCRIPCIÓN.— Se trata de un tubo caudal de tamaño mediano, cónico-cilíndrico (Fig. 40). El ápex es asimétrico, con la figura terminal derecha más elongada en sentido antero-posterior que la izquierda. Ambas figuras terminales son de contornos tendientes a ovalados.

Las caras laterales presentan 4 figuras laterales del lado derecho y 3 del izquierdo, disminuyendo de tamaño en sentido disto-proximal, con sus contornos tendientes a ovalados (excepto las I y II derechas, que presentan sus extremos algo aplanados, lo que les da un aspecto subrectangular) (Fig. 45b y d).

Para la descripción de las caras dorsal y ventral, Fariña (1981) aplica el criterio de Castellanos (e.g. 1928, 1935, 1940, 1949, 1954) distinguiendo entre figuras posteriores, marginales y centrales (de contornos tendientes a subcirculares y ovalados) (Fig. 40a y c).

Las figuras periféricas se presentan en número variable, alternando con perforaciones. Estas últimas son más abundantes en la cara dorsal, aparecen en menor medida en las laterales y están casi ausentes en la cara ventral. La cara dorsal presenta en algunos sectores una doble hilera de perforaciones (al igual que acontece en los tubos de *Pseudoplohophorus orientalis* (AMEGHINO, 1889)), dispuestas en número de 10 a 14 alrededor de las figuras mayores, disminuyendo de tamaño y número hacia el extremo proximal. En la cara ventral estas perforaciones son más pequeñas y varían en número de 10 a 12 alrededor las figuras mayores.

El *extremum proximum* estaría constituido por 5 filas de figuras de contornos ovalados.

OBSERVACIONES.— La cubierta de yeso aplicada para la reconstrucción del ejemplar a nivel de la cara ventral del *extremum remotum*, dificulta la identificación de las figuras centrales que describe, enumera e ilustra el autor de la especie (Fig. 40c).

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— La diagnosis propuesta por Fariña (1981) no arroja la presencia de caracteres diagnósticos capaces de diferenciar a la especie de otras previamente incluidas en *Pseudoplohophorus*; al tiempo que el análisis cualitativo del ejemplar indica una mayor similitud con los tubos correspondientes a *P. orientalis* (AMEGHINO, 1889) y *P. francisi*, tanto por sus dimensiones como por su ornamentación. Atendiendo a estos motivos, se propone la inclusión de la presente especie en el género *Pseudoplohophorus*, si bien bajo el rótulo de especie interrogada.

Por otra parte, es de reconocer que la nueva combinación propuesta conlleva una homonimia subsecuente con la especie descrita por Ameghino (1889). En este sentido, y para futuras instancias, en caso de considerarse pertinente el reconocimiento de la validez de la especie descrita por Fariña (1981), la determinación de un *nomen novum* para la misma se hará necesaria (ICZN, 1999: Art. 60.3).

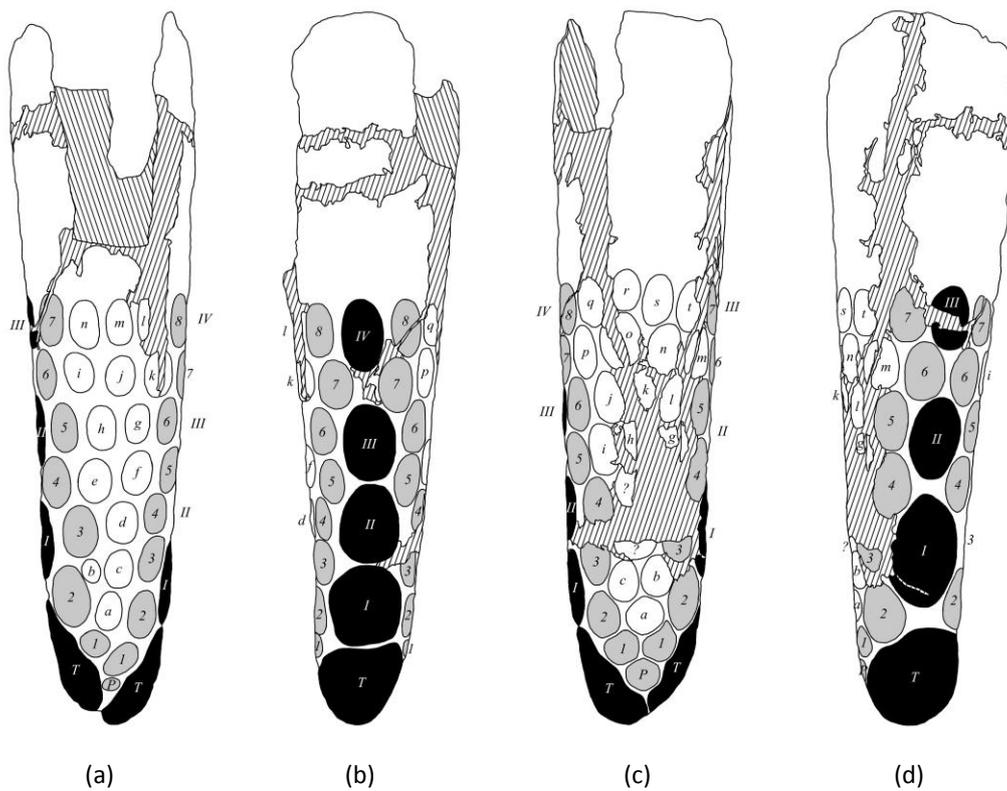


Figura 40. *Pseudophophorus orientalis* (Fariña, 1981 non Ameghino, 1889) *nov. comb.* Tubo caudal parcialmente reconstruido, holotipo (MNHN 512). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda (ilustraciones a y c basadas en las de Fariña, 1981).

***Pseudoplohophorus* sp.**

(Figs. 41-60. Tablas I, IV-V, VII-VIII)

Ejemplares previamente asignados a otros taxones

***Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932**

Castellanos, 1940: 36-37; 1954: 2. [*partim*].

?*Stromaphoropsis* sp.

Perea *et al.*, 1985: 46, 50.

***Stromaphoropsis* sp.**

Perea, 1993a: 27-30, figs. 17-21. / Perea *et al.*, 1994: 375, 376, 378-381. [*partim*]. / Sprechmann *et al.*, 2000: 62. [*partim*]

Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis

Perea, 1998: 16. [*partim*]

CC-MUFCA 1274 (ex MPAB 2166): Placa dorsal aislada. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José). Colectada *in situ* por Alejandro Berro el 18/11/1930. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1275/MPAB 2149 (mismo ejemplar): MPAB 2149: Lote de placas sueltas y pequeños fragmentos de coraza, pequeño fragmento de hueso indeterminado. CC-MUFCA 1275 (ex MPAB 2149): Lote de 9 placas sueltas. Los fragmentos de huesos largos y pequeña porción de mandíbula pertenecientes a este individuo, mencionados por Castellanos (1940, 1949, 1954), no han sido encontrados en ninguna de las dos colecciones. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José). Colectado *in situ* por Alejandro Berro el 16/11/1930. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 49 (Nº anterior 27-XI-64-5): fragmentos de coraza (correspondientes a la zona anterior lateral, *sensu* Perea, 1993a; Perea *et al.*, 1994). Dpto. de San José (barrancas de San Gregorio), *in situ*. Colectado por Juio César Francis y Álvaro Mones. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 55 (Nº anterior 27-XI-64-11): placa de coraza (correspondiente a la zona medio lateral lumbar, *sensu* Perea, 1993a; Perea *et al.*, 1994). Dpto. de San José (barrancas de San Gregorio), *in situ*. Colectado por Juio César Francis y Álvaro Mones. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 273: 10 placas aisladas de coraza con la figura central abultada (3 de la zona lateral posterior y 2 de la zona lumbar *sensu* Perea, 1993a). Dpto. de San José (Pto. Arazatí, Km. 95.700 del camino de entrada), *in situ* en limo pobremente seleccionado, color gris-oliva suave, sobre plataforma. Colectado por Daniel Perea el 14/7/1984. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 384: placa de coraza (correspondiente a la región dorsal anterior, *sensu* Perea, 1993a; Perea *et al.*, 1994). Dpto. de San José (barrancas de San Gregorio, X=407, Y=6162), *in situ* en arenisca fina limosa color gris oliva-amarillento. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 390: Fragmento de coraza y algunas placas sueltas de la región lateral. Dpto. de San José (Arazatí). Colectado por Martín Ubilla, Daniel Perea y Richard Fariña el 15/4/1984. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 428: Fragmentos de anillos y de vértebras caudales. Dpto. de San José (Pto. Arazatí, 5 Km al SE del A° Sauce), *in situ* en limo-arcillita verdosa. Colectado el 10/7/1988. Fm. Camacho (Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 541: Tubo caudal casi completo. Dpto. de San José (Arazatí, 100 m al E de bajada, aprox. Km. 95), *in situ* sobre plataforma de abrasión en limo verdoso basal. Colectado por Ubilla, Pérez y Perea el 21/2/1990. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 583: Porción posterior de paladar con M7-M8 de ambos lados, fragmento de basicráneo, mandíbula con m6-m8 bien preservados, atlas, vértebra compuesta y fragmento pequeño de coraza de la región lateral. Dpto. de San José (Arazatí, playa Sánchez), *in situ* en limo basal. Colectado por Martín Ubilla, Sergio Martínez y Daniel Perea el 27/2/1991. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

RESEÑA.— Los ejemplares CC-MUFCA 1274 (ex MPAB 2166) y CC-MUFCA 1275/MPAB 2149 son originalmente asignados a *Stromaphoropsis scavinoi* por Castellanos (1940) (véase nota al pie 7, en pág. 51).

El ejemplar FC-DPV 273 es referido con dudas a *Stromaphoropsis* por Perea *et al.* (1985).



Figura 41. *Pseudoplohophorus* sp. (ejemplares originalmente referidos a *Stromaphoropsis scavinoi* por Castellanos, 1940). (a) MPAB 2149, fragmentos de coraza y placas aisladas; (b) CC-MUFCA 1275 (ex MPAB 2149, mismo ejemplar que a), placas aisladas; (c) CC-MUFCA 1274 (ex MPAB 2166), placa dorsal aislada.

El resto de los ejemplares listados son asignados a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994), y posteriormente son referidos bajo el rótulo “complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis*” por Perea (1998).

DESCRIPCIÓN.– A continuación se brinda una breve descripción de los ejemplares considerados más significativos.

CC-MUFCA 1274 (ex MPAB 2166) (Fig. 41c): Consiste en una placa aislada con su superficie externa parcialmente erosionada. La figura central es de contorno ovalado, ocupando una gran parte de la superficie total. Las figuras periféricas son de contornos poligonales. Los surcos que separan a todas las figuras son poco profundos. En algunos márgenes de la placa se observan vestigios de una segunda fila incompleta de figuras periféricas, posiblemente compartidas con placas adyacentes.

En rasgos generales, la ornamentación no presenta mayores diferencias con la observada en las especies *P. benvenutii*, *P. rebuffoi* y *P. absolutus*.

CC-MUFCA 1275/MPAB 2149 (Fig. 41a, b): La ornamentación de las placas del ejemplar no presenta mayores diferencias en comparación con la del paralectotipo de *S. scavinoi*, y las especies *P. benvenutii*, *P. rebuffoi* y *P. absolutus*.

FC-DPV 541 (Fig. 42, Tabla VIII): Se trata de un tubo caudal casi completo de 36,6 cm de longitud. Presenta una ligera curvatura hacia arriba, con un aplastamiento dorso-ventral a nivel distal. El *apex* es agudo, con una hendidura mediana profunda y figuras terminales fuertemente convexas en sentido dorso-ventral. Los surcos entre placas son bastante profundos. De acuerdo con Perea (1993a), presenta una longitud intermedia entre la del tubo de “*Stromaphoropsis*” *rebuffoi* y la del de “*Stromaphoropsis*” *benvenutti* (ambas especies actualmente incluidas en *Pseudoplohophorus*, ver págs. 78-93), aunque por sus características se asemejaría más al de esta última especie, y también al de *Pseudoplohophorus francisi* MONES, 1970, si bien resultando algo más pequeño que el de esta y con menos perforaciones.

Las distintas placas que integran el *extremum remotum* del tubo son clasificadas por Perea (*op. cit.*) aplicando la clásica metodología de Castellanos (*e.g.* 1928, 1935, 1940, 1949, 1954) para tubos caudales de “Plohophorini”, reconociendo y numerando grandes figuras laterales en las caras laterales; y figuras posteriores, marginales y centrales en las caras dorsal y ventral (Fig. 17). La cara dorsal presenta mayor cantidad de perforaciones y surcos más amplios entre las figuras centrales, con respecto a la cara ventral. El *extremum proximum* quedaría constituido según el autor por 3 filas de placas y un anillo basal fijo.

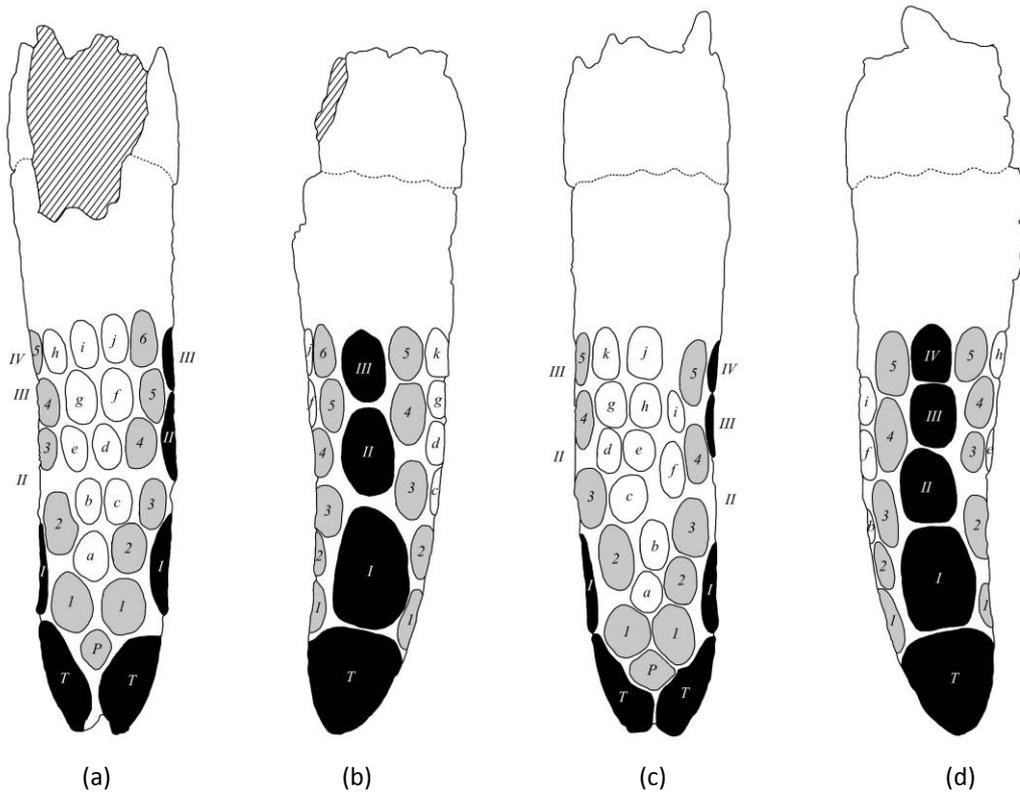


Figura 42. *Pseudoplophorus* sp. Tubo caudal (FC-CVF 541). Ejemplar originalmente asignado a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994). Fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal; (b) lateral derecha; (c) ventral; y (d) lateral izquierda. Ilustraciones basadas en la descripción de Perea (*op. cit.*).



Figura 43. *Pseudoplohophorus* sp. (ejemplar originalmente asignado a *Stromaphoropsis* sp. por Perea, 1993a y Perea et al., 1994). FC-DPV 583: (a) hemimandíbula derecha en vista externa; (b) mandíbula en vista oclusal; (c) fragmento de basicráneo en vista occipital; (d) atlas (arriba) y axis (abajo) en vista anterior; (e) fragmento de maxilar en vista palatal; (f) fragmento de coraza.

FC-DPV 583 (Fig. 43, Tablas I, IV, V): De acuerdo con Perea (*op. cit.*) los restos craneanos y mandíbula de este ejemplar presentan similitudes con el holotipo de *Pseudoplohophorus absolutus* PEREA, 2005 (el cual aún no había sido nominado en la citada obra del autor), ya sea en la morfología de los cóndilos occipitales (de forma “arriñonada”), como en la presencia de un surco postero-externo en la cara posterior del M8, y en el escaso desarrollo de las constricciones post-cigomática pre-mastoidea y de la región paraoccipital entre el cóndilo y la apófisis mastoidea, lo que reduce la sobresaliencia de esta última (esto último también compartido con el cráneo de “*Stromaphoropsis*” *benvenutii*, según el autor). La mandíbula es más pequeña que la del holotipo de *P. absolutus*, pero de aspecto más robusto por su mayor espesor; la morfología de los dientes preservados (m6-m8) es similar a la del referido ejemplar (Fig. 43a y b). En las Tablas IV y V se detallan las medidas de la mandíbula y dentición preservada de este ejemplar.

FC-DPV 384 (Fig. 44b): Consiste en una placa de coraza, de contorno rómbico. Presenta la figura central elíptica y rodeada de 12 figuras periféricas. Según Perea (*op. cit.*) por sus dimensiones y cantidad de figuras periféricas se asemeja a las placas de "*Stromaphoropsis*" *benvenutii* y "*Stromaphoropsis*" *rebuffoi*, descartándose *S. scavinoi* por los mismos motivos.

FC-DPV 390 (Fig. 44a): Se trata de un pequeño fragmento de coraza y placas sueltas. De acuerdo a Perea (*op. cit.*) el tamaño de las placas y el reducido tamaño de las figuras periféricas lo asemejan más a "*Stromaphoropsis*" *benvenutii* y "*Stromaphoropsis*" *rebuffoi* que a *S. scavinoi*.

OBSERVACIONES.— **CC-MUFCA 1275/MPAB 2149** (Fig. 41a-b): Al igual que acontece con el lectotipo de *Stromaphoropsis scavinoi*, una parte de este ejemplar se encuentra en la ciudad de Rosario (Argentina) (CC-MUFCA 1275), y el resto permanece en su ubicación original en la ciudad de Mercedes (Uruguay) (MPAB 2149) (Fig. 41a-b).

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— Se debe tener en cuenta que la mayoría de estos ejemplares fue asignada al género *Stromaphoropsis* en un contexto taxonómico diferente al actual, en el que se reconocían tres especies: "*Stromaphoropsis*" *benvenutii*, "*Stromaphoropsis*" *rebuffoi* y *S. scavinoi*. Desde la propuesta de Perea (2005) de transferir las dos primeras al género *Pseudoplohophorus*, la asignación de estos ejemplares a *Stromaphoropsis* merecía ser revisada. Tal como se detalló anteriormente (págs. 52-57), nótese que *Stromaphoropsis* actualmente está representado por una única especie (*S. scavinoi*) cuyo lectotipo (tradicionalmente ponderado por sobre el paralectotipo en el establecimiento de comparaciones con otras especies) presenta una ornamentación particular con notorio desarrollo de una segunda fila completa de figuras periféricas, diferenciándose así de la ornamentación de la coraza presente en ejemplares asignados a *Pseudoplohophorus*.

En el caso de los ejemplares representados por restos exoesqueletales (fragmentos de coraza y/o placas sueltas, partes de anillos, tubo caudal), estos no ofrecen rasgos ornamentales distintivos de los que presentan las especies *P. benvenutii*, *P. rebuffoi* y *P. absolutus* (véase Figs. 24, 27 y 33).

Por su parte, el tubo FC-DPV 541 presenta dimensiones similares a los de las referidas especies (véase Tabla VIII), mientras que se considera que su ornamentación cae dentro del rango de variabilidad propuesto por Perea (2005) para *Pseudoplohophorus*.

En cuanto al ejemplar FC-DPV 583, tal como es notado por Perea (1993a) sus restos craneanos y mandibulares resultan similares a los del holotipo de *P. absolutus*, razón por la cual se lo considera asignable al género *Pseudoplohophorus* en la presente contribución.



Figura 44. *Pseudoplohophorus* sp. (ejemplares originalmente asignados a *Stromaphoropsis* sp. por Perea, 1993a y Perea *et al.*, 1994). (a) FC-DPV 390, fragmento de coraza de la región lateral; (b) FC-DPV 384, placa dorsal aislada.

Nuevos materiales

***Pseudoplohophorus* sp.**

Toriño *et al.*, 2008a: 252; 2008b: 74. / Toriño & Perea: 2013: R32. / Toriño *et al.*, 2014: 21.

CGL 1: Parte de hemimandíbula derecha sin la rama ascendente, fragmentos de anillos caudales. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José: 34°44'S – 56°50'W). Colectado por Gustavo Lecuona y Andrés Rinderknecht en octubre de 2001. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 2: Tubo caudal parcialmente erosionado en sus cuatro caras y en el extremo proximal; fragmentos y placas aisladas de anillos caudales; fragmento de coraza (este último no preparado). Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José: 34°44'S – 56°50'W). Colectado por Gustavo Lecuona y Andrés Rinderknecht en septiembre de 2002. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 3: Fragmento distal de tubo caudal y placas aisladas de anillos caudales. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José: 34°44'S – 56°50'W). Colectado por Gustavo Lecuona y Andrés Rinderknecht en mayo de 2003. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 4: Cráneo casi completo; atlas; escudo cefálico; fragmentos y placas sueltas de anillos caudales; hipapófisis caudal; fragmento proximal de tubo caudal parcialmente erosionado (el resto del ejemplar incluía partes de la coraza que no fueron exhumadas, y que fueron posteriormente sepultadas por la dinámica costera). Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José: 34°44'S – 56°50'W). Colectado por Gustavo Lecuona y Andrés Rinderknecht en enero de 2004. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 5: Tubo caudal erosionado en la cara ventral con vértebras caudales en su interior; anillo basal fijo (desarticulado) conteniendo la vértebra caudal; fragmentos de anillos caudales; vértebras caudales completas; fragmentos de coraza (estos últimos sin preparar). Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José: 34°44'S – 56°50'W). Colectado por Gustavo Lecuona y Andrés Rinderknecht en mayo de 2003 y enero de 2004. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 6: Lote de placas de coraza, aisladas y en pares. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José: 34°44'S – 56°50'W). Colectado por Gustavo Lecuona y Andrés Rinderknecht en mayo de 2003. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 7: Fragmento posterior de coraza con borde de apertura caudal y placas aisladas. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José: 34°44'S – 56°50'W). Colectado por Gustavo Lecuona y Andrés Rinderknecht en enero de 2004. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 166: Fragmento de coraza. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado por pescadores en febrero de 1995. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 192: Fragmento póstero-lateral de coraza, con parte de la apertura caudal. Otros restos indeterminados. Puerto Arazatí (dpto. de San José), a aprox. 1.500 m al Este del Arroyo Sauce, cerca de la "bajada de los Espinillos". Colectado *in situ* de la base de la barranca por Luis Castiglioni en febrero de 1997. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 234: Parte de coraza, tubo caudal completo (con vértebra caudal articulada a su región proximal) y restos varios.

Puerto Arazatí (dpto. de San José), a aprox. 2 Km al Este del Arroyo Sauce, cerca de la “bajada de los Espinillos”. Colectado *in situ* por Luís Castiglioni el 20/9/1998 y 3/7/1999. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 243: Tubo caudal casi completo y restos varios, parcialmente erosionados. Puerto Arazatí (dpto. de San José), a aprox. 1,8 Km al Este del Arroyo Sauce, zona de la “bajada de los Espinillos”. Colectado *in situ* por Luís Castiglioni el 1/11/1998. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 244: Fragmento distal de tubo caudal con vértebras en su interior. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado por Fabián Dutruel y donado a Luís Castiglioni el 3/1/1999. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 258: Fragmento de cráneo parcialmente erosionado en sus caras dorsal y ventral, conservando parte del perfil lateral izquierdo; fragmento craneano aislado; fémur izquierdo prácticamente completo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ* en la base de la barranca por Fabián Dutruel a aprox. 2.000 m al E del Arroyo Sauce, y donado a Luís Castiglioni el 13/2/1999. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 269: Fragmento postero-lateral de coraza con parte de la cadera soldada. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado por Luís Castiglioni. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 279: Fragmento lateral de tubo caudal. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado por Luís Castiglioni el 2/11/99. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 454: Fragmento distal de tubo caudal. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ* por Luís Castiglioni el 15/3/2003. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 507: Parte distal de tubo caudal, sin el anillo basal soldado. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado de la playa por Fabián Dutruel y donado a Luís Castiglioni el 3/1/2004. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 596: Fragmento distal de tubo caudal con el ápice erosionado. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado de la playa por Fabián Dutruel y donado a Luís Castiglioni el 10/2/2005. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 877: Cráneo incompleto, deformado y en regular estado de conservación, parte de escudo cefálico, fragmento de coraza. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ* en plataforma costera por Luís Castiglioni el 13/6/2012. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 915: Pequeño fragmento de tubo caudal. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado por Luís Castiglioni el 3/3/2014 en Bajada de los Espinillos. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

FC-DPV 57 (ex 27-XI-64-13): Placa aislada. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectada *in situ* por Julio César Francis y Álvaro Mones. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 291: Tres placas dorsales. Puerto Arazatí, Km. 94 (dpto. de San José). Colectadas *in situ* por Martín Ubilla y Daniel Perea. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 542: Lote de 19 placas sueltas y 3 placas unidas de anillo caudal, un posible fragmento de vértebra caudal. Puerto Arazatí, Km. 95 (dpto. de San José). Colectado *in situ* sobre plataforma de abrasión en limo verdoso basal, por Martín Ubilla, Daniel Perea y Pérez el 21/2/1990. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 543: Lote de placas unidas y sueltas de anillo caudal, pequeños fragmentos de huesos. Puerto Arazatí, Km. 95 (dpto. de San José). Colectado *in situ* sobre plataforma de abrasión en limo verdoso basal, por Martín Ubilla, Daniel Perea y Pérez el 21/2/1990. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 869: Fragmento lateral de tubo caudal. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectado rodado por Daniel Perea en junio de 1996. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

FC-DPV 878: Lote de 17 placas de coraza y anillo caudal. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectado por Martín Ubilla, Daniel Perea, Sánchez y Graciela Piñeiro el 30/3/1998. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 1838: 7 placas de escudo cefálico (4 articuladas y 3 sueltas). Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectado *in situ* en sedimento amarronado por Daniel Perea y Martín Ubilla el 5/12/2002. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 1843: 3 placas aisladas. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectado *in situ* en sedimento verde-amarronado por Daniel Perea y Martín Ubilla el 5/12/2002. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2577: Atlas. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Sin datos adicionales de colecta. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2579: Lote de 12 placas de anillo caudal. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Sin datos adicionales de colecta. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2582: Lote de 32 placas de coraza y anillo caudal, pequeño fragmento de hueso. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Donado por Andrés Rinderknecht. Sin datos adicionales de colecta. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2583: Fragmento proximal de tubo caudal. Rancho Quemado, Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ* en sedimento verde-amarronado por Daniel Perea en junio de 1996. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2760: Fragmento distal de tubo caudal. Colectado rodado en las costas del dpto. de San José por Libertad Laussarot, y donado en la década del 2000. Sin datos adicionales de colecta. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

FC-DPV 2766: Lote de 5 placas de anillo caudal. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ* por Guillermo Roland, Nicolás Batalla, Felipe Montenegro, Fernanda Cabrera y Andrés Batista. Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MMC 882: Fragmento de coraza de la región dorsal. Sin datos adicionales (posiblemente colectado por Bautista Rebuffo el 27 de abril de 1944, siguiendo las indicaciones de su catálogo original). ?Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José).

?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MMC-s/n (lote): Parte de cráneo incluido en bloque de sedimento, conservando parcialmente la cara lateral derecha y el paladar, con parte de la dentición; hemimandíbula derecha parcialmente reconstruida en la cara ventral de la rama horizontal (incluida en bloque de sedimento); fragmentos y placas aisladas de coraza; fragmentos y placas aisladas de anillos caudales; tubo caudal erosionado y sin el anillo basal fijo, parcialmente reconstruido en la región proximal. Sin datos adicionales. ?Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MPAC 916: Tubo caudal fracturado faltándole parte de las caras lateral derecha, dorsal y ventral. Dpto de Colonia, sin datos adicionales. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MPAC 1600: Tubo caudal sin el anillo basal fijo. Bahía de Colonia del Sacramento. Colectado por Ernesto Bancharo, sin datos adicionales. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

RESEÑA.— Los ejemplares con el acrónimo CGL son parcialmente reportados por Toriño *et al.* (2008a, b). El resto de los materiales no han sido explícitamente dados a conocer en comunicaciones previas, si bien algunos de ellos quedan comprendidos en la reseña presentada por Toriño & Perea (2013) y/o fueron utilizados en los análisis multivariados preliminares presentados por Toriño *et al.* (2014).

DESCRIPCIÓN.– A continuación se brinda una breve descripción de los ejemplares considerados más significativos.

CGL 4 (Figs. 45-47, Tablas I, V, VII, VIII): El cráneo se encuentra prácticamente completo y en muy buen estado de conservación, a excepción de los parietales (Fig. 45a-e). A grandes rasgos presenta dimensiones similares a las de los cráneos de *Pseudoplohophorus benvenutii* (Fig. 22a-e) y *P. absolutus* (Fig. 29a-e), como así también al del holotipo de *Plohophorus figuratus* (MLP 16-153), si bien a nivel postorbitario resulta transversalmente más ancho que los dos primeros, lo que lo acerca más a la última especie mencionada. La región occipital es amplia, con el foramen magnum comprimido en sentido dorso-ventral y elongado lateralmente, y los cóndilos occipitales bien separados entre sí. La cresta vertical mediana del occipital se presenta poco pronunciada como en las referidas especies uruguayas (Fig. 45d).

Al igual que en *P. benvenutii* y *P. absolutus* las órbitas resultan relativamente más pequeñas que en ejemplares de *Eosclerocalyptus*; mientras que en vista lateral los arcos cigomáticos se presentan elevados y anchos. Los procesos descendentes de los arcos son largos y delgados (si bien el izquierdo se encuentra incompleto). Por último, los tubérculos lacrimales se encuentran más desarrollados que en las dos especies de *Pseudoplohophorus* citadas.

La dentición conservada carece únicamente del M3 y M7 izquierdos y M8 derecho, mientras que del M6 izquierdo se conserva solo el lóbulo proximal. El resto de los molariformes se encuentra en buen estado de conservación (Fig. 46). Su configuración resulta similar a la de *P. benvenutii* (Fig. 23) y *P. absolutus* (Fig. 31a), con el lóbulo anterior del M5 a M7 proyectado hacia adentro y adelante (acontenciendo lo mismo en el presente ejemplar también a nivel del M4). Al igual que en aquellos, las serie dentales se acercan a nivel del M4 y M5.

El M1 es de sección transversal tendiente a ovoide; el M2 presenta una lobulación muy incipiente; el M3 ya presenta una trilobulación más definida y a partir del M4 esta se torna más acusada. Del M5 en adelante las dimensiones de las piezas dentales son similares entre sí.

El atlas (Fig. 47a) es similar en forma y tamaño al del holotipo de *P. absolutus* (Fig. 30d) y al del ejemplar FC-DPV 583 asignado a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo (Fig. 43d). También se asemeja a los conocidos para el género argentino *Eosclerocalyptus* (ejemplar MLP 37-III-7-7, holotipo de *E. tapinocephalus* (CABRERA, 1939); y ejemplar MLP 29-X-10-24, asignado a *E. proximus* por Zurita, 2007a, b).

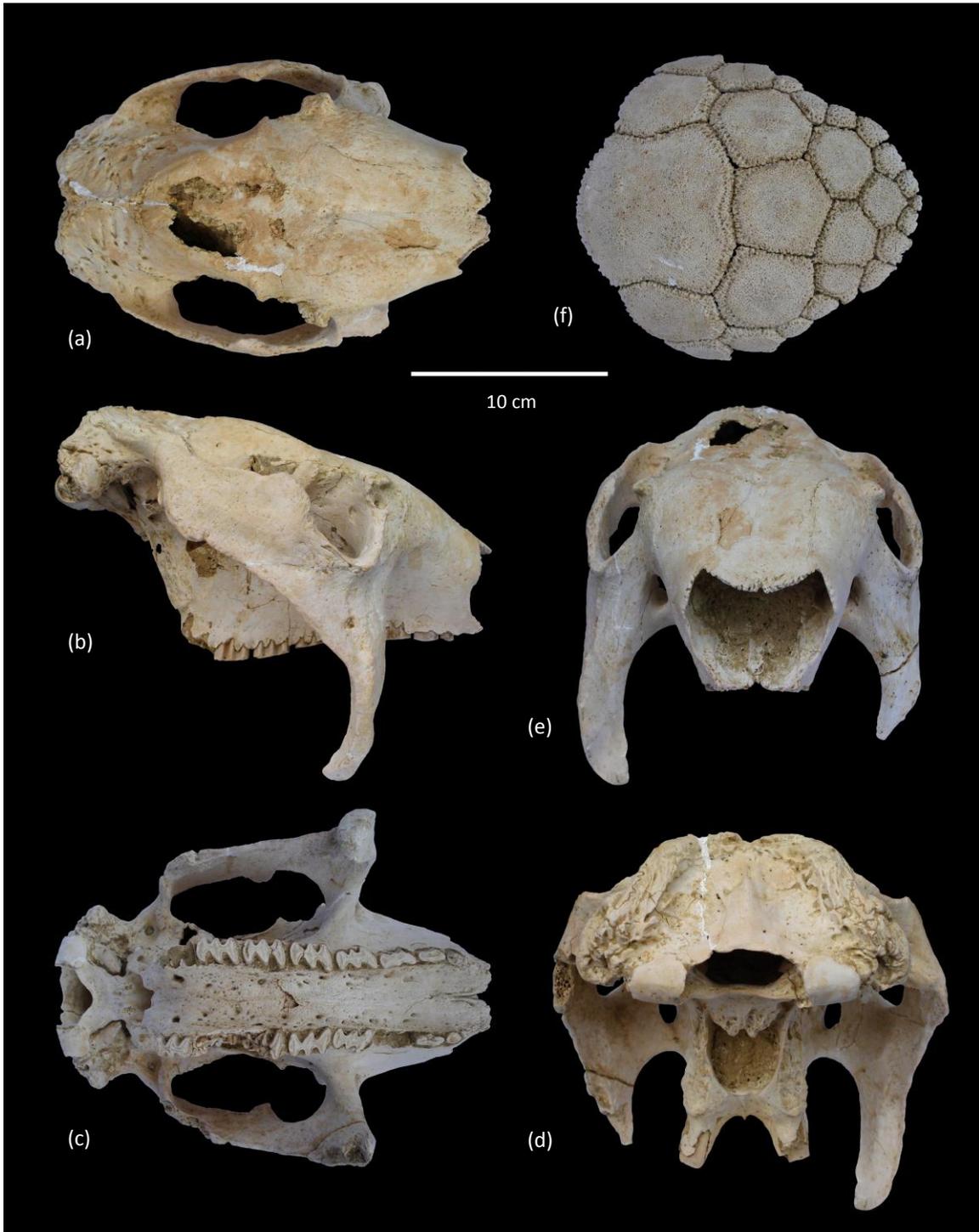


Figura 45. *Pseudophlophorus* sp. (CGL 4). (a)-(e), cráneo en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral, (d) posterior y (e) anterior. (f) escudo cefálico en vista externa.

El escudo cefálico (Fig. 45f) está conformado por placas de contornos poligonales, de superficie finamente porosa, con protuberancias más rugosas en la parte central. Los márgenes de las placas presentan una zona rugosa con presencia de mayores perforaciones y finas trabéculas. Al igual que en los escudos de *P. benvenutii* (Fig. 22f), *P. rebufoi* (Fig. 27a) y *P. absolutus* (Fig. 29f), la placa

central posterior presenta 4 protuberancias centrales, lo que sugiere que la misma pueda estar conformada por la fusión de 4 piezas. Aproximadamente la mitad anterior del margen del escudo se encuentra coronada por una fila de pequeñas placas, de menor tamaño que las demás.

Tomando como base el criterio nomenclatural de Castellanos (1949, 1954) para las placas del escudo, por delante de la placa central posterior se reconoce una placa central mediana, y por delante de esta una central anterior (véase Fig. 10 en la sección 2.3 "Obtención de medidas"). En contacto directo con estas 3 placas se distinguen 3 pares de figuras laterales, y hacia los márgenes de la pieza otros dos pares de figuras nominadas como "marginales" en el presente trabajo, de menor tamaño que las anteriores. La parte anterior de la pieza presenta una cierta asimetría, al exhibir en el margen derecho una figura adicional, considerada como una tercer marginal derecha en el presente trabajo, en contacto con la correspondiente figura lateral, no aconteciendo lo mismo del lado izquierdo.

En términos generales el escudo presenta una configuración y patrón ornamental similares a los observados en las correspondientes piezas de *P. benvenutii*, *P. rebuffoi* y *P. absolutus*. También se asemeja en su forma general y ornamentación a los ejemplares argentinos CC-MUFCA 703 y MLP 29-X-10-24 (asignados a la especie *Eosclerocalyptus proximus* por Zurita, 2007a, b).

La presente pieza aporta información novedosa en relación a la conformación de esta parte del exoesqueleto para *Pseudoplohophorus*, principalmente en lo que hace a la región anterior y márgenes del escudo, al no hallarse estas partes conservadas en los conocidos para las tres especies mencionadas.

Del tubo caudal solo se conserva una porción proximal, que incluye el anillo basal fijo (Fig. 47c). Su ornamentación presenta figuras periféricas bien definidas, recordando a la correspondiente en *P. benvenutii* (Fig. 25) y en ejemplares igualmente asignados a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo (ejs.: CGL 5, Fig. 48; MPAC AC 916, Fig. 60). El estado de conservación de la pieza no permite realizar mayores comparaciones.

Es de notar que el ejemplar incluía partes de la coraza que no fueron oportunamente exhumadas, quedando las mismas posteriormente sepultadas por la dinámica costera de la zona (Lecuona, *com. pers.*).

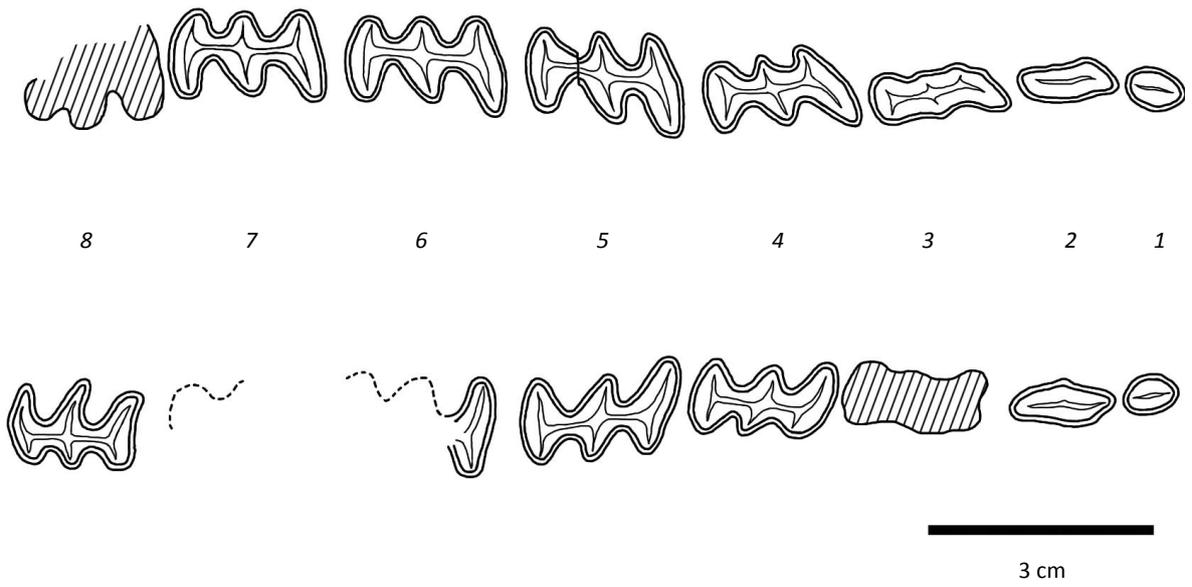


Figura 46. *Pseudoplohophorus* sp. (CGL 4). Ilustración esquemática de la serie dentaria superior.

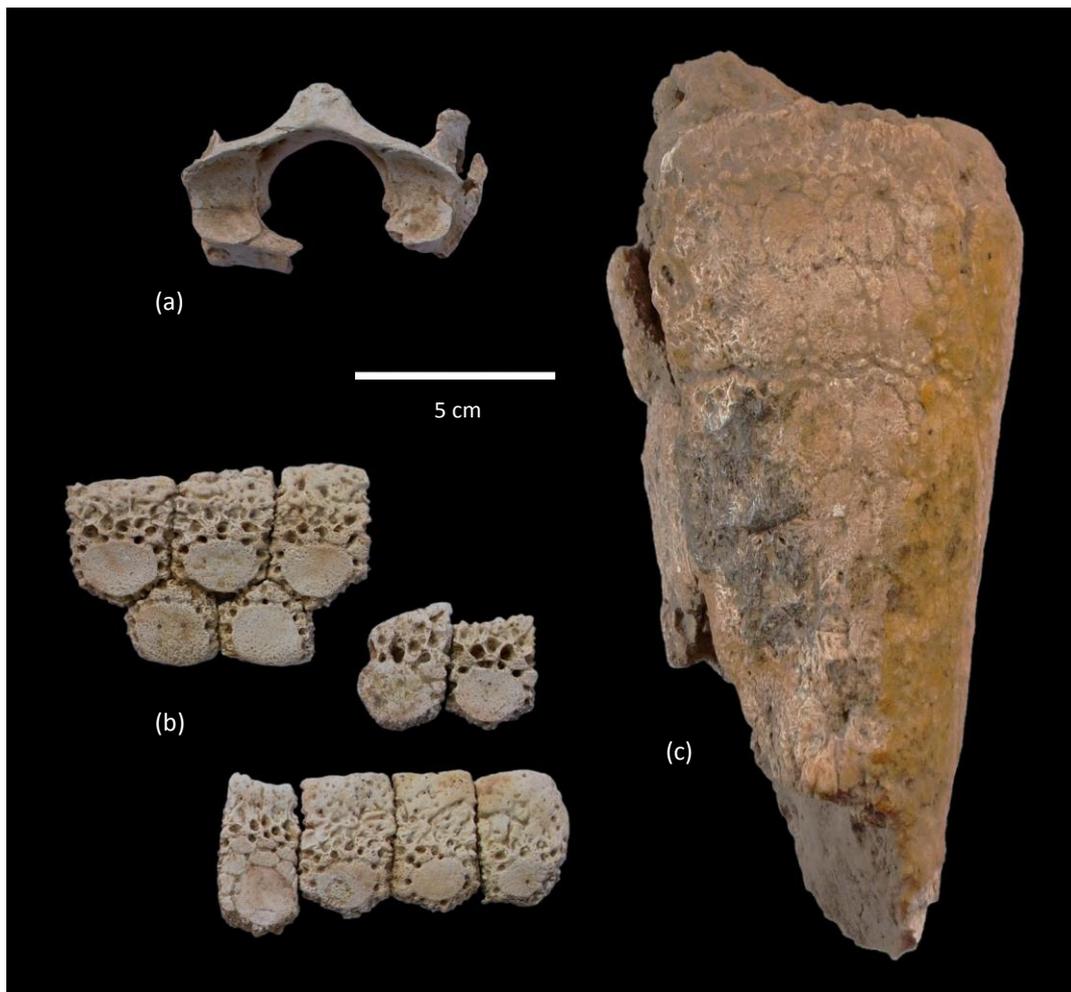


Figura 47. *Pseudoplohophorus* sp. (CGL 4). (a) parte del atlas en vista anterior, (b) fragmentos de anillos caudales, (c) fragmento proximal de tubo caudal.

CGL 5 (Fig. 48, Tabla VIII): El tubo caudal de este ejemplar se encuentra erosionado en su cara ventral y parte de las laterales. Conserva el anillo basal fijo, aunque desarticulado. Su forma general es tendiente a cónica, ligeramente curvado hacia arriba.

De las caras laterales la que mejor se conserva es la izquierda, presentando 3 figuras laterales de tamaño decreciente en sentido disto-proximal. De la cara derecha no se conservan estas figuras.

Los contornos de la mayor parte de las figuras principales tienden a ser elípticos, elongados en sentido antero-posterior. Sus superficies son lisas, convexas y de textura finamente punteada.

Las figuras periféricas se encuentran en la mayor parte de la superficie conservada del tubo. Presentan formas variables, desde poligonales de vértices redondeados a elongadas en sentido antero-posterior. No se observan perforaciones, si bien se debe reconocer que ello puede deberse a la presencia de sedimento adherido a los surcos que separan a las figuras.

Siguiendo el criterio anatómico de Castellanos, el *extremum proximum* quedaría constituido por 7 filas de figuras, siendo las dos más proximales las que conforman el anillo basal fijo. La ornamentación de este último se asemeja a la de los anillos basal y móviles conservados de *P. benvenutii* (Figs. 24c-d, 25).

Los fragmentos de coraza de este ejemplar no han sido preparados desde su extracción en el campo.

CGL 7 (Fig. 49): Se trata de un fragmento posterior de coraza de aproximadamente 40 cm de longitud antero-posterior, conservando parte del borde que conforma la apertura caudal. Las placas que componen la pieza presentan contornos poligonales (pentagonales y hexagonales, las del borde caudal tendientes a cuadrangulares). La ornamentación consiste en una figura central de contorno circular a elíptico, ocupando la mayor parte de la superficie de la placa, rodeada por una fila completa de figuras periféricas en número aproximado de 16, de formas tendientes a poligonales hacia otras más irregulares. A su vez, varias de las placas presentan en los flancos anterior y posterior vestigios de una segunda fila incompleta de figuras periféricas, compartida entre placas adyacentes. Algo similar se observa en los fragmentos de coraza de la región póstero-lateral de *P. rebuffoi* (Fig. 27c), *P. gracilis* *NOV. COMB.* (Fig. 38a-b) y de manera menos notoria en *P. absolutus* (Fig. 33).

A modo de nota, hacia la parte media de la pieza se observa un orificio elongado en sentido antero-posterior, delimitado por 4 placas.

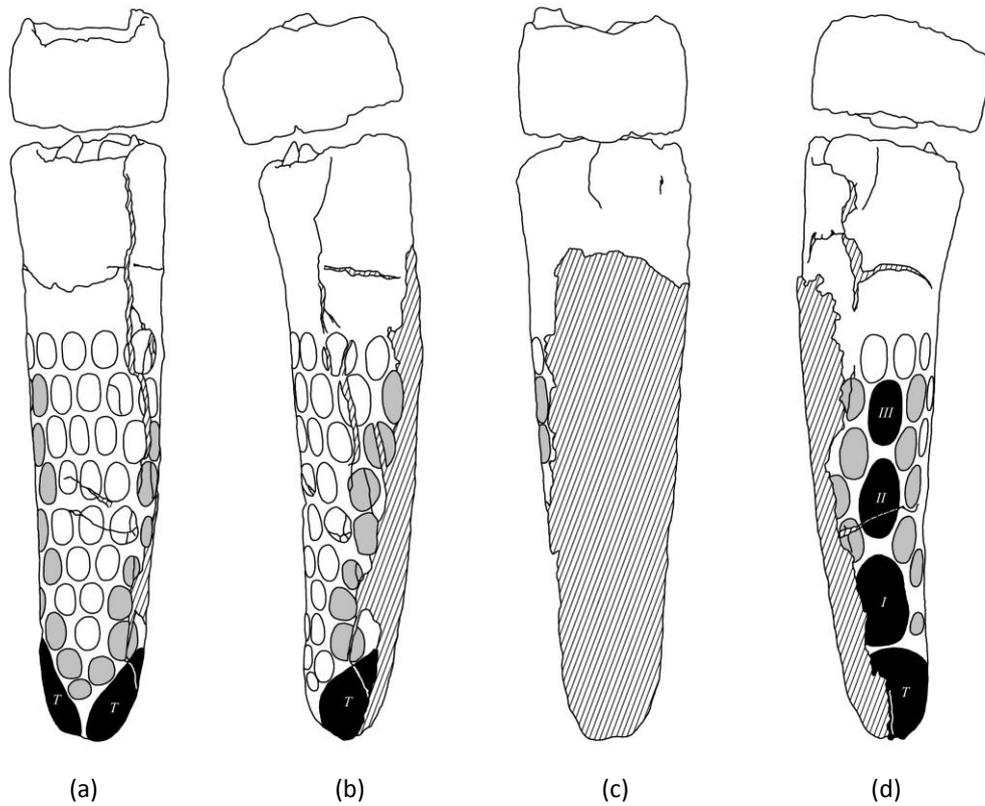


Figura 48. *Pseudoplohophorus* sp. Tubo caudal (CGL 5). Se muestran fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda.

CLRC 192 (Fig. 50): El fragmento de coraza mide aproximadamente 40 cm de longitud antero-posterior máxima. El mismo comprende parte de la región posterior y lateral derecha, conservando parte de la apertura caudal. Tal como se observa en otros fragmentos de coraza previamente descritos para *Pseudoplohophorus*, las formas generales de las placas y su ornamentación varían en función de su proximidad con los límites lateral o posterior de la coraza. Así, las formas de las placas se presentan variando entre poligonales hacia la zona lumbar, y cuadrangulares hacia la zona marginal lateral.

La ornamentación de cada placa consiste en una figura mayor de contorno circular a elíptico, rodeada por una fila completa o incompleta de figuras periféricas de formas poligonales y número variable. En concordancia con la posición en la coraza a la que corresponde la pieza, la figura central tiende a estar desplazada hacia la parte posterior de las placas, estando por consiguiente las figuras periféricas más desarrolladas en la parte anterior.

CLRC 258 (Fig. 51; Tabla I): El fragmento conservado de cráneo comprende parte del perfil lateral izquierdo, careciendo de buena parte de la región parietal y basicraneana. La región nasal y frontal se encuentran erosionadas y el paladar se halla incompleto, conservando únicamente los primeros 3 molariformes de ambos lados. Por otra parte, la órbita, el arco cigomático y el proceso descendente del lado izquierdo están casi completos. El perfil lateral se asemeja al de *P. absolutus* (Fig. 29a-e) y al del ejemplar CGL 4 asignado a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo (Fig. 45a-e), exhibiendo el arco alto y ancho, y el proceso descendente elongado y delgado en sentido antero-posterior.

La dentición conservada muestra gran similitud con la del ejemplar CGL 4 (Fig. 46), con el M1 de sección ovoide, el M2 con una trilobulación muy incipiente y la del M3 más definida (Fig. 51c).

A modo de observación, de acuerdo con el tutor de la colección a la que pertenece este ejemplar, no existe certeza de que el presente resto craneano y el fémur catagolado con el mismo número puedan corresponder a un mismo individuo (*Castiglioni com. pers.*), razón por la cual no se ha realizado una descripción detallada de esta última pieza.

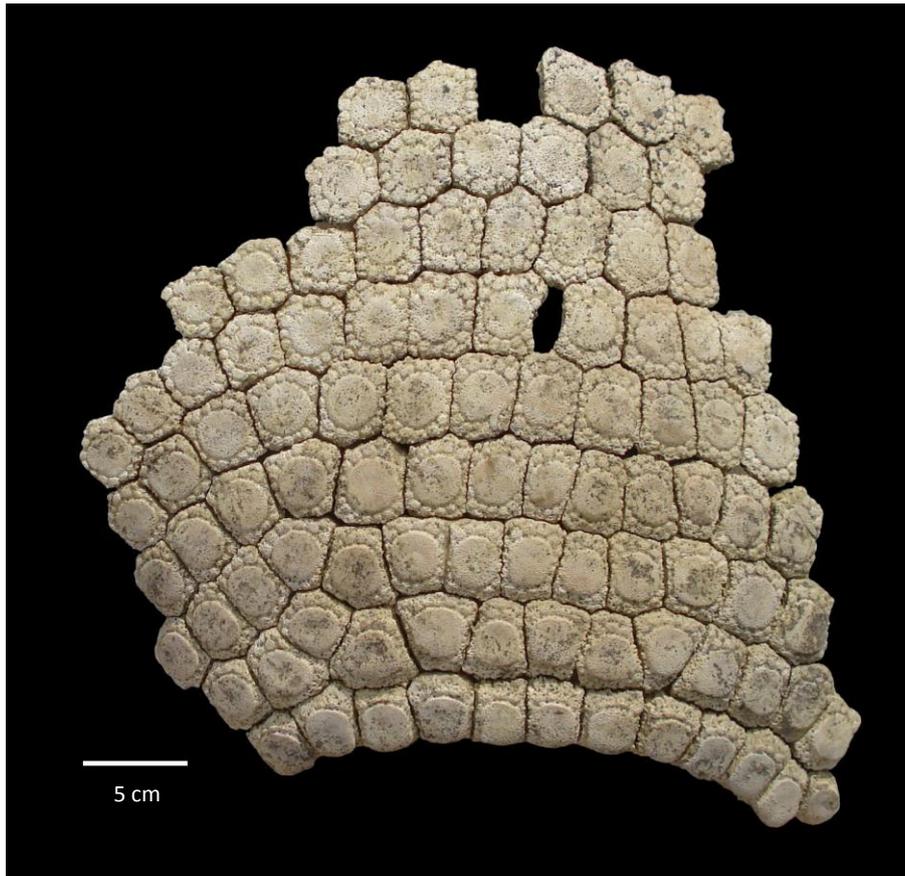


Figura 49. *Pseudoplohophorus* sp. (CGL 7). Fragmento de coraza de la región posterior, con parte de la apertura caudal.

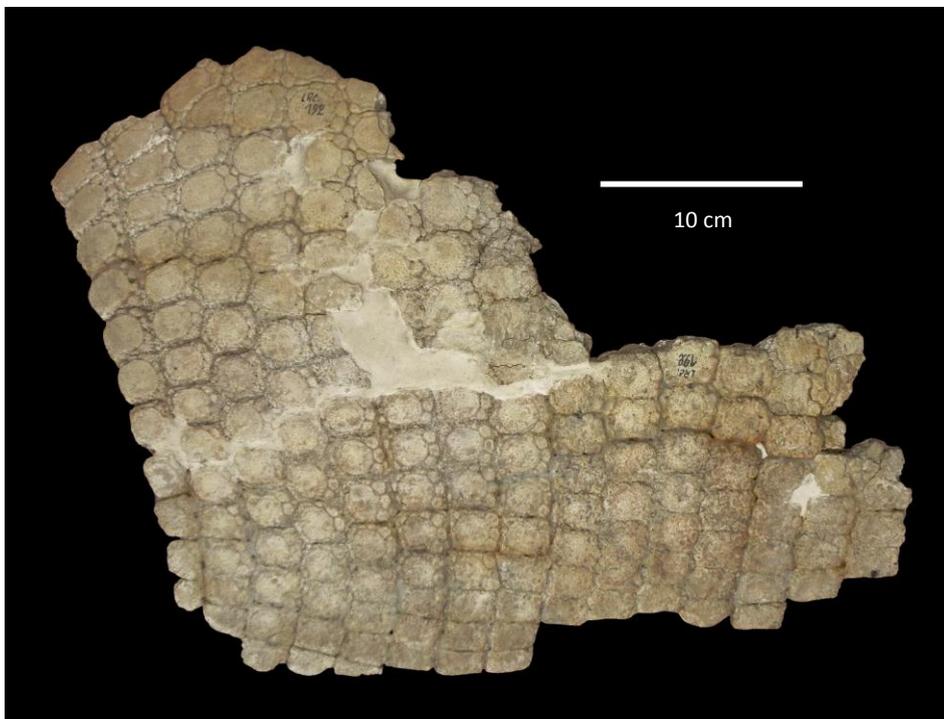


Figura 50. *Pseudoplohophorus* sp. (CLRC 192). Fragmento de coraza de la región póstero-lateral derecha, con parte de la apertura caudal.

CLRC 234 (Figs. 52-53, Tabla VIII): El fragmento de coraza mide aproximadamente 70 cm de longitud y comprende parte de la región dorsal (Fig. 52).

La ornamentación de sus placas consiste en una figura central bien desarrollada de contorno circular a elíptico ocupando la mayor parte de la superficie, rodeada por una corona de 11 a 12 figuras periféricas de contornos tendientes a poligonales con vértices redondeados. Tanto la figura central como las periféricas presentan su superficie porosa.

Hacia uno de los márgenes de la pieza (sector inferior derecho de la Fig. 51) el contorno general de las placas tiende a hacerse cuadrangular, pasando a estar parte de las figuras periféricas compartidas entre placas adyacentes, sugiriendo una cierta proximidad con alguna de las regiones laterales de la coraza.

La ornamentación recuerda a la observada en las corazas de *P. benvenutii* (Fig. 24) y *P. absolutus* (Fig. 33).

Posicionando el fragmento tal como se muestra en la Fig. 51, hacia el margen izquierdo las superficies de las figuras centrales tienden a desarrollar cierta convexidad, mostrándose algo más elevadas con respecto a las figuras periféricas. Este último carácter se observa en la región posterior de la coraza de *P. absolutus*, y –con mayor desarrollo– en ejemplares referidos al género *Phlyctaenopyga* y al “*Panochthini*” *Nopachtus* (Zamorano *et al.*, 2011), por lo que *a priori* esta particularidad puede ser de utilidad para indicar una mayor proximidad de esta zona con la región posterior de la coraza en el presente ejemplar.

El tubo caudal se encuentra prácticamente completo, si bien se halla parcialmente erosionado en la región distal de la cara ventral (donde se dificulta el reconocimiento de sus figuras) y parte de las laterales (Fig. 53, Tabla VIII).

Su forma general es tendiente a cilíndrica, de ápice relativamente agudo, con una compresión transversal a nivel del anillo basal soldado. Presenta 3 figuras laterales de cada lado, de contornos tendientes a ovalados, con superficies convexas y de textura porosa, siendo las del primer par de mayor tamaño que las demás.

Como rasgo particular del ejemplar la cara izquierda exhibe una figura relativamente pequeña ubicada entre la figura terminal y la primera lateral (Fig. 53d).

Las figuras periféricas se encuentran en toda la pieza, aunque en la cara ventral se hallan más reducidas. Se presentan con formas tendientes a circulares y alternando con perforaciones relativamente grandes, particularmente en las caras laterales. Es de notar que el ejemplar presenta restos de sedimento adheridos en casi toda su superficie, lo que dificulta la observación de la ornamentación con mayor detalle en algunos sectores.

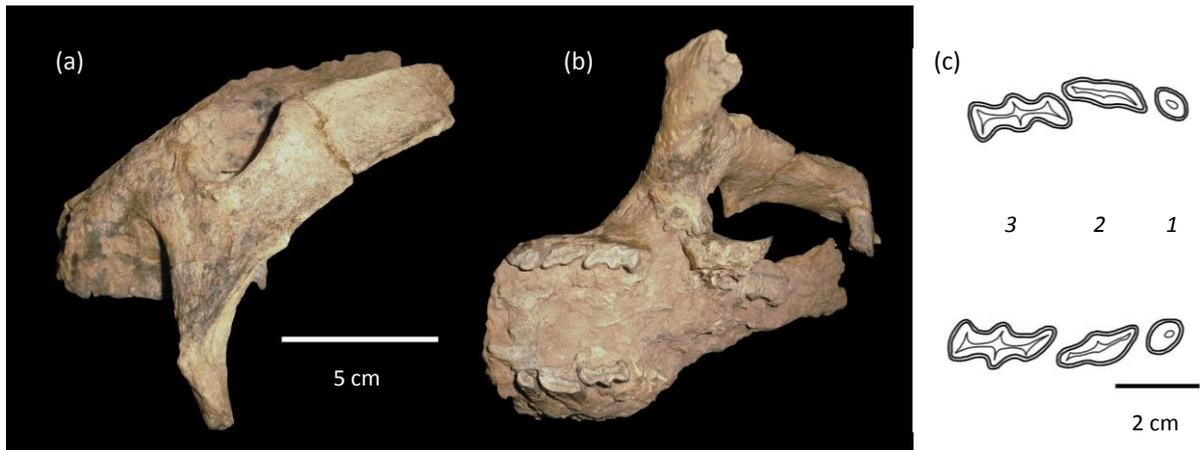


Figura 51. *Pseudoplohophorus* sp. (CLRC 258). Fragmento de cráneo en vistas (a) lateral izquierda y (b) ventral. (c) Ilustración esquemática de la dentición conservada.

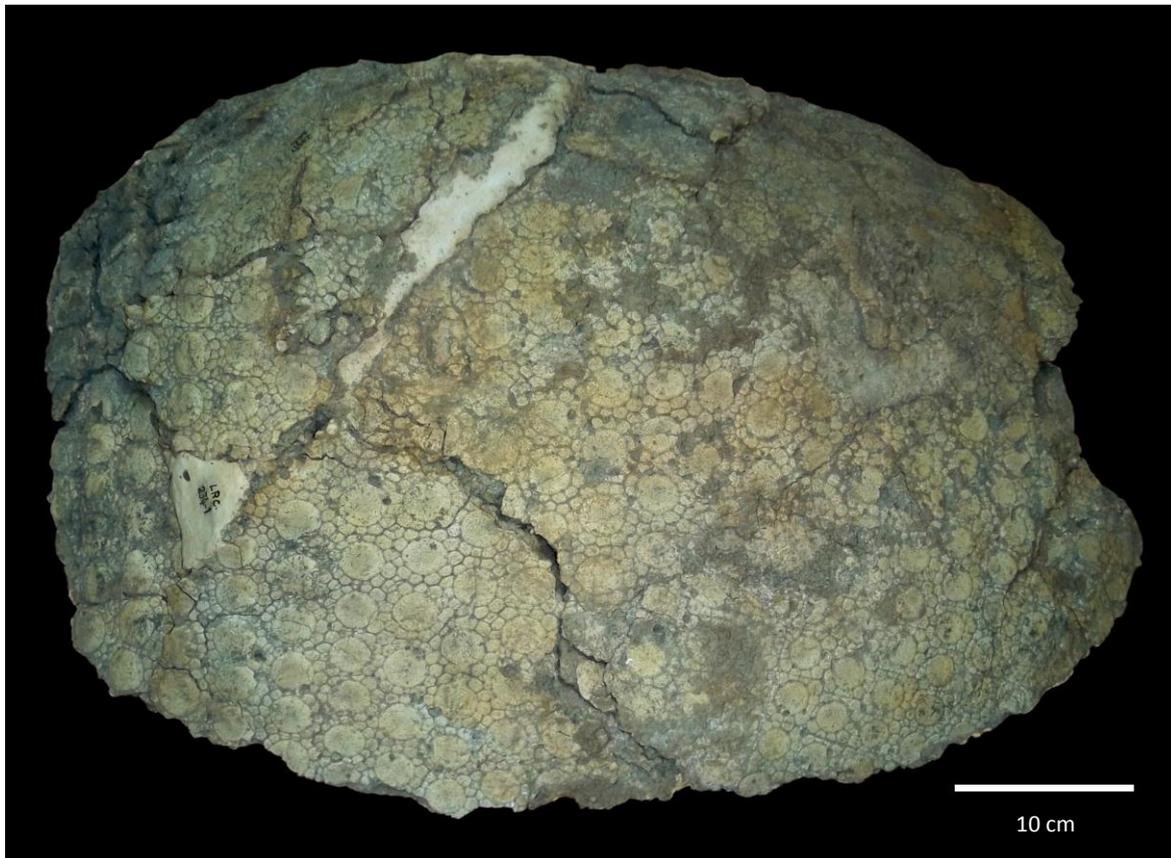


Figura 52. *Pseudoplohophorus* sp. (CLRC 234). Fragmento de coraza de la región dorsal.

El *extremum proximum* se compone de 5 hileras transversales de placas, incluyendo el anillo basal soldado, junto al que se conserva parte de una vértebra caudal articulada.

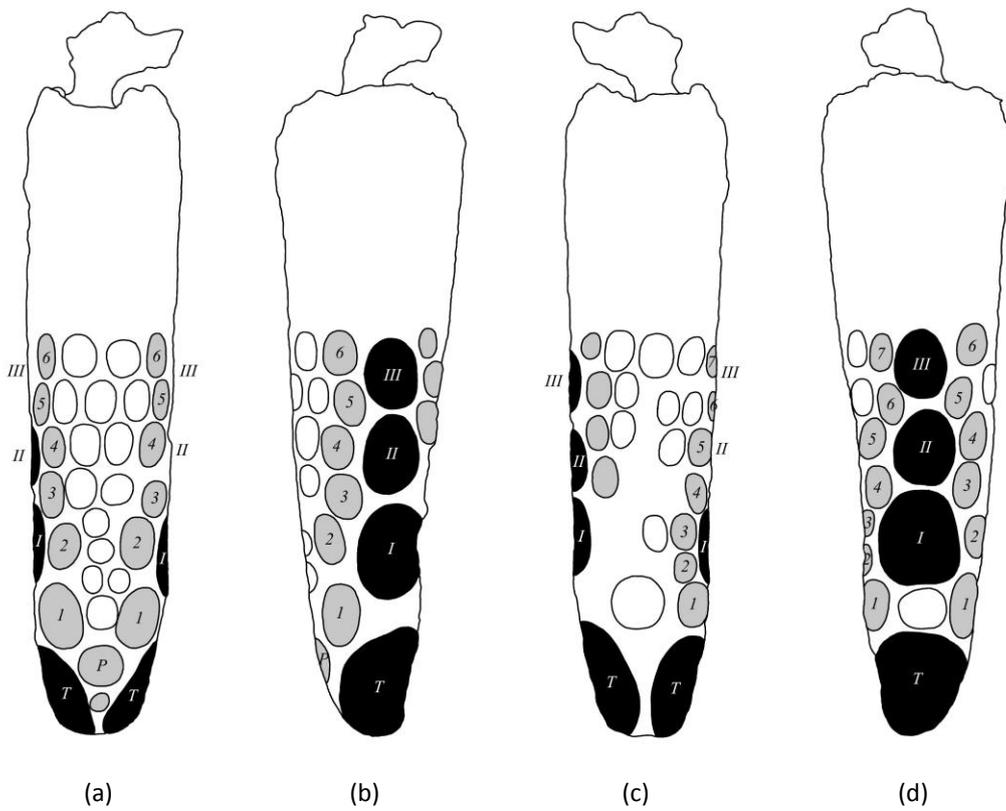


Figura 53. *Pseudoplohophorus* sp. Tubo caudal (CLRC 234). Se muestran fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda.

CLRC 243 (Fig. 54, Tabla VIII): Se trata de un tubo caudal casi completo, aunque en regular estado de preservación. Su forma general es tendiente a cilíndrica, si bien se muestra algo comprimido en sentido dorso-ventral, particularmente hacia su extremo proximal, el cual consecuentemente resulta más ancho (no descartándose que este rasgo pueda constituir un artefacto de la conservación).

La superficie se encuentra parcialmente erosionada, dificultando el reconocimiento de las figuras que componen su ornamentación, siendo mayormente visibles las figuras terminales y las del primer par lateral.

La morfología del ápice y las dimensiones generales de la pieza se asemejan a las de otros ejemplares asignados a *Pseudoplohophorus*.

Como nota, se observa la presencia de canales superficiales de considerable ancho y profundidad, uno de ellos atravesando transversalmente la cara ventral hacia la mitad del tubo y alcanzando parte de las laterales (Fig. 54 b,c,d). La morfología de estos canales se asemeja a la de los reportados por Roland *et al.* (2015) en restos exo y endoesqueletales asignados a *Pseudoplohophorus* sp., siendo atribuidos a trazas de alimtación de larvas de insectos.

CLRC 507 (Fig. 55, Tabla VIII): Se trata de parte de un tubo caudal carente del anillo basal soldado. La forma general de la pieza es tendiente a cilíndrica en vistas dorsal y ventral, y a cónica en vistas laterales, con la región apical más aguda y ligeramente curvada hacia arriba.

Presenta tanto las figuras terminales como las laterales bien definidas, al hallarse delimitadas por surcos profundos y presentar a su vez sus superficies convexas. Las figuras laterales se presentan en número de 3 a cada lado, con contornos tendientes a ovalados y superficies porosas. Los márgenes posteriores de estas figuras se encuentran más elevados que los anteriores, particularmente en el primer par lateral, lo que las asemeja al aspecto de “silla de montar” que adquieren estas figuras en los tubos de *Neosclerocalyptus*. Las figuras periféricas se encuentran más desarrolladas en la cara dorsal que en las demás; presentan formas irregulares con bordes redondeados. En las intersecciones de los surcos que delimitan a estas figuras con los de las figuras de mayor tamaño se observan pequeñas perforaciones. El resto de las figuras que integran la ornamentación presenta en general formas elípticas u ovaladas (con su eje mayor en sentido antero-posterior), o bien circulares o poligonales de bordes redondeados (estas últimas en el extremo distal de la cara ventral).

Por delante del tercer par de figuras laterales se aprecian 3 hileras transversales de figuras. El borde proximal de la pieza presenta una superficie rugosa (conservada en la cara ventral y parte de las laterales), presumiblemente correspondiente a la articulación con el anillo basal soldado.

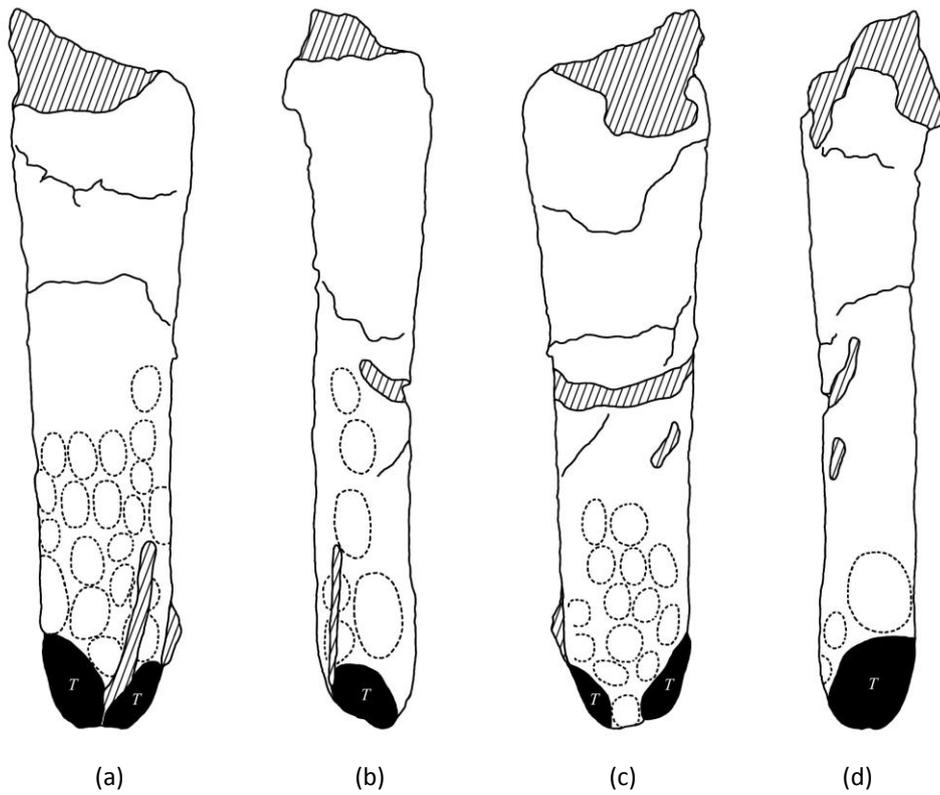


Figura 54. *Pseudoplohophorus* sp. Tubo caudal (CLRC 243). Se muestran fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda.

FC-DPV 869 (Fig. 56a): Se trata de un fragmento lateral de tubo caudal. En su porción más distal conserva dos figuras de mayor tamaño que las demás, presumiblemente integrantes de la serie de grandes figuras laterales.

Su ornamentación general comprende figuras principales de contorno tendiente a elíptico, elongadas en sentido antero-posterior, rodeadas por una fila de figuras periféricas compartidas con otras figuras principales adyacentes. Las figuras periféricas se encuentran bien desarrolladas adquiriendo formas poligonales de puntas redondeadas, o elongadas en sentido antero-posterior, y alternan a su vez con perforaciones bien visibles. La superficie de todas las figuras es lisa, finamente punteada y convexa, estando las figuras periféricas algo más elevadas que las demás. En general, la ornamentación recuerda a la del tubo de *P. benvenutoi* (Fig. 25) y *P. rebuffoi* (Fig. 28), así como a la de otros tubos asignados a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo (CGL 5, Fig. 48; MPAC AC 916, Fig. 60).

FC-DPV 2760 (Fig. 56b): Consiste en un fragmento distal de tubo caudal conservando parte de sus caras dorsal y lateral derecha. La parte conservada, exhibiendo un ápice relativamente agudo, induce a pensar en un tubo de forma general tendiente a cónica.

La cara lateral conserva dos grandes figuras laterales, que posiblemente hayan sido las únicas de la serie lateral de esta cara, de acuerdo a las dimensiones relativamente menores que exhiben las figuras adyacentes en el extremo anterior de la pieza. La superficie del ejemplar se encuentra erosionada, no obstante es posible reconocer a las figuras principales debido a su superficie convexa y a las perforaciones que las rodean. Tales figuras presentan contornos groseramente poligonales a elípticos, elongadas en sentido antero-posterior. Las figuras periféricas parecen estar ausentes, existiendo numerosas perforaciones de pequeño tamaño en los surcos que separan a las figuras principales.

La morfología y ornamentación general de la pieza recuerda en parte a la de los ejemplares de *P. orientalis* (AMEGHINO, 1889) por el escaso desarrollo de figuras periféricas. No obstante, en la presente pieza las perforaciones no alcanzan el desarrollo que exhiben en los citados ejemplares.

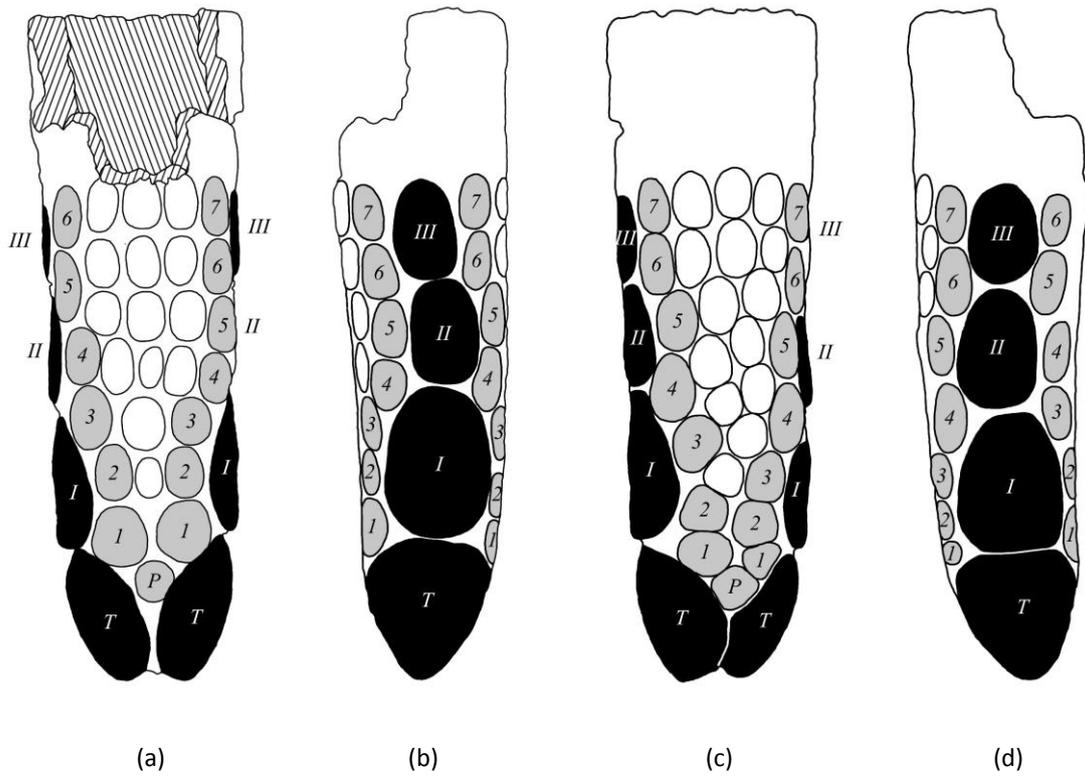


Figura 55. *Pseudoplohophorus* sp. Tubo caudal (CLRC 507). Se muestran fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda.

MMC 882 (Fig. 57): Se trata de un pequeño fragmento de coraza de aproximadamente 40 cm de longitud máxima. Por las características de su ornamentación parece corresponder a la región dorsal. Está constituido por placas de superficie finamente punteada y contornos tendientes a hexagonales, si bien en algunos sectores se dificulta el reconocimiento de los límites entre las mismas debido a su grado de fusión. Cada placa está ornamentalmente constituida por una figura central de contorno tendiente a circular o levemente elíptico, rodeada por una fila completa de 12 a 13 figuras periféricas pentagonales a hexagonales, todas bien delimitadas. Los surcos que separan a todas estas figuras son bien visibles y en sus intersecciones se distinguen pequeñas perforaciones.

La ornamentación se asemeja en gran medida a la observada en la zona más próxima a la región dorsal de la coraza de *P. benvenutii* (Fig. 24a).

Es de notar que la pieza conserva una capa de sedimento adherida en su cara interna.

MMC s/n (lote) (Figs. 58-59; Tablas I, IV, V, VIII): El presente lote constituye un conjunto de ejemplares carente de datos de colecta. No existe certeza de si pueden corresponderse con un único individuo, o si se trata de diferentes colectas. Adicionalmente, el hecho de que la mayor parte de estos materiales conservan sedimento adherido sugiere que pueda tratarse de restos de preparación inconclusa.

Considerando que estos materiales comparten repositorio con los especímenes de *P. benvenutii* y *P. rebuffoi* –ambos colectados en depósitos de la Formación Camacho aflorantes en las barrancas de San Gregorio (dpto. de San José)–, el tipo de sedimento que se observa en los presentes ejemplares induce a pensar que puedan compartir la misma procedencia geográfica y estratigráfica que los citados taxones.

El cráneo conserva parcialmente la cara lateral derecha (con su superficie erosionada) y el paladar con parte de la dentición (Fig. 58a-b, Tablas I, V). Sus dimensiones generales y las de sus piezas dentales se acercan a las correspondientes de los cráneos de *Stromaphoropsis scavinoi*, *P. benvenutii* y *P. absolutus*.

Es de notar que la serie dentaria exhibe los molariformes 1 a 3 muy próximos entre sí, con el M2 “montado” sobre el M3 (Fig. 58h). Al momento no se ha podido determinar si esta disposición constituye una particularidad del ejemplar, o si responde al proceso de preparación.



Figura 56. *Pseudoplohophorus* sp. (a) Fragmento lateral de tubo caudal (FC-DPV 869); (b) fragmento distal de tubo caudal en vista dorsal (a la izquierda) y lateral derecha (a la derecha) (FC-DPV 2760).

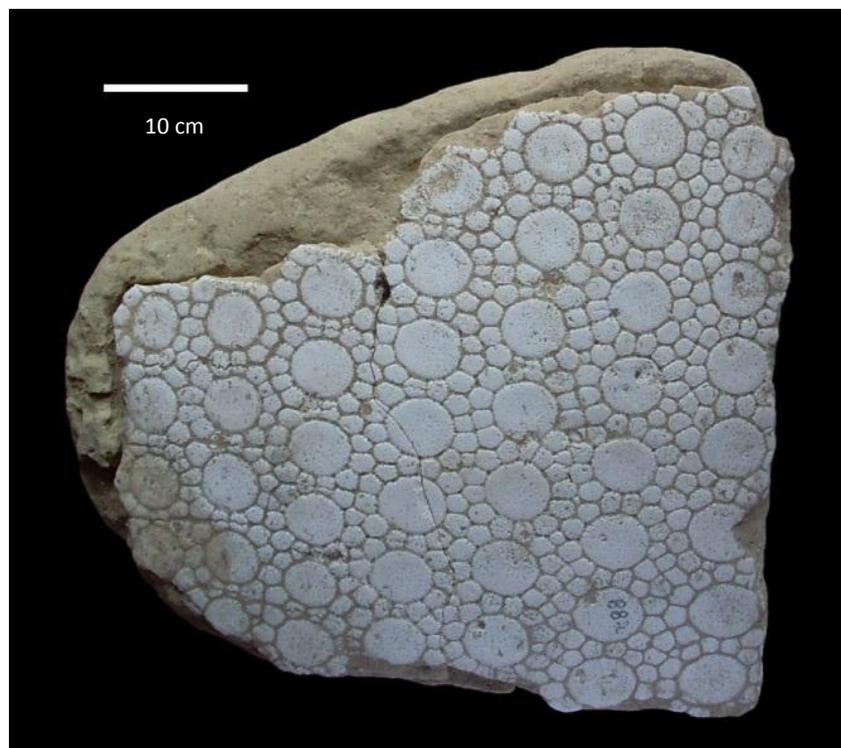


Figura 57. *Pseudoplohophorus* sp. (MMC 882). Fragmento de coraza de la región dorsal.

El estado de conservación del ejemplar no permite realizar comparaciones más detalladas. A este hecho se suma que la pieza se encuentra parcialmente cubierta por un bloque de sedimento. A modo de nota, en este bloque se observa la impresión de placas de coraza, lo que indica que la pieza se encontraba espacialmente asociada a este tipo de restos (Fig. 58a). No obstante, al momento no se ha podido determinar si entre las partes de coraza que componen el presente lote se encuentra la correspondiente porción que originalmente se hallaba adherida al sedimento.

La hemimandíbula derecha (Figs. 58c-d, i; Tablas IV y V) presenta buen estado de preservación, a excepción del borde inferior de la rama horizontal que se encuentra parcialmente reconstruido con yeso. Resulta grácil y delgada, con la rama ascendente ancha y la apófisis coronoidea más alta que el cóndilo. La trilobulación de los molariformes ya se observa a nivel del m3, uniformizándose a partir del m4. Presenta una morfología, dimensiones y dentición similares a las de *P. absolutus* (principalmente el holotipo, Figs. 30a-b, 31b) y el ejemplar FC-DPV 583 asignado a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo (Fig. 43a-b).

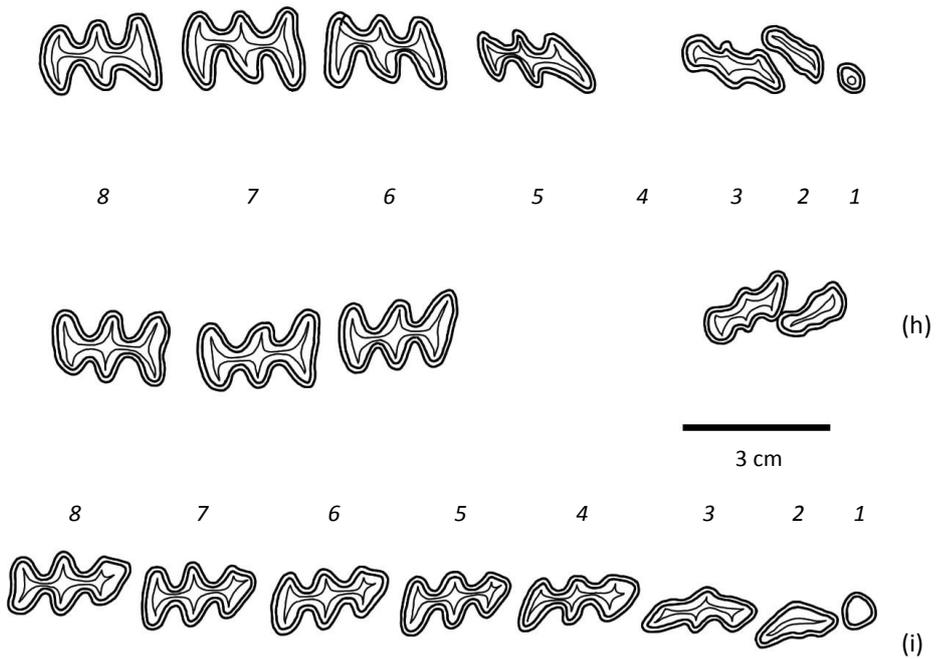
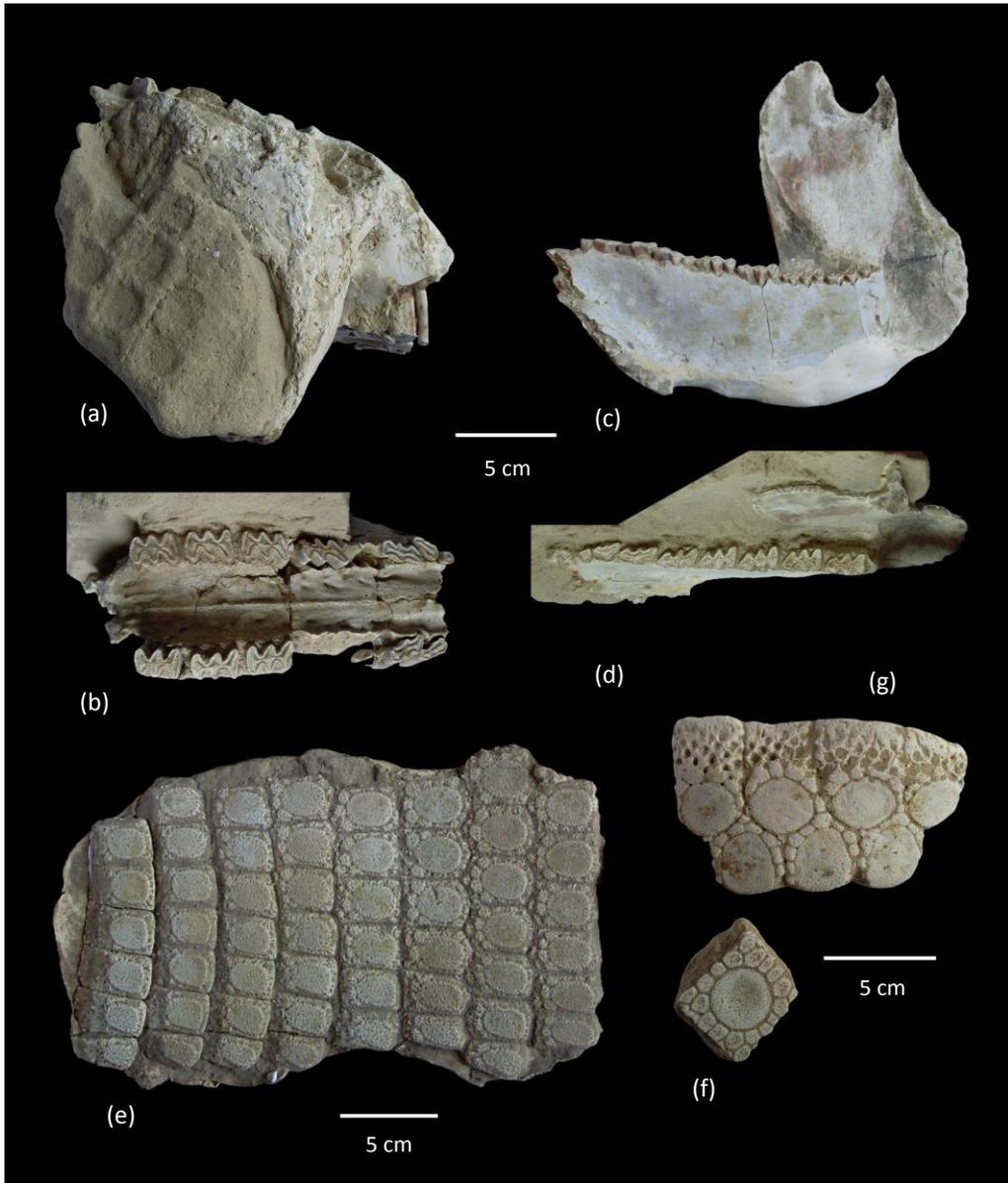
A modo de nota, la pieza se halla adherida a un bloque de sedimento que impide la observación de su cara externa (véase Fig. 58d).

La ornamentación externa de los fragmentos y placas sueltas de coraza se condice con los patrones observados en *P. benvenutii*, *P. rebuffoi* y *P. absolutus*. Uno de los fragmentos de coraza (Fig. 58e) corresponde a la región marginal lateral, asemejándose su ornamentación en gran medida a la observada principalmente en las dos primeras especies citadas. Posicionando la pieza tal como se ilustra en la Fig. 58e, hacia el sector izquierdo se observan filas verticales de placas que en sus flancos antero-posteriores articulan laxamente entre sí, recordando en parte a lo que acontece en las bandas móviles de los Dasypodidae.

Cada placa presenta su superficie porosa, conformada por una figura central de contorno tendiente a elíptico, con su eje mayor en sentido antero-posterior, rodeada por un número variable de figuras periféricas. Estas últimas presentan formas difusas y se pierden hacia el margen inferior de la pieza, en donde queda alrededor de cada figura central una zona periférica rugosa mayormente desarrollada hacia el sector anterior de cada placa, adquiriendo la configuración de una carilla que articula laxamente con la placa de la fila inmediatamente anterior.

Los fragmentos de anillos caudales (Fig. 58g) ofrecen una ornamentación comparable a la de *P. benvenutii* y *P. gracilis* NOV. COMB.

Figura 58 (página siguiente). *Pseudoplohophorus* sp. (MMC s/n, lote). (a) parte de cráneo en vista lateral derecha, con sedimento adherido; (b) misma pieza que en a en vista ventral; (c) hemimandíbula derecha en vista interna; (d) misma pieza que en c en vista oclusal; (e) fragmento de coraza de la región lateral; (f) placa aislada de la región dorsal y (g) fragmento de anillo caudal; (h) ilustración esquemática de la serie dentaria del cráneo; (i) *idem.* de la hemimandíbula derecha.



El tubo caudal carece del anillo basal soldado y se halla parcialmente erosionado, principalmente en sus caras ventral y lateral derecha. La región proximal se encuentra artificialmente reconstruida (Fig. 59, Tabla VIII).

Su forma general es tendiente a cilíndrica, con el extremo distal ligeramente curvado y comprimido en sentido dorso-ventral. Presenta 3 grandes figuras laterales de cada lado, con la tercera algo más separada de las anteriores. Tanto estas figuras como las demás figuras mayores del tubo presentan sus contornos tendientes a elípticos, con su eje mayor en sentido antero-posterior y sus superficies convexas en sentido transversal. Las figuras periféricas son de pequeño tamaño, con formas redondeadas, y se disponen formando una fila única alrededor de las figuras mayores, la cual es compartida entre figuras adyacentes.

Se destaca la presencia de perforaciones conspicuas hacia la mitad posterior de las caras dorsal y laterales, ubicadas en las intersecciones entre los surcos que delimitan a las figuras periféricas de las mayores, y dispuestas en serie doble alrededor de estas.

El *extremum proximum* queda constituido por 5 hileras trasnversales de figuras.

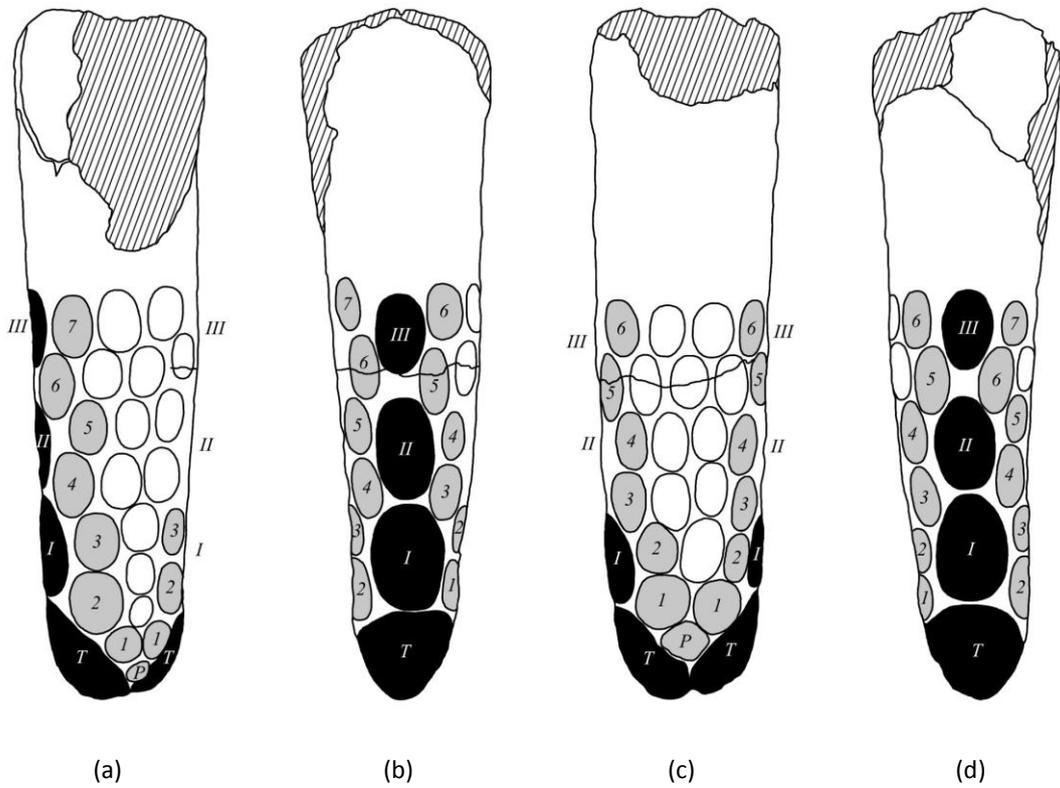


Figura 59. *Pseudoplohophorus* sp. Tubo caudal (MMC s/n). Se muestran fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda.

MPAC AC 916 (Fig. 60, Tabla VIII): Se trata de una porción de tubo caudal carente de buena parte de la cara lateral derecha, así como parte de las caras dorsal y ventral. Su forma general es tendiente a cilindro-cónica con una ligera curvatura hacia arriba, y con la región apical algo comprimida en sentido dorso-ventral. El borde anterior conserva parte de la carilla articular para el correspondiente anillo caudal.

La cara izquierda presenta 3 figuras laterales de tamaños decrecientes en sentido disto-proximal, mientras que en la cara derecha solo se conserva la primera de estas figuras (Fig. 60b y d).

Los contornos de la mayoría de las figuras principales son tendientes a elípticos, elongados en sentido antero-posterior, con superficies porosas y ligeramente convexas. Las figuras laterales presentan una suave concavidad longitudinal en su centro y su borde posterior algo más elevado que el anterior, dándoles el característico aspecto de “silla de montar” presente en otros “hoploforinos” tales como *Neosclerocalyptus*.

Las figuras periféricas se presentan bien desarrolladas en la cara dorsal y laterales, con formas tendientes a poligonales, de vértices redondeados y con relieves convexos. En la cara ventral se tornan más redondeadas y menos definidas, principalmente en la región distal. En todas las caras se distinguen perforaciones pequeñas, estando presentes en las intersecciones entre los surcos que delimitan a las figuras periféricas y los que rodean a las figuras de mayor tamaño.

Siguiendo el criterio anatómico de Castellanos, el *extremum proximum* quedaría conformado por 5 filas de figuras, constituyendo las dos más proximales el remanente de un anillo basal soldado.

En términos generales el tubo recuerda al de *Pseudoplohophorus benvenutii*, tanto por su forma general como por su ornamentación.

MPAC AC 1600 (Fig. 61, Tabla VIII): Se trata de un tubo caudal carente del anillo basal fijo, de acuerdo al aspecto de la superficie articular que presenta en su borde anterior (rugosa, sin escotaduras para una articulación móvil). Siguiendo el criterio de Castellanos, la parte conservada del *extremum proximum* quedaría constituida por 3 filas de figuras.

Su forma general es tendiente a cilíndrica, con una ligera curvatura hacia arriba y su extremo distal apenas comprimido en sentido dorso-ventral. El ápice se encuentra parcialmente erosionado.

En general las figuras del tubo presentan superficies convexas, finamente punteadas, y contornos elípticos, con su eje mayor en sentido antero-posterior (excepto las figuras centrales y marginales de la región distal de la cara ventral, cuyos contornos tienen a ser algo más circulares). Ambas caras laterales presentan 3 figuras principales de tamaño decreciente en sentido disto-proximal (Fig. 61 b y d).

Las figuras periféricas se encuentran prácticamente ausentes, estando las figuras mayores rodeadas por una fila de perforaciones de gran tamaño, separadas por pequeños tabiques. En los márgenes anterior y posterior de las figuras de la cara dorsal la fila de perforaciones se hace doble, al igual que acontece en ejemplares de *P. orientalis* (AMEGHINO, 1889), *P. orientalis* (non AMEGHINO) NOV. COMB. y *P. francisi*, y en menor medida en *P. absolutus* (en donde estas perforaciones se encuentran relativamente menos desarrolladas).

No obstante, la mayor robustez de este ejemplar y su forma más tendiente a cilíndrica que cónica lo diferencian de los tubos de las mencionadas especies.

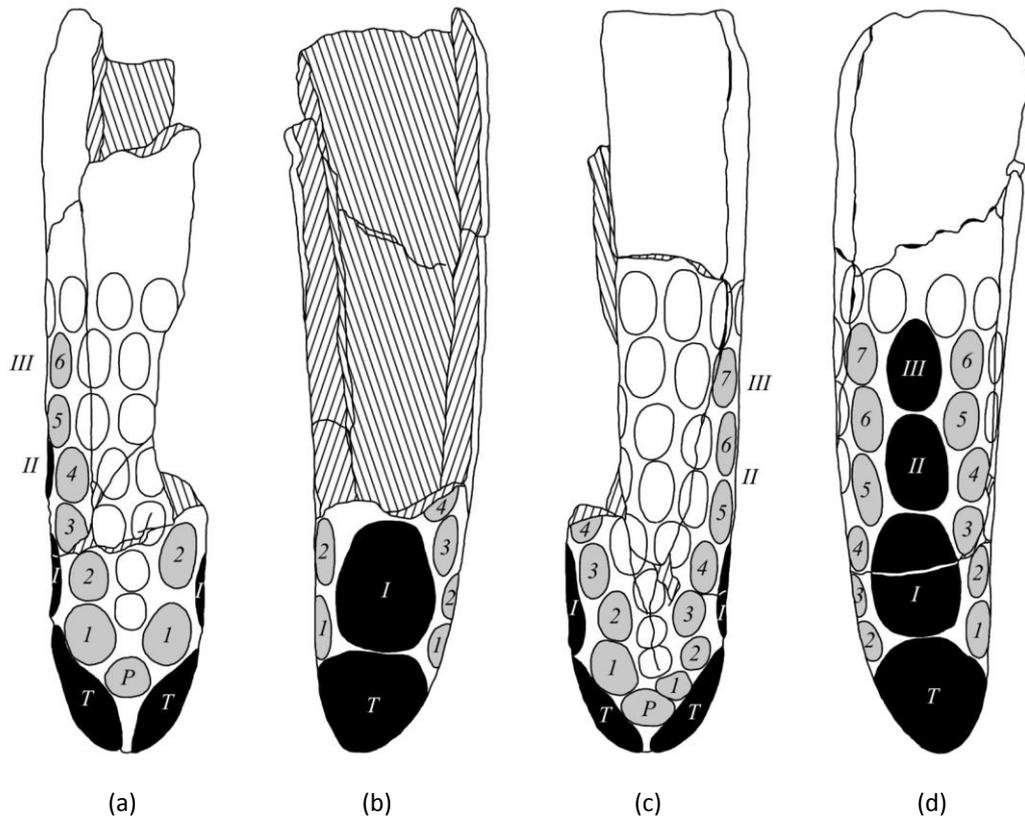


Figura 60. *Pseudoplohophorus* sp. Parte de tubo caudal (MPAC AC 916). Se muestran fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda.

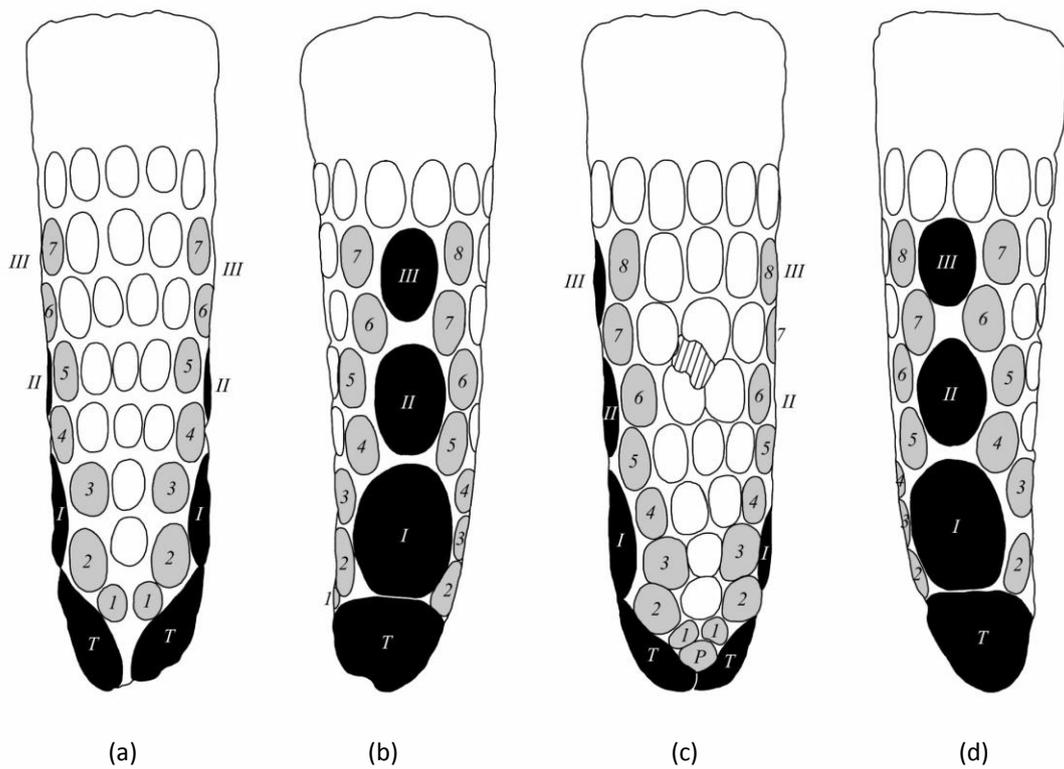


Figura 61. *Pseudoplohophorus* sp. Tubo caudal (MPAC AC 1600). Se muestran fotografías y dibujos esquemáticos en vistas: (a) dorsal, (b) lateral derecha, (c) ventral y (d) lateral izquierda.

Status propuesto para otros materiales citados

“HOPLOPHORINAE” *insertae sedis*

Zaphilus AMEGHINO, 1889 *nomen dubium*

Zaphilus AMEGHINO, 1889

Ameghino, 1889: 794, 828, pl. LXXXIII (figs. 1-2) [1918, VIII:]. *nov. gen.*

Lydekker, 1894: 26. / Ameghino, 1895: 122, 146, 148, 162 [1920, XI: 486-487, 526-527, 550-551 ver]. / Trouessart, 1898: 1131; 1904-1905: 808. / Kraglievich, 1931b: 33; 1932: 318-319. / Torcelli, 1936: 245. / Lambert, 1939: 10, 33. / Castellanos, 1940: 12, 239. / Méndez-Alzola, 1944a: 391, 392; 1944b: 114, 115; 1944d: 3, 5 (fig. 8); 1947: 221; 1949a: 26; 1949b: 53; 1950: 51-57, 86, 90, 92-93, 97, láms. I-III (1950: 11-17, 46, 50, 52-53, láms. I-III, 85). / Hoffstetter, 1958: 582. / Figueiras & Borggi, 1967: 183. / Mones & Francis, 1973: 52. / Mones, 1974: 71-72; 1979: 18. / Paula Couto, 1979: 230. / Fariña, 1981: 785. / Calcaterra, 1983: 8. / Mones, 1986: 241; 1987: 504-507; 1988: 255-257. [*partim*] / Mckenna & Bell, 1997: 90. / Perea, 1998: 20, 24. / Fernicola, 2001: 3, 5, 7. / *Fernicola*, 2005: 11, 18, 25, 26, 28-30, 114. / *Zurita*, 2007a: 19. / Fernicola, 2008: 555, 556, 558, 574. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Perea *et al.*, 2011: 263.

Hoplophorus LUND, 1839:

Zittel, 1894: 148. [*partim*]

Lomaphorus AMEGHINO, 1889:

Lydekker, 1894: 26. [*partim*]

(Sin referencia)

Larrañaga, 1930: Láms. XI, XII.

Zaphylus [*sic.*]:

Castellanos, 1932a: 99. / Fernicola, 2001: 7; 2005: 19.

ESPECIE TIPO.— *Zaphilus larranagai* AMEGHINO, 1889²⁸

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.— Uruguay. Procedencia estratigráfica incierta.

DIAGNOSIS.— [*sensu* Mones (1987)] Tubo caudal cónico-cilíndrico, con el ápice acuminado; figuras dorsales circulares a elípticas, rodeadas por numerosas figuras periféricas poligonales distribuidas en dos o más series, excepcionalmente en una serie simple, muy apretadas entre sí, con numerosos agujeros pilíferos [*sic.*] distribuidos rodeando las figuras principales y entre las periféricas.

ETIMOLOGÍA.— No especificada por su autor.

RESEÑA.— El género y especie son descriptos por Ameghino (1889) sobre dos acuarelas cuya autoría se atribuye al presbítero Dámaso A. Larrañaga, presumiblemente realizadas en las primeras décadas del Siglo XIX. Las mismas muestran respectivamente una mitad proximal y una distal de lo

²⁸ Al nominar la especie Ameghino incurre en un error nomenclatural común en su época, dado que la letra “ñ” no existe en el alfabeto latín. Mones & Francis (1973) sugieren que la grafía correcta del epíteto ha de ser “*larranagai*”, propuesta que ha sido seguida por autores posteriores.

que parece ser un único tubo caudal (Fig. 61a). Considerando que las colecciones de Larrañaga fueron extraviadas y que las referidas ilustraciones carecen de datos adicionales, no es posible obtener mayor información sobre las dimensiones, rasgos morfológicos y ornamentales del ejemplar, o su procedencia geográfica y estratigráfica.

No obstante, autores posteriores reconocen la validez del género y especie. A modo de ejemplo, Kraglievich (1932) propone la inclusión de "*Hoplophorus (?) lydekkeri*"²⁹ AMEGHINO, 1889 dentro de la presente especie; mientras que Méndez-Alzola (1950) expone una serie de argumentos por los cuales se debe reconocer su validez (*i.e.* la habilidad de Larrañaga como dibujante y el prestigio internacional del autor del taxón).

Las únicas críticas que ha recibido la propuesta de Ameghino se orientan hacia una discusión de la ubicación genérica de la especie, de acuerdo con sus rasgos ornamentales. Así, Lydekker (1894) y Zittel (1894) consideran al género un probable sinónimo posterior de *Lomaphorus* y de *Hoplophorus*, respectivamente. Tales propuestas son desestimadas por Ameghino (1895).

Más recientemente, Mones (1987) establece formalmente una diagnosis para el taxón, mientras que en una publicación posterior el mismo autor asigna a la especie un nuevo fragmento de tubo caudal (Mones, 1988). No obstante, en la presente contribución se considera que el iconotipo y el nuevo fragmento de tubo no reúnen cualidades suficientes para ser considerados co-genéricos (véase más adelante).

OBSERVACIONES.— **CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.**— Atendiendo a las particularidades inherentes a la descripción del género y su especie, resulta evidente que la información disponible en torno a los mismos es notoriamente escasa. En este sentido, es de notar que el tratamiento pormenorizado dado a este taxón por autores posteriores a Ameghino, tales como Méndez-Alzola (1950) y Mones (1987, 1988), conlleva implícitamente una consideración del iconotipo como *un ejemplar en sí mismo*. No obstante, en el presente trabajo se considera que las ilustraciones de Larrañaga resultan insuficientes para establecer valoraciones objetivas sobre las cualidades del ejemplar ilustrado, razón por la cual se propone al género y su especie como nombres dudosos (*nomina dubia*).

Zaphilus larranagai* AMEGHINO, 1889 *nomen dubium

(Fig. 62)

***Zaphilus Larrañagai* AMEGHINO, 1889**

Ameghino, 1889: 828, pl. LXXXIII (figs. 1-2); 1895: 162 (1920, XI: 550-551). *nov. gen. et nov. sp.*

Trouessart, 1898: 1131; 1905: 808. / Kraglievich, 1931b: 33; 1932: 318-319. / Lambert, 1939: 10, 33. / Castellanos, 1940: 239. / Méndez-Alzola, 1944a: 391, 392; 1944b: 114, 115; 1944d: 3, 5 (fig. 8); 1947: 221; 1949a:

²⁹ Actualmente considerada como *Uruguayurus lydekkeri* (AMEGHINO, 1889) MONES, 1987.

26; 1949b: 53; 1950: 51-57, 92-93, 97, láms. I-III [1950: 11-17, 52-53, láms. I-III, 85]. / Calcaterra, 1983: 8.

[Lomaphorus] Laranagei [sic.]:

Lydekker, 1894: 26.

Zaphilus larrañagae [sic.]:

Ameghino, 1895: 162 (1920, XI: 550-551). / Paula Couto, 1979: 230.

(Sin referencia)

Larrañaga, 1930: Láms. XI, XII.

Zaphilus larranagai:

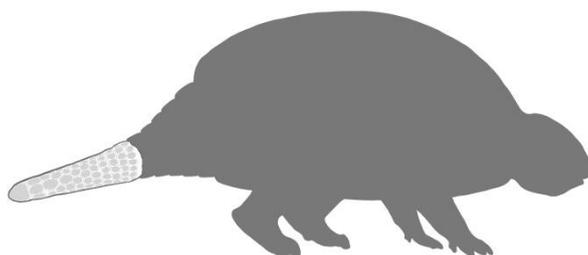
Mones & Francis, 1973: 52. *emendatio legitima*

Mones, 1974: 71-72; 1979: 18. / Fariña, 1981: 785. / Mones, 1986: 241. / Mones, 1987: 504-507. / Mones, 1988: 255-257. / Perea, 1998: 20. / Toriño & Perea, 2008b: 251. / Perea *et al.*, 2011: 263.

TIPO.— Iconotipo: **AGN Caja 196, carpeta I: láms. IV y V.** Dos ilustraciones de una mitad proximal y una distal de un tubo caudal. Realizadas por Dámaso Antonio Larrañaga sobre un ejemplar posiblemente perteneciente a su colección, actualmente extraviado. Posteriormente reproducidas por Ameghino (1889) con ligeras modificaciones. Uruguay. Procedencia estratigráfica desconocida.

DIAGNOSIS.— La misma del género, por monoespecificidad.

ETIMOLOGÍA.— Dedicado al presbítero y naturalista autodidacta Dámaso Antonio Larrañaga (1771-1848), de la ciudad de Montevideo.



DESCRIPCIÓN.— Según las ilustraciones de Larrañaga, el ejemplar se trata de un tubo caudal cónico-cilíndrico, ornamentado con figuras sub-circulares de gran tamaño, rodeadas por una fila de figuras poligonales más pequeñas. Todas las figuras están separadas por surcos, y en los lugares en donde estos últimos se interceptan existen grandes perforaciones circulares (Fig. 61a).

OBSERVACIONES.— Es de notar que Fariña (1981) y Mones (1987) advierten en la ornamentación una aparente ausencia de figuras terminales, característica esta que puede generar dudas en cuanto a la fidelidad de las ilustraciones. Mones (*op. cit.*) atribuye esta ausencia a un posible desgaste de la pieza en la porción terminal (evidenciado en la ilustración por la pérdida del patrón ornamental), sumado a una posible interpretación del propio Larrañaga. Según este autor la forma acuminada del ápice y la presencia de una depresión en el mismo (interpretada por el autor como el surco interapical), constituyen una evidencia indirecta de la existencia de estas figuras. Por su parte,

Fariña (*op. cit.*) considera que las ilustraciones no permiten apreciar los caracteres propios de la tribu, razón por la cual excluye al taxón de su análisis comparativo y pone en duda su inclusión dentro de los “Plohophorini”.

En otro orden, las únicas reproducciones de los originales publicadas a la fecha son las incluidas en la obra de Ameghino (1889) (basadas en los originales y en escala de grises, pero con sutiles diferencias en cuanto a sombreado y formas de algunas figuras, veáse Fig. 62b), y las incluidas en el segundo tomo del Atlas de los “*Escritos*” de Larrañaga (1930). En la Figura 62a se incluyen fotografías a color de los originales depositados en el Archivo General de la Nación, tomadas por el autor del presente trabajo en 2006. La consulta de dichos originales permitió advertir la presencia de una sombra por corrimiento de acuarela en la parte superior de la ilustración correspondiente a la porción proximal. Es de notar que si bien Mones (1987) realiza una detallada descripción de los originales, no menciona esta particularidad, por lo que es de suponer que la misma responda a un problema de curaduría acaecido en el periodo comprendido entre la consulta realizada por el referido autor y la realizada por quien suscribe.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA.— Si bien no existen datos que permitan ajustar la procedencia estratigráfica del ejemplar ilustrado por Larrañaga, algunos autores han especulado sobre la misma. Ameghino (1889) refiere la pieza a la “Formación Pampeana”, mientras que Kraglievich (1932) considera que puede proceder de algún yacimiento terciario. Ambos autores omiten fundamentaciones.

Es interesante notar que Méndez-Alzola (1950) y Klappenbach (2004) identifican el ejemplar con “...una cola hallada en el Arroyo Seco, completa en su longitud y compuesta de una sola pieza huesosa...” mencionada en un informe escrito por Vilardebó & Berro (1838), en referencia a los fósiles donados por Larrañaga al “Museo Nacional de Montevideo” (hoy Museo Nacional de Historia Natural). No obstante, Mones (1987) no concuerda con esta identificación, dado que la escueta mención del referido informe no parece concordar con las ilustraciones del Presbítero, que muestran una pieza quebrada por su parte media.

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— Véase este mismo ítem en pág. 155.

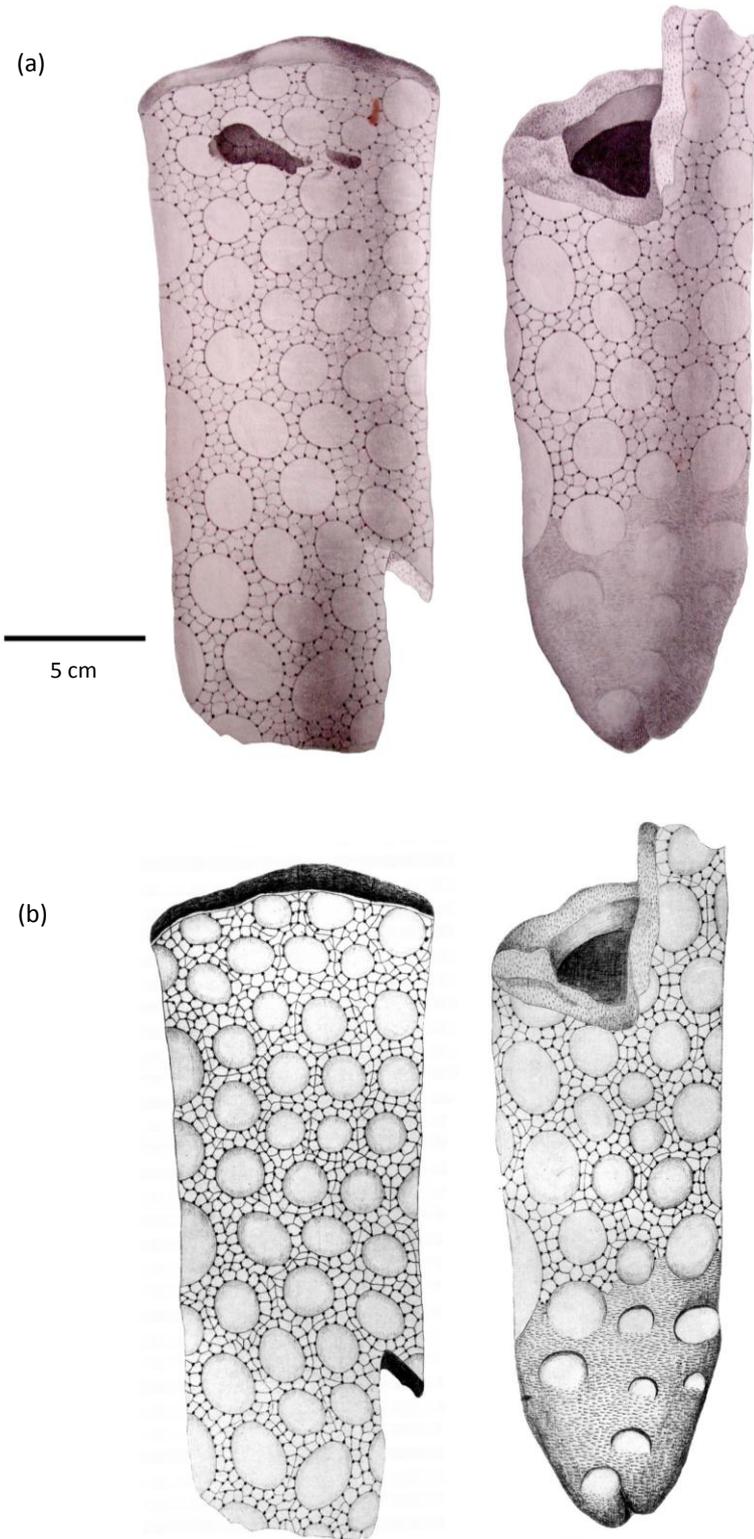


Figura 62. *Zaphilus larranagai*, iconotipo (AGN Caja 196, carpeta 1: láminas IV y V). (a) Ilustraciones originales realizadas por Larranaga. Izquierda, porción proximal de un tubo caudal; derecha, porción distal. *Nota: La escala aplica a las ilustraciones, no al ejemplar original. Imágenes reproducidas con autorización del Archivo General de la Nación. (b) Reproducciones de los originales publicadas por Ameghino (1889).

“HOPLOPHORINAE” *gen. et sp. indet.*

(Figs. 63-64)

***Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887**

Castellanos, 1940: 98, 103.

***Zaphilus larranagai* AMEGHINO, 1889**

Mones, 1988: 256-258, lám. I (fig. 1).

MNHN 936a-b: Porción de tubo caudal fragmentada en dos partes. Playa Kiyú, barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectado rodado por Sergio Viera y donado el 21 de febrero de 1987. ?Fm. Raigón (pisos/edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

MPAB 2444: Fragmento de coraza formado por 6 placas, hallado en el lecho del Río Negro, Estancia El Talar (dpto. de Río Negro?), colectado rodado por Catalina Beaulieu, sin datos adicionales. Asignado a la especie por Castellanos (1940).

RESEÑA.— El ejemplar MNHN 936a-b es asignado a *Zaphilus larranagai* por Mones (1988). El ejemplar MPAB 2444 es referido a *Plohophorus figuratus* por Castellanos (1940), aunque sin ser descrito ni figurado por el autor.

DESCRIPCIÓN.— **MNHN 936a-b.**— El ejemplar consiste en una porción medial de tubo caudal fragmentado longitudinalmente en dos partes, carente del ápice y de la región proximal (Fig. 63). Su forma general es algo deprimida dorso-ventralmente. La parte lateral izquierda es la que mejor conserva su ornamentación. De acuerdo con Mones (1988) el tubo parece ser recto y posiblemente con su ápice algo romo. En él, son distinguidas 5 figuras laterales del lado izquierdo, las cuales son algo elevadas, de superficie rugosa y con algunas depresiones centrales. También se reconocen algunas figuras dorsales y ventrales de contorno circular a elíptico, rodeadas por varias figuras periféricas poligonales, dispuestas cuando menos en serie doble (rara vez en serie simple). Los surcos que separan a las figuras son delgados y de profundidad variable, mientras que las perforaciones son pequeñas y se ubican en los puntos de convergencia de dos o más surcos.

La posición asignada por el autor a las figuras es tentativa debido al regular estado de conservación del material, al no ser posible determinar su ubicación con respecto a las figuras terminales.

Es de notar el gran tamaño que presenta el ejemplar, con un ancho máximo transversal de casi 15 cm, lo que induce a pensar en un gliptodonte de dimensiones considerables.

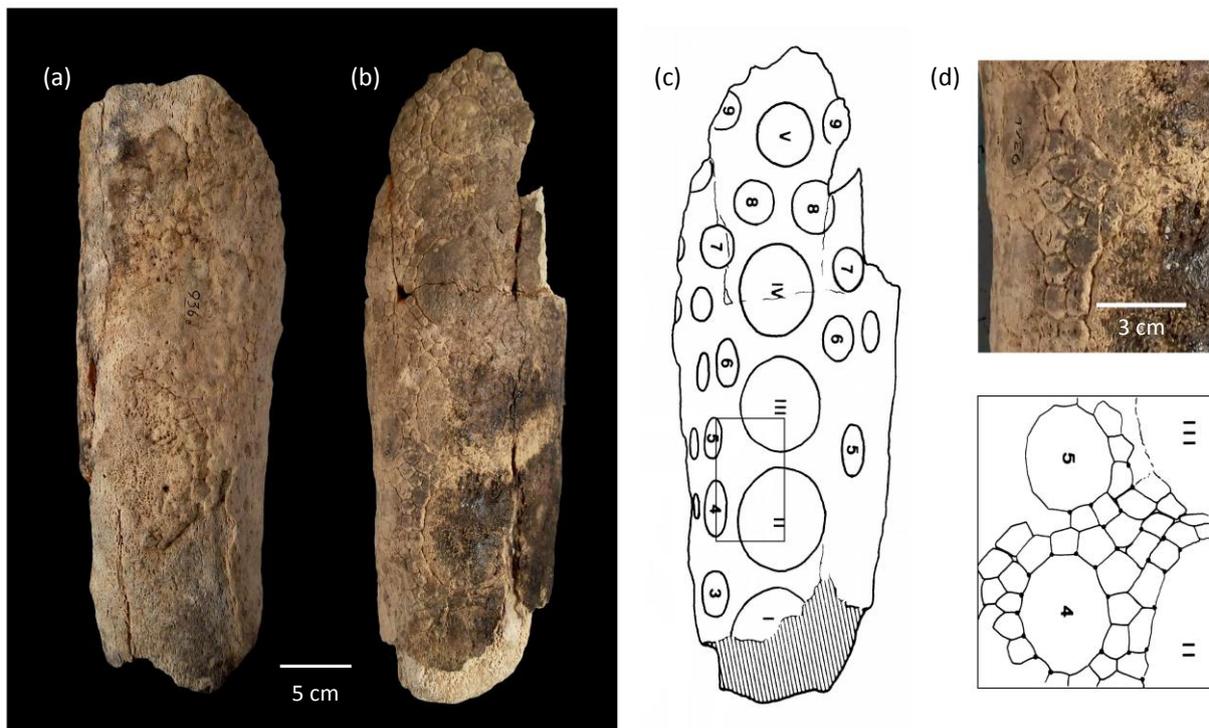


Figura 63. “Hoplophorinae” *gen. et sp. indet.* (MNHN 936a-b). Ejemplar previamente asignado a *Zaphilus larranagai* por Mones (1988). (a) Fragmento derecho de tubo caudal; (b) fragmento izquierdo; (c) ilustración esquemática de b; (d) detalle e ilustración de la ornamentación correspondiente a la región señalada en c. (ilustraciones adaptadas de Mones, *op. cit.*)

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— Más allá de una pretendida similitud propuesta por Mones (1988) entre la ornamentación de este ejemplar y la observada en el iconotipo de *Zaphilus larranagai*, el autor no ofrece otros elementos de comparación que apoyen la asignación del mismo a la especie descrita por Ameghino. Es de notar que otros rasgos tales como la forma general del tubo y del ápice del citado iconotipo —pretendidamente deducibles de las ilustraciones de Larrañaga— no pueden ser empleados como puntos de comparación debido al estado fragmentario del nuevo ejemplar que asigna el autor.

Adicionalmente, se considera que el carácter fragmentario del ejemplar en estudio impide la realización de una identificación más precisa, razón por la cual se mantiene a título provisional su clasificación dentro de los “Hoplophorinae”.

MPAB 2444.— Castellanos (1940) menciona este pequeño fragmento de coraza carente de procedencia estratigráfica, asignándolo a la especie *Plophorus figuratus*. Es de notar que el autor apenas hace referencia al ejemplar, sin figurarlo y sin brindar mayores explicaciones con respecto a su identificación (Fig. 64). En la cara externa se reconocen placas de superficie rugosa con una figura central rodeada por 8 figuras periféricas, todas de contorno difuso.



Figura 64. “Hoplophorinae” *gen. et sp. indet.* (MPAB 2444). Fragmento de coraza (ejemplar previamente asignado a *Plohophorus figuratus* por Castellanos, 1940).

CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— La ornamentación de esta pieza no se condice con la de otros ejemplares asignados a la mencionada especie, ni al género (véase Fig. 12 a modo de ejemplo), principalmente por presentar un mayor desarrollo en tamaño de las figuras periféricas en relación a la figura central, y por la ausencia de una segunda fila completa de aquellas.

A modo de nota, se considera que la ornamentación externa presenta cierta similitud con la observada en ejemplares del género *Hoplophorus* LUND, 1839 (ej.: Paula Couto, 1957; Porpino *et al.*, 2010). No obstante, su naturaleza fragmentaria dificulta la realización de comparaciones más precisas.

CINGULATA *gen. et sp. indet.*

(Fig. 65)

***Eosclerocalyptus* C. AMEGHINO, 1919**

Castellanos, 1937: 34; 1940: 271.

***Berthawyeria* sp.**

Castellanos, 1940: 271; 1948a: 22. / Mones & Francis, 1973: 50. / Perea, 1998: 10. / Perea *et al.*, 2011: 263.

¿*Berthawyeria* sp.?

Roselli, 1976: 164-165 (Fig.30(17)).

¿? **extraviado**: placa aislada. Dpto. de Colonia (barrancas de Punta Gorda). Colectada en la playa. Sin datos adicionales.

MMNP 204, extraviado: placa aislada. Dpto. de Colonia (barranca de los Loros). Colectada en la parte superior de la barranca. Fm. Fray Bentos (piso/edad Deseadense - Oligoceno Tardío).

RESEÑA.— Castellanos (1948a) asigna a "*Berthawyleeria* sp." una placa aislada colectada en la playa de las Barrancas de Punta Gorda (departamento de Colonia), procedente según el autor del piso "Palmirensis" de la "Formación Arauco-Entrerriana" (piso actualmente considerado parte de la Formación Fray Bentos, piso/edad Deseadense, Oligoceno Tardío; Perea *et al.*, 2011). Es de notar que en publicaciones previas el mismo autor había identificado el material primeramente como perteneciente a *Eosclerocalyptus* (Castellanos, 1937) y luego con dudas a *Eosclerocalyptus* o *Berthawyleeria* (Castellanos, 1940). La ausencia de datos adicionales hasta el momento ha impedido la localización del ejemplar.³⁰

Por su parte, Roselli (1976) describe y dibuja de forma esquemática una placa aislada a la que identifica como "*¿Berthawyleeria* sp.?" (MMNP 204) colectada en la parte superior de la Barranca de los Loros (Colonia), asignable a la Formación Fray Bentos (piso/edad Deseadense, Oligoceno Tardío; Perea *et al.*, *op. cit.*). No obstante el ejemplar se encuentra extraviado (Fig. 65).

DESCRIPCIÓN.— El material referido por Roselli (*op. cit.*) se trata de una placa de contorno pentagonal de 18 x 19 mm, con un espesor máximo de 10 mm y uno mínimo de 4. Presenta un borde libre, por lo que correspondería a una zona marginal. La cara interna es cóncava, con 7 pequeños orificios. La cara externa presenta una figura central ligeramente cóncava, lisa y con finas puntuaciones, ocupando casi toda la superficie. Las figuras periféricas aparecen en número de 8, con formas pentagonales y triangulares, algo convexas y con finas puntuaciones. Los surcos que separan a todas estas figuras son poco profundos, aunque bien definidos.

OBSERVACIONES.— CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS.— Se considera que el carácter altamente fragmentario de estos ejemplares (sumado a que los mismos se encuentran extraviados), dificulta la realización de una identificación taxonómica más precisa que la que se propone en la presente contribución. Por otra parte, se debe notar que en el caso del ejemplar MMNP 204, la procedencia stratigráfica se infiere a partir de la localidad de colecta indicada por Roselli (1976).

³⁰ Según Castellanos (1940) este y otros ejemplares le fueron entregados personalmente por Lucas Roselli en Nueva Palmira en julio de 1937. Si bien en el catálogo y colección del MUFGA (Rosario, Argentina) se han podido localizar los demás ejemplares mencionados por el autor, esta placa puntualmente no figura en catálogo ni ha podido ser localizada por el autor del presente trabajo en la colección de dicha institución, en visita realizada en octubre-noviembre de 2010. Tampoco existe registro de este ejemplar en la colección del MMNP (Nueva Palmira, Uruguay).

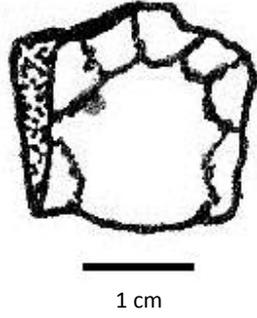


Figura 65. *Cingulata gen. et sp. indet.* (MMNP 204, extraviado). Ilustración de placa aislada originalmente asignada a “*Berthawyeria sp.?*”, publicada por Roselli (1976). Escala aproximada.

3.2. Análisis cuantitativos

Para la realización de los Análisis de Componentes Principales, las medidas faltantes de los ejemplares seleccionados fueron sustituidas empleando la opción “*pairwise deletion*”, teniendo en cuenta las consideraciones de Hammer (2012) sobre la eficiencia de este método en relación con otros que ofrece el software PAST. Las matrices de medidas fueron estandarizadas empleando la opción “varianza-covarianza”, atendiendo a que todas las medidas se encuentran expresadas en la misma unidad.

En cuanto al Análisis de Cluster Jerárquico, se emplearon las opciones de algoritmo “*paired group*” y medida de similitud euclídeana, siguiendo la metodología de Perea (1993a, 2005).

CRÁNEOS

Tal como se indica en la sección de Materiales y Metodología, la matriz empleada se basa en la de Perea (1993a, 2005). La misma incluye los holotipos de *Pseudoplohophorus benvenutii* y *P. rebuffoi*; tres ejemplares de “Plohophorini” argentinos previamente asignados a las especies *Plohophorus figuratus*, *Phlyctaenopyga ameghini* y *Stromaphorus compressidens*; y cuatro ejemplares de “Hoplohophorini” *sensu* Hoffstetter (1958) de Argentina, comprendiendo el holotipo de *Eosclerocalyptus tapinocephalus* y tres previamente asignados a *Eosclerocalyptus proximus* (véase Tabla I en Anexo, pág. 200).

A esta matriz se le agregó el holotipo de *Plohophorus figuratus* (MLP 16-153) y el cráneo de Uruguay CGL 4 asignado a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo (descrito en el inciso de Nuevos materiales; véase págs. 128-131). Los otros cuatro ejemplares procedentes de Uruguay (CLRC 258, CLRC 877, FC-DPV 583 y MMC s/n, igualmente asignados a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo) fueron descartados para estos análisis debido a su estado fragmentario, lo que impidió la obtención de un número razonable de medidas para los mismos.

Análisis univariado:

De los estadísticos obtenidos, el Coeficiente de variación (*Coeff. var.* en Tabla II en Anexo), al ser determinado como un cociente entre el desvío estándar y la media, constituye la única medida de dispersión que permite efectuar comparaciones directas entre las distintas variables (se lo expresa como porcentaje en la Tabla II para facilitar su lectura).

En función de ello las variables que presentan mayor variabilidad son: Espesor del puente sub-orbitario (E-psub, 33,2%), Ancho nasal (A-nas, 21,4%) y Altura de las coanas (Al-coa, 20,5%).

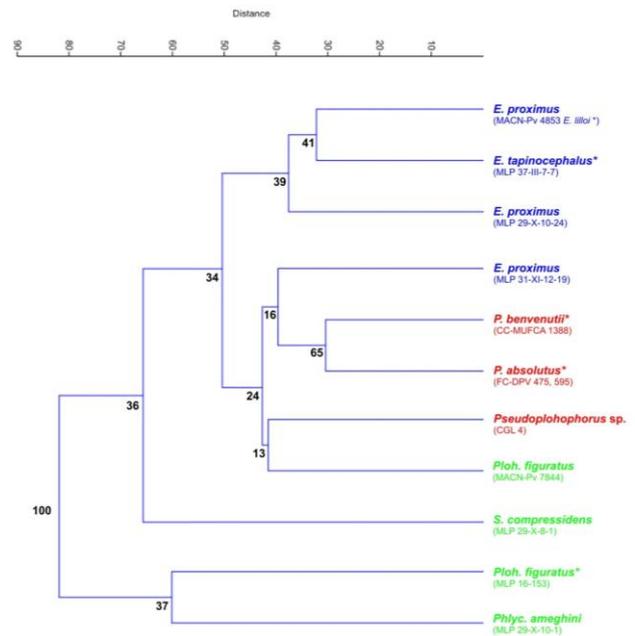
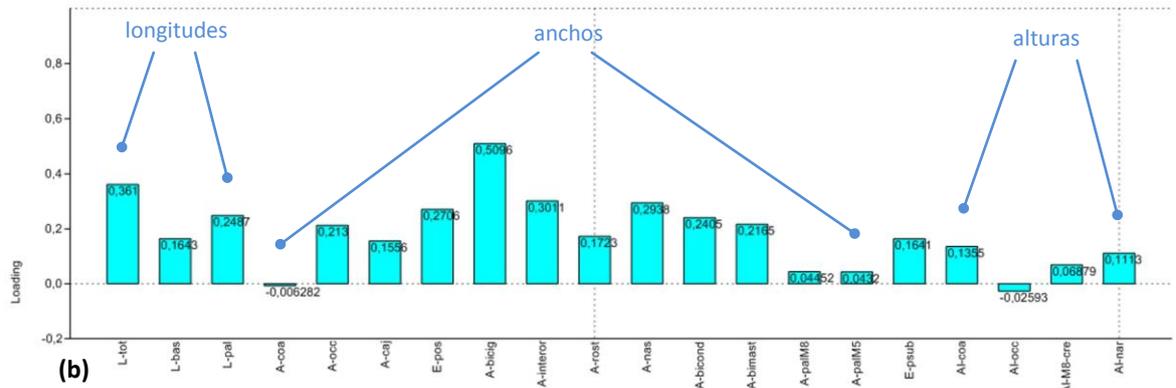
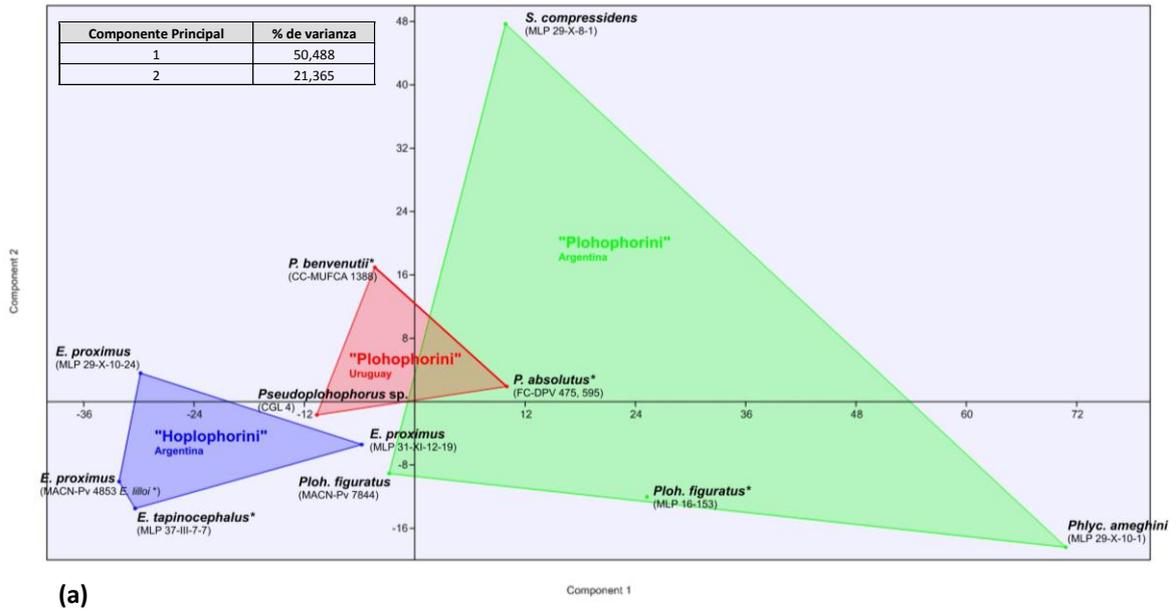


Figura 66. Resultados de los análisis multivariados realizados con medidas craneanas:

(a) Ploteo de componentes principales 1 vs 2. Los grupos taxonómicos testeados se señalan con polígonos coloreados. Los asteriscos (*) indican ejemplares tipo.

(b) Gráfico indicando los coeficientes de carga ("loadings") en el componente principal 1, para cada una de las variables.

(c) Dendrograma de análisis de cluster jerárquico. Los números indican los porcentajes obtenidos para 1000 pseudorréplicas.

Mientras que las que ofrecen menor variabilidad son: Longitud palatal (L-pal, 5,98%), Longitud basal (L-bas, 6,44%) y Altura del alvéolo de M8 a cresta sagital (Al-M8-cresta, 6,77%).

Análisis de Componentes Principales:

El análisis arrojó la presencia de un total de 10 componentes, de los cuales el primero explica el 50,5% de la varianza total observada en la muestra, y el segundo el 21,3 %; mientras que a partir del tercero los porcentajes se tornan notoriamente más bajos (véase Tabla III con gráfico adjunto, pág. 201). El simple ploteo de estos porcentajes incluyendo la herramienta “*broken stick*” que ofrece PAST (Hammer, 2012) apunta a una mayor significancia de los dos primeros componentes, al quedar los restantes por debajo de la curva del modelo (véase línea roja punteada en el gráfico). Considerando lo antedicho se seleccionaron los dos primeros componentes para su representación gráfica en un espacio cartesiano, y se prestó particular atención a los valores de coeficientes de carga del primero de ellos.

El ploteo de estos componentes ofrece una distribución de los ejemplares similar a la observada en el correspondiente análisis efectuado por Perea (1993a, 2005), mostrando a primera vista una gran dispersión de los “Plohophorini” argentinos (Fig. 66a). En este sentido, el componente 1 indica un considerable alejamiento del ejemplar de *Phlyctaenopyga ameghini* del resto de la muestra; mientras que el 2 indica lo propio con el ejemplar de *Stromaphorus compressidens*.

Los ejemplares argentinos de “Hoplophorini” muestran una mayor proximidad entre sí que con la mayoría de los “Plohophorini” argentinos incluidos. Mientras que los 3 ejemplares uruguayos de “Plohophorini” se ubican próximos entre si y a la zona de intersección de los ejes, ocupando una posición media entre los otros dos grupos.

Los valores de coeficientes de carga (“*loadings*”) del componente principal 1, indican una mayor participación de las variables longitud total (L-total) y ancho bicigomático (A-bicig) en relación a las demás. Mientras que las variables cuyos coeficientes ofrecieron menores valores son el ancho de las coanas (A-coa) y la altura del occipital (Al-occ) (Fig. 66b). Nótese que estos coeficientes reflejan en qué medida cada variable contribuye a la determinación del componente considerado (Hammer & Harper, 2006).

Análisis de Cluster Jerárquico:

El dendrograma obtenido muestra una topología a grandes rasgos congruente con el análisis anterior, indicando una mayor distancia de los ejemplares de *Phlyctaenopyga ameghini*, *Plohophorus figuratus* (holotipo) y *Stromaphorus compressidens* del resto de la muestra. Al igual que en el Análisis de Componentes Principales, los ejemplares uruguayos aparecen próximos a

Plohophorus figuratus (MACN-Pv 7844) y al “Hoplophorini” *E. proximus* (MLP 31-XI-12-19). No obstante, es de notar que los porcentajes obtenidos de la realización de 1000 pseudorréplicas muestran escaso apoyo para estas agrupaciones, a excepción del distanciamiento de *Plohophorus figuratus* (holotipo) y *Phlyctaenopyga ameghini* del resto de la muestra (Fig. 66c).

TUBOS CAUDALES

La matriz de medidas de tubos caudales fue confeccionada con un total de 25 ejemplares en buen estado de conservación, incluyendo materiales uruguayos y argentinos asignados a taxones integrantes de la tribu en estudio, y 4 ejemplares argentinos correspondientes a la tribu “Hoplophorini” *sensu* Hoffstetter (1958) (véase Tabla VIII, pág. 204).

De los ejemplares uruguayos descritos en el inciso anterior fueron excluidos aquellos cuyo estado fragmentario de conservación impidió la obtención de un número razonable de medidas; léase los holotipos de *Pseudoplohophorus francisi*, *P. coloniensis*, *P. berroi*, *P. compressus* NOV. COMB., *P. uncinatus* NOV. COMB., y los ejemplares CGL 4, FC-DPV 869 y FC-DPV 2760 asignados a *Pseudoplohophorus* sp. en el presente trabajo.

Los tubos de “Hoplophorini” argentinos constituyen una selección de ejemplares previamente estudiados por otros autores, quedando incluidos dos ejemplares referidos a *Plohophorus figuratus*, uno a *Stromaphorus compressidens*, uno a *Phlyctaenopyga ameghini* y los holotipos de *Plohophorus coronatus*, *Plohophoroides conterminus*, *Coscinocercus brachyurus* y *C. marcalaini*.

Los tubos de “Hoplophorini” argentinos utilizados como materiales comparativos incluyen un ejemplar previamente referido a *Eosclerocalyptus proximus*³¹, otro a *E. tapinocephalus* y dos a *Neosclerocalyptus pseudornatus*³².

³¹ A título aclaratorio, en el presente trabajo se ha seguido la propuesta taxonómica de Perea (2005) y Zurita (2007a, b, y publicaciones posteriores del autor) de sinonimia entre los géneros *Hoplophractus* y *Eosclerocalyptus*, si bien es de reconocer que la misma no ha sido aceptada por otros autores (ejs.: Fernicola, 2005, 2008; Fernicola *et al.*, 2008; Porpino *et al.*, 2010; Fernicola & Porpino, 2012; Oliva *et al.*, 2014).

³² De los dos tubos empleados referidos a esta última especie, el ejemplar MACN-Pv 7075 constituye un caso particular que amerita una breve reseña: El mismo es referido como “*Sclerocalyptus ornatus*” por Castellanos (1925) y más recientemente es reasignado a la especie *N. pseudornatus* por Zurita (2007a, b) y Zurita *et al.* (2009). Por otra parte, la observación detallada del ejemplar efectuada para la presente contribución ha permitido percibir que se trata del mismo tubo previamente descrito y figurado por Ameghino (1889; Pl. XCIII) como “*Hoplophorus ornatus*”, y subsecuentemente el mismo que originalmente fuera descrito y figurado por Burmeister (1871, Pls. XXXVI y XL, figs. 7-8) bajo el rótulo de “*Glyptodon clavipes*”, como pieza componente de una ilustración idealizada de un individuo completo (hoy en día desestimada por tratarse de una “quimera” compuesta por varios taxones). (continúa en próxima página)

A modo de nota, para casos puntuales en los que no se pudo acceder a la totalidad de las medidas “ornamentales” (dimensiones de figuras terminales o laterales) por causa del estado de conservación del ejemplar, en lugar de permitir que el software realizara la estimación del valor por el método “*pairwise deletion*”, se optó por extrapolar la correspondiente medida del lado opuesto del ejemplar (considerando que la misma podría ser capaz de ofrecer un valor más aproximado que una estimación geométrica, efectuada sobre el conjunto de todos los ejemplares de la matriz).

Por otra parte, es de notar que para los casos de los tubos caudales asignados al género *Plohophorus* se dificulta el reconocimiento de una tercer figura lateral, observándose únicamente dos grandes figuras laterales a continuación de la figura terminal. Con el propósito de efectuar el mismo tratamiento a todos los ejemplares, se consideró a la figura que limita proximalmente con la lateral II como una tercer lateral, si bien se reconoce que su tamaño es mucho menor. De manera análoga a como acontece en el caso anterior, esta opción evita la inclusión de una estimación artificial que englobe al total de la muestra.

Por último, para la ejecución de los análisis multivariados se optó por retirar la variable longitud total (L-total), dado que la misma resulta de la sumatoria de la longitud apex-borde (L-apex-bor) y longitud de anillo basal (L-anbasal) (véase Fig. 11), por lo que su inclusión solo aportaría información redundante a los análisis. En contraparte, se adicionó una nueva variable, *dif. L-apex-III*, determinada como la diferencia entre las longitudes de la serie lateral (L-apex-III) de ambas caras, siendo considerada como un posible indicador del grado de asimetría en la ornamentación (cuanto mayor es el valor que adquiere la variable, mayor la asimetría ornamental).

Análisis univariado:

De acuerdo al Coeficiente de variación (véase Tabla IX, pág. 205), las variables que presentan mayor variabilidad son: Diferencia longitud serie lateral (Dif. L-apex-III, 118,5%), Altura de curvatura (H-curv, 68,9%), y Longitud III-borde (L-III-borde_izq, 51,9%; L-III-borde_der, 51%).

Por su parte, las que ofrecen menor variabilidad son: Circunferencia en T (Cir-T, 12,9%) y Circunferencia en III (Cir-III, 14,3%). Mientras que en general las dimensiones de las figuras de la serie lateral (longitudes y anchos de figuras terminales y laterales) presentan coeficientes relativamente bajos que oscilan entre 13,7% y 26,7%.

Seguramente sin conocer esta correlación, Castellanos (1925) presenta una serie de medidas de tubos de “*Sclerocalyptus*”, en la que incluye por un lado al ejemplar MACN-Pv 7075 y por otro al “ejemplar figurado por Ameghino” como “*S. ornatus*”. Por consiguiente, este autor brinda medidas de un mismo ejemplar por duplicado, efectuando por un lado mediciones del tubo MACN-Pv 7075, y por otro utilizando las medidas proporcionadas por Ameghino (1889), a las que adiciona nuevas, las que muy probablemente hayan sido estimadas por extrapolación de las ilustraciones publicadas por este último autor. En síntesis, los “dos” ejemplares considerados por Castellanos resultan ser uno solo.

Análisis de Componentes Principales:

Este análisis indicó la presencia de 25 componentes, de los cuales el primero explica el 71,7% de la varianza observada en la muestra y el segundo el 16,1%. El tercero y cuarto componentes muestran porcentajes notoriamente menores, y a partir del quinto los valores se tornan despreciables. Atendiendo a estos porcentajes y a la curva obtenida de su representación gráfica (véase Tabla X con gráfico adjunto, pág. 205), se seleccionaron los primeros dos componentes para su ploteo y se prestó particular atención a los valores de coeficientes de carga del primero de ellos.

El gráfico obtenido permite visualizar una distribución de los “Plohophorini” uruguayos (mayormente concentrados) y argentinos (mayormente dispersos) en lados opuestos del eje de las ordenadas, ocupando los “Hoplophorini” una posición intermedia más próxima a la intersección de ambos ejes (Fig. 67a). El componente 1 señala un mayor distanciamiento de los ejemplares de *Plohophorus* del resto de la muestra, mientras que el 2 indica lo propio con los ejemplares de *Phlyctaenopyga ameghini* y *Plohophoroides conterminus*.

Los ejemplares uruguayos muestran una mayor proximidad entre sí que con la mayoría de los “Plohophorini” argentinos, a excepción de *Coscinocercus brachyurus*. Por otra parte, de los ejemplares de “Hoplophorini” argentinos, *Eosclerocalyptus proximus* y principalmente *E. tapinocephalus* se muestran bastante próximos a las formas uruguayas.

Los coeficientes de carga del primer componente muestran que las variables más influyentes son las relacionadas con las longitudes generales (L-apex-bor y L-cuerda), longitudes de la parte proximal (L-III-borde) y circunferencia a nivel de la base (Cir-base). Mientras que las variables relacionadas con la curvatura (H-curv), longitud de la serie lateral (L-apex-III), asimetría (Dif. L-apex-III) y dimensiones de las figuras terminales y laterales tienen una participación notoriamente escasa (Fig. 67b).

Análisis de Cluster Jerárquico:

El dendrograma obtenido es congruente con lo observado en el análisis anterior, al indicar en términos generales un distanciamiento entre los ejemplares de *Plohophorus* por un lado, y el resto de la muestra por otro. A su vez, dentro de esta última queda comprendida una agrupación que involucra a los “Plohophorini” uruguayos, los “Hoplophorini” y únicamente a *Coscinocercus brachyurus* y *C. marcalaini* de entre los “Plohophorini” argentinos, quedando los demás representantes excluidos (Fig. 67c).

Es de notar que los porcentajes obtenidos de la realización de 1000 pseudorréplicas ofrecen un apoyo elevado a esta separación primaria, pero no así al resto de las relaciones de similitud que muestra el dendrograma.

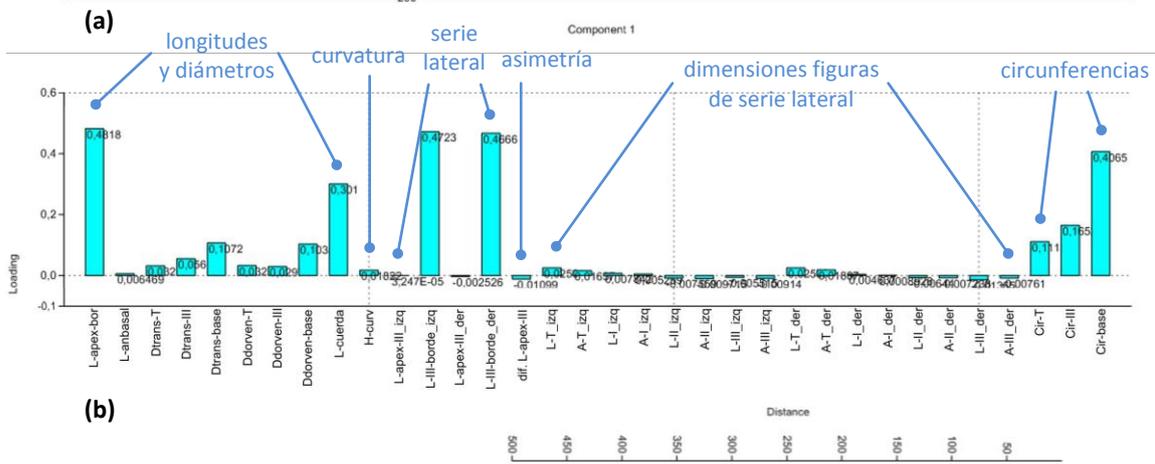
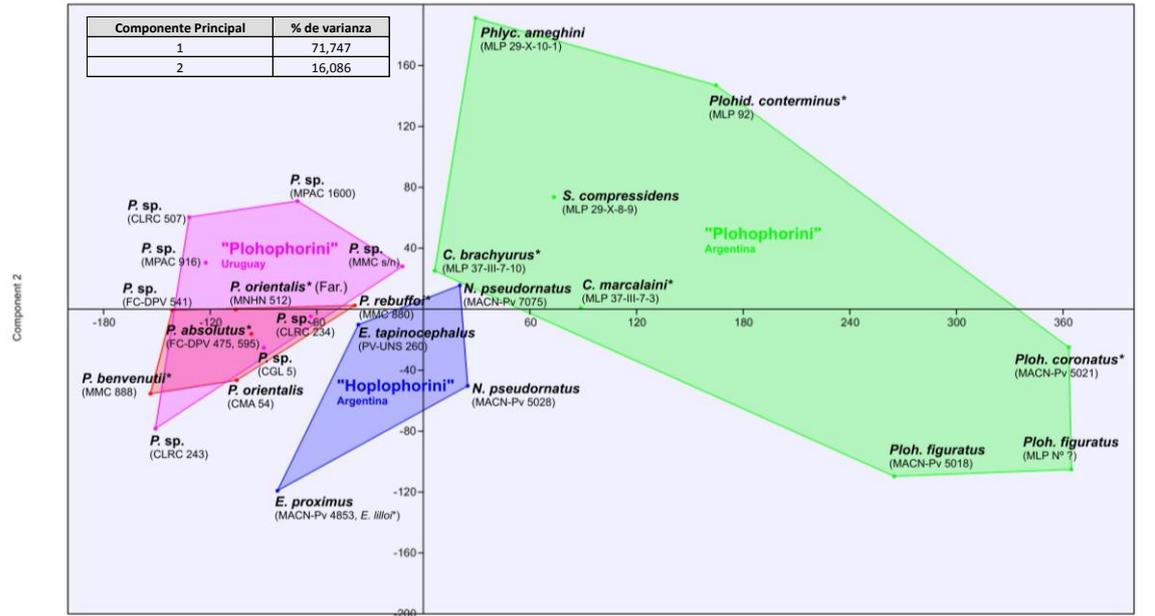
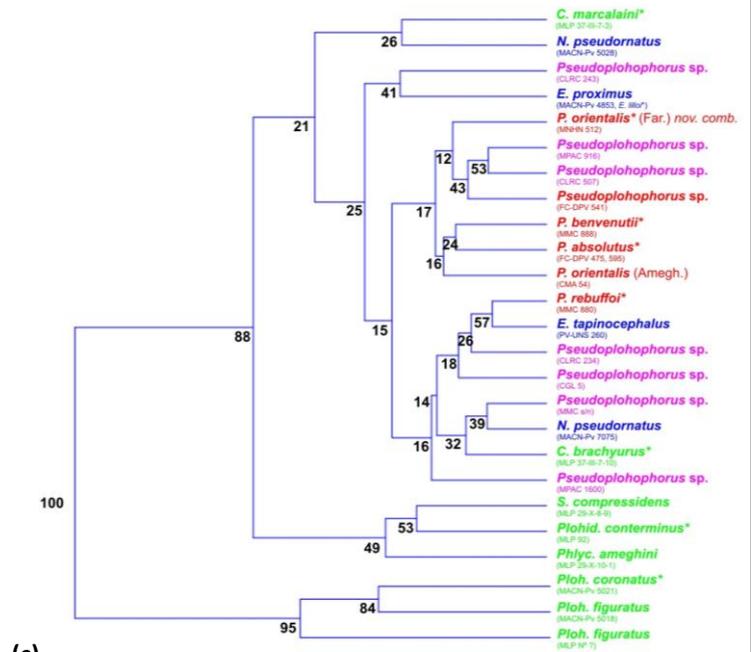


Figura 67. Resultados de los análisis multivariados realizados con medidas de tubos caudales:

(a) Ploteo de componentes principales 1 vs 2. Los grupos taxonómicos testeados se señalan con polígonos coloreados. Los asteriscos (*) indican ejemplares tipo.

(b) Gráfico indicando los coeficientes de carga ("loadings") en el componente principal 1, para cada una de las variables.

(c) Dendrograma de análisis de clúster jerárquico. Los números indican los porcentajes obtenidos para 1000 pseudorréplicas.



(c)

4. Discusión

4.1. Exoesqueleto y sistemática en “Plohophorini”

Tal como se esbozó en la sección 1.1 “Antecedentes y fundamentación”, los resultados obtenidos de la realización de recientes análisis cladísticos para la familia Glyptodontidae (véase a modo de ejemplo Fernicola, 2008; Fernicola & Porpino, 2012; Zamorano *et al.*, 2014), apuntan a la necesidad de una revisión en el sistema de clasificación heredado de Hoffstetter (1958), ampliamente utilizado por autores posteriores.

En este sentido, es de notar que en buena medida los criterios de clasificación de Hoffstetter (basados a su vez en contribuciones previas de autores tales como Ameghino y Castellanos, entre otros), otorgan gran importancia a caracteres del exoesqueleto, principalmente a nivel de la coraza y del tubo caudal. Más recientemente, autores como Porpino *et al.* (2010) y Fernicola & Porpino (2012) cuestionan el valor de estos caracteres, sometiéndolos a una metodología cladística y combinándolos con otros derivados del endoesqueleto craneano y postcraneano. Los resultados de estas últimas contribuciones ponen en duda el carácter natural de las agrupaciones propuestas por Hoffstetter (*op. cit.*), principalmente a nivel de las tribus de la subfamilia “Hoplophorinae”. En este marco, los “Plohophorini” (representados por los géneros *Stromaphorus*, *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus* en estos análisis) adquieren el status de grupo parafilético (Fig. 68).

PROBLEMÁTICAS EN LA METODOLOGÍA TAXONÓMICA

La utilización de la ornamentación externa del exoesqueleto como criterio de clasificación en cingulados fósiles encuentra uno de sus máximos exponentes en la obra de Florentino Ameghino (*e.g.* 1889, 1895, y posteriores). Así, en varias contribuciones Ameghino otorga un notorio valor diagnóstico a diversos elementos que hacen a esta ornamentación a nivel de los osteodermos de la coraza, como por ejemplo: contornos y textura superficial de los osteodermos en general, y de las figuras que los componen en particular; cantidad de figuras periféricas que rodean a la figura central y sus tamaños con respecto a esta última; presencia, número y tamaño de perforaciones, etc.

La aplicación de esta metodología perpetuada de forma acrítica y en un marco netamente morfotípico (Zurita *et al.*, 2006, 2009; Zurita, 2007a), ha llevado en el caso de los gliptodontes a la descripción de numerosas especies basadas en materiales extremadamente fragmentarios (como partes aisladas de corazas o de tubos caudales, osteodermos aislados), bajo el supuesto implícito o explícito de que los mismos constituyen elementos suficientes para la definición de nuevas

entidades taxonómicas. No obstante, resulta interesante notar que recientemente Fernicola & Porpino (*op. cit.*) han propuesto que ciertos caracteres ornamentales tales como el número de filas de figuras periféricas que rodean a la figura central en los osteodermos son en realidad autapomorfías homoplásicas; es decir, aparecen independientemente en distintos grupos, no indicando relaciones de parentesco.

Adicionalmente, la metodología “ameghiniana” comprende también otra práctica extendida entre varios autores: La asignación a un mismo taxón de elementos exoesqueletales anatómicamente no homologables entre sí (por ejemplo, la inclusión de piezas correspondientes únicamente al exoesqueleto caudal en un taxón *a priori* exclusivamente conocido por partes de coraza, o visceversa), bajo el supuesto de una pretendida similitud en la ornamentación de los restos considerados.

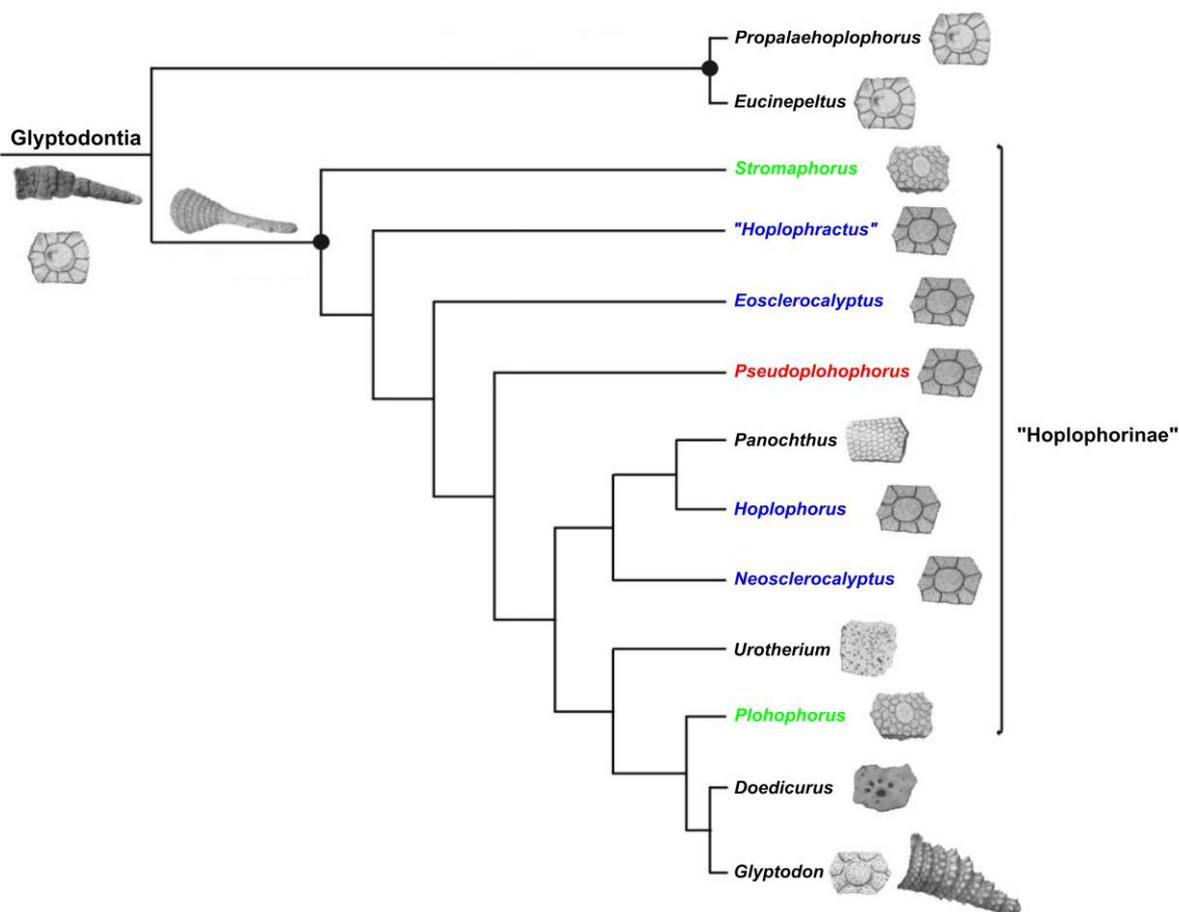


Figura 68. Cladograma obtenido del análisis filogenético realizado por Fernicola & Porpino (2012) con caracteres exo y endoesqueletales. En rojo, “Plohophorini” de Uruguay; en verde, “Plohophorini” de Argentina; en azul “Hoplophorini” (adaptado de Fernicola & Porpino, *op. cit.*).

A modo de nota, el género "*Berthawyleria*" CASTELLANOS, 1940 (considerado sinónimo junior de *Pseudoplohophorus* en la presente contribución) constituye un ejemplo de esta práctica, al estar compuesto por una especie representada únicamente por un fragmento de tubo caudal ("*Berthawyleria uncinata*") y otra únicamente por fragmentos de coraza y de anillos caudales ("*B. gracilis*").

Otra particularidad presente en la bibliografía especializada es la existencia de varios casos de descripciones de nuevas especies carentes o pobres en argumentos comparativos y diagnósticos que permitan distinguir claramente al nuevo taxón de otras formas potencialmente afines, de modo de justificar su establecimiento (Zurita *et al.*, 2011a); centrándose más bien las mismas únicamente en una disertación –en ocasiones extremadamente detallada– de las cualidades del ejemplar en estudio (ornamentación, medidas, estado de preservación). Ejemplo de ello pueden ser las contribuciones de Castellanos (*e.g.* 1925, 1928, 1935, 1940), en las que el autor describe varias especies de "hoploforinos" basadas exclusivamente en tubos caudales completos o fragmentarios, otorgando valor taxonómico a las diferencias morfotípicas que documenta en los distintos ejemplares; desde longitudes generales, asimetrías, curvatura, pasando por caracteres ornamentales comparables a los considerados clásicamente para la coraza. De este modo, cada ejemplar que presente al menos un rasgo ornamental ligeramente diferente a otros previamente descritos, es considerado como tipo de una nueva especie, ignorando así la eventual hipótesis alternativa de que pueda representar una variación de otra especie ya descrita.

Una concurrencia de este proceder es la determinación recurrente de especies basadas en ejemplares únicos, carentes de otros referidos en instancias posteriores, tal como acontece con varios de los "Plohophorini" uruguayos considerados en el presente trabajo.

Atendiendo a que varias de las especies estudiadas en la presente contribución quedan comprendidas en este marco metodológico, para tales casos se ponderó la interpretación y extracción de eventuales caracteres considerados de potencial valor diagnóstico tomados de las descripciones originales, por sobre otros argumentos que en la práctica resultaran de escasa aplicabilidad comparativa (véase las fichas obtenidas que acompañan la descripción de cada taxón estudiado en la sección 3.1 "Revisión y propuesta taxonómica"). Ello no solo a título de ejercicio taxonómico, sino también como modo de facilitar la comparación de los taxones abordados con los nuevos materiales estudiados.

Por otra parte, resulta notorio que la referida metodología “ameghiniana” no encuentra su correlato en los criterios taxonómicos que se utilizan para la clasificación de los armadillos actuales (familia Dasypodidae), el grupo viviente más cercano a los gliptodontes. En relación con ello, rasgos tan específicos como los anteriormente referidos para la diferenciación de los osteodermos no parecen tener un peso significativo en las descripciones del exoesqueleto en géneros y especies actuales, tendiendo a quedar estos diferenciados por otros patrones morfológicos diagnósticos de orden más general; tales como: longitud corporal, longitud y proporciones craneanas, fórmula y morfología dentaria, número de bandas móviles, dimensiones y forma del escudo cefálico, longitud de pabellones auriculares o eventual presencia de glándulas sebáceas en el escudete pélvico (Mabee & Baker, 1982; Redford & Wetzel, 1985; Hayssen *et al.*, 2013; Hayssen, 2014a,b,c; Superina & Abba, 2014).

En adición a esta problemática, los armadillos actuales también ofrecen notorios casos de variabilidad intraespecífica, hecho que de acuerdo con la investigación bibliográfica efectuada para la presente contribución no ha sido tradicionalmente considerado para el estudio de los Glyptodontidae. Tan solo a modo de ejemplo, Loughry & McDonough (1998), encuentran interesantes diferencias en la longitud y masa corporal en poblaciones del “armadillo de nueve bandas” (*Dasypus novemcinctus*) comparadas entre Brasil y Estados Unidos. Mientras que Superina (2008) reconoce la existencia de una llamativa variabilidad en las proporciones del cráneo (y subsecuentemente del escudo cefálico) entre poblaciones del “piche” o “quirquincho” (*Zaedyus pichiy*) al sur y norte de la provincia de Mendoza (Argentina), así como la existencia de dimorfismo sexual reflejada en un ancho menor de la coraza en el caso de las hembras. Otros estudios también postulan la existencia de dimorfismo sexual para las especies *Chaetophractus villosus*, *C. vellerosus* y *Z. pichiy*, sobre la base de análisis morfométricos efectuados a nivel del cráneo y la mandíbula (Casanave, 2006).

En este contexto, sería de esperar que casos de variabilidad intraespecífica también se hayan dado en gliptodontes, tanto a nivel del exo como del endoesqueleto; ya sea entre poblaciones geográficamente distantes, o dentro de una misma población por causas de dimorfismo sexual o de estadios de desarrollo ontogenéticos, entre otras. La clásica metodología aludida en la presente sección –aplicada a ejemplares en extremo fragmentarios– anula cualquier intento de elaboración de hipótesis de variabilidades intraespecíficas, más congruentes con lo observado en cingulados actuales. Si bien en defensa de esta metodología se podría argumentar que las entidades taxonómicas resultantes de su aplicación constituyen meramente morfoespecies (desde un punto de vista estrictamente nominalista, véase Llorente Bousquets & Michán Aguirre, 2000) y no especies biológicas, es de reconocer que una eventual pretensión de utilizar a las mismas para estudios

paleoecológicos, búsqueda de patrones de paleobiodiversidad o elaboración de hipótesis evolutivas de recambios de faunas locales, entre otros tópicos, implícitamente subestimaría la importancia de esta problemática.

SOBRE EL USO DEL TUBO CAUDAL EN LA DEFINICIÓN DE NUEVAS ESPECIES

La utilización del tubo caudal –ya sea completo o fragmentario– como pieza única para la descripción de especies nuevas constituye una práctica relativamente común desde finales del siglo XIX (*e.g.* Ameghino, 1889) hasta tiempos recientes.

Durante la primera mitad del siglo XX, Castellanos (1925, 1926, 1928, 1935, 1940, 1949) y Cabrera (1939) representan dos de los principales exponentes en la implementación de esta práctica, con el primero de estos autores proponiendo y desarrollando a lo largo de sus contribuciones un sistema de clasificación basado en criterios anatómicos extremadamente detallados (véase las ilustraciones tomadas de este autor en las Figs. 11, 17, 20, 21, 36 y 37 a modo de ejemplo). Los caracteres considerados por Castellanos para la distinción de tubos caudales pueden separarse en tres grandes categorías: *morfométricos* (longitudes, diámetros y circunferencias generales, y dimensiones de las distintas figuras), *numéricos* (cantidades de las figuras que el autor reconoce en la ornamentación del tubo: laterales, marginales, centrales y periféricas), y *ornamentales* (tamaños relativos, formas y textura superficial que adquieren todas estas figuras, como así también desarrollo relativo y formas de eventuales perforaciones presentes con respecto a las figuras periféricas, y adicionalmente asimetrías observadas a nivel general en la ornamentación).

Un primer inconveniente que encuentra esta metodología es que la preponderancia de unos u otros caracteres para diferenciar a los ejemplares en estudio de otros similares parece quedar supeditada al estado de conservación de las piezas consideradas, no siguiendo un criterio único, tal como puede observarse a lo largo de las obras del mencionado autor.

Caracterización de la ornamentación:

En segundo lugar, la diferenciación de las figuras que componen a la ornamentación del tubo, si bien *a priori* parece un ejercicio relativamente simple, puede prestarse a discrepancias propias de la subjetividad del taxónomo de turno, debido a las múltiples configuraciones y tamaños relativos que ofrecen todas estas figuras. Considérese a modo de ejemplo los siguientes dos ejemplares seleccionados de entre los materiales estudiados en la presente contribución: Los holotipos de *Pseudophosphorus absolutus* y *P. coloniensis*. El tubo del primero de estos es descrito por Perea

(1993a, 2005) aplicando la metodología de Castellanos (véase Fig. 69a). Según el autor de la especie el tubo se caracterizaría por presentar una serie de 4 figuras laterales relativamente corta, cuya extensión no alcanza a la mitad de la longitud total de la pieza. Adicionalmente, esta serie ofrecería la particularidad de presentar la primera y la última de estas figuras por duplicado (Ia-b / IVa-b). No obstante, atendiendo a los tamaños relativamente menores que ofrecen estas figuras “dobles”, se podría considerar a las mismas como integrantes de las filas marginales, quedando el tubo constituido únicamente por 2 grandes figuras laterales (Fig. 69b).

En el caso del holotipo de *P. coloniensis* redescrito por Castellanos (1940), además de reconocer este autor la presencia de 3 grandes figuras laterales en la cara izquierda del ejemplar, señala en el ápice la particularidad de estar constituido por un par de figuras terminales relativamente pequeñas, en comparación con lo que acontece en la mayoría de los tubos de “hoploforinos” (Fig. 69c). Como contrapartida, se podría postular que las pretendidas figuras “terminales” que identifica Castellanos son homologables con las figuras “operculares” o “apicales” que reconocen Oliva *et al.* (2014) para tubos asignados a *Eosclerocalyptus tapinocephalus*.³³ Consecuentemente siguiendo esta última propuesta la nomenclatura de las figuras de la serie lateral quedaría desplazada hacia adelante, manteniendo la cara izquierda del tubo 2 figuras laterales conservadas en lugar de 3 (Fig. 69d).

“Extremum proximum” vs. “extremum remotum”:

En tercer lugar, la división teórica del tubo que realiza Castellanos en “*extremum proximum*” (parte proximal) y “*extremum remotum*” (parte distal) puede generar ciertas dudas en cuanto a su aplicabilidad como rasgo anatómico comparativo. Según este autor, el *extremum remotum* abarca desde el ápice hasta la última gran figura lateral inclusive; mientras que el *extremum proximum* comprende el resto del tubo, incluyendo el denominado anillo basal soldado (véase Fig. 11).

Es de notar sin embargo que tal como se ha visto entre los varios tubos caudales estudiados en el presente trabajo, tanto el número de grandes figuras laterales en la parte distal del tubo, como la cantidad de hileras transversales de placas que componen la parte proximal, presentan variaciones entre los ejemplares; quedando el denominado *extremum proximum* consecuentemente compuesto por 5 o 7 de estas hileras. Ello constituye una observación no menor, si se tiene en cuenta que en primer lugar en esta diferencia parece subyacer la principal causa de las variaciones de longitud total que se documentan entre los distintos ejemplares (nótese la alta variabilidad que presentan las

³³ Particularidad esta que según los autores amerita la exclusión de la especie del género *Eosclerocalyptus*, y la reconsideración de la propuesta original de Cabrera (1939) según la cual la misma tipifica a un género diferente: *Hoplophractus*.

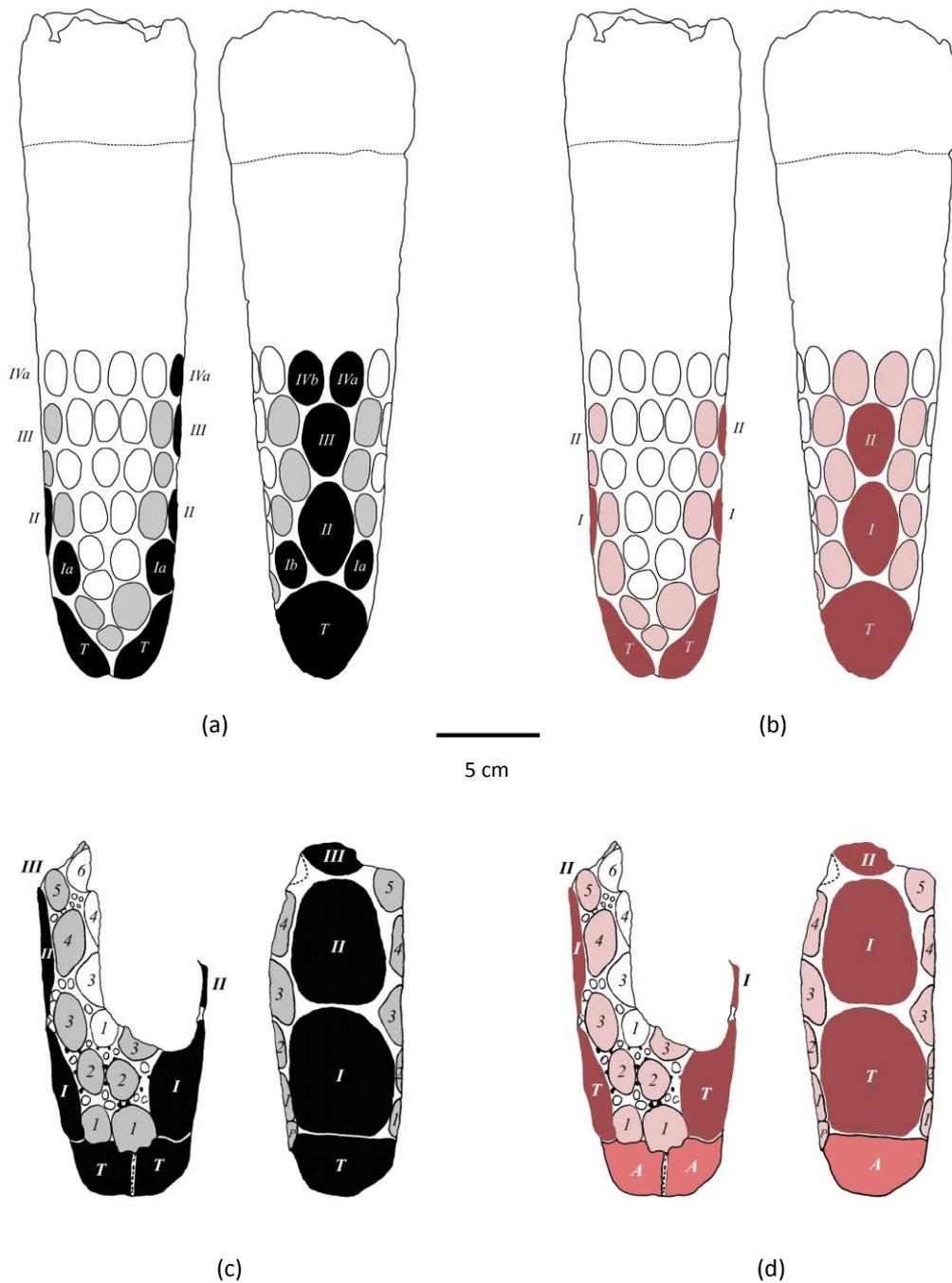


Figura 69. Ilustraciones esquemáticas de dos tubos caudales, mostrando propuestas de clasificación alternativas para sus principales figuras. (a) *Pseudoplohophorus absolutus* (holotipo, FC-CFV 475, 595) en vistas dorsal y lateral izquierda, con la clasificación de sus figuras siguiendo a Perea (1993a, 2005). (b) *Idem.* con propuesta alternativa hipotética postulada en el presente trabajo. (c) *Pseudoplohophorus coloniensis* (holotipo, MNHN 1248) en vistas dorsal y lateral izquierda, con la clasificación de sus figuras siguiendo a Castellanos (1940). (d) *Idem.* con propuesta alternativa hipotética postulada en el presente trabajo (nota: "A", figuras apicales u operculares *sensu* Oliva *et al.*, 2014).

medidas *Longitud III-borde* en ambas caras, de acuerdo al análisis univariado presentado en la sección 3.2 “Análisis cuantitativos”, así como sus elevados coeficientes de carga en el correspondiente Análisis de componentes principales); y que en segundo lugar la referida variación en el número de hileras del *extremum proximum* (5 o 7) equivale anatómicamente a un anillo caudal extra (considérese que cada anillo caudal está compuesto por 2 hileras de placas).

Estas diferencias en la longitud de la parte proximal inducen a pensar en la posibilidad de que la cantidad de anillos caudales soldados que participan en la conformación del tubo sea variable, o bien en términos filogenéticos o intraespecíficos (incluso ontogenéticos, ejemplo: por anquilosis en edad avanzada), entre los distintos ejemplares y taxones, cuestión que de momento no es posible dilucidar. Como consencuencia, el anillo basal soldado no necesariamente debería ser considerado una estructura homologable entre los distintos ejemplares, pudiendo corresponderse su presencia a posiciones diferentes dentro de la secuencia de componentes del exoesqueleto caudal en general, dependiendo del caso, lo que subsecuentemente podría comprometer a su vez la cantidad de anillos móviles que conforman el primer tramo de la cola.

A modo de ejemplo, es de notar que en armadillos actuales el número de anillos caudales varía no solamente entre las distintas especies, sino también intraespecíficamente (por ejemplo en *Dasyus novemcinctus* y *Euphractus sexcinctus*) (McBee & Baker, 1982; Perea, 2005).

Consideraciones morfométricas:

Desde un punto de vista morfométrico, los resultados de los análisis multivariados efectuados en tubos caudales muestran una diferenciación entre los representantes uruguayos por un lado y la mayoría de los argentinos por otro. Particularmente en el caso del Análisis de Componentes Principales, la notoria dispersión que presentan los taxones argentinos también induce a dudar sobre la pertinencia de su agrupación. Mientras que la relativa cercanía de los “Hoplophorini” incluidos (particularmente los correspondientes al género *Eosclerocalyptus*) con las formas uruguayas, sugiere una mayor afinidad morfológica entre estos ejemplares.

Es interesante notar para este último análisis cómo los coeficientes de carga del primer componente señalan a las longitudes generales y longitud de la parte proximal como las variables más influyentes. Al tiempo que aquellas relacionadas con la curvatura y la asimetría, si bien presentan una notoria variabilidad, tienen una escasa participación en la diferenciación morfométrica de los ejemplares; ello en contraposición a la relevancia que tradicionalmente se le ha dado a estos dos caracteres en la descripción de nuevas especies (*e.g.* Castellanos, 1949, 1954; Fariña, 1981; Mones, 1987). Es de notar en este sentido que Perea (1993a, 2005) cuestiona el valor de las asimetrías en el exoesqueleto de los Glyptodontidae como caracteres diagnósticos,

exponiendo una serie de casos tanto en Dasypodidae actuales como en gliptodontes, en cuyas diagnosis se han ignorado estos rasgos a pesar de estar presentes en varios ejemplares.

Por otro lado, las dimensiones relacionadas con la ornamentación de la parte distal (ya sea tomadas individualmente para cada figura, o en su conjunto conformando la serie lateral), también mostraron una escasa participación en la diferenciación de los ejemplares.

En síntesis, es probable que algunos criterios tradicionales para la clasificación de tubos –basados en rasgos tales como curvatura, asimetrías y ornamentación de la parte distal– merezcan una revisión, atendiendo a que los resultados obtenidos en la presente contribución indican una escasa influencia de los mismos en términos morfométricos. Sin duda la incorporación de nuevos ejemplares a este tipo de estudios brindará nueva información al respecto.

Variabilidad del tubo caudal y su relación con el resto del esqueleto:

Otro punto a destacar es que en concordancia con lo enunciado por autores previos (e.g. Perea, 1993a, 2005; Zurita, 2007a), el análisis de los ejemplares más completos abordados en el presente trabajo no parece avalar la existencia de una correlación entre la variabilidad morfológica que presenta el tubo caudal y la del resto del esqueleto. A modo de ejemplo, los ejemplares de *Pseudoplohophorus benvenutii* (Fig. 25), *P. rebuffoi* (Fig. 28), *P. absolutus* (holotipo) (Fig. 34) y el ejemplar CLRC 234 asignado a *Pseudoplohophorus* sp. en esta contribución (Fig. 53), constituyen en su conjunto casos interesantes al mostrar tubos caudales con diferencias en cuanto a ornamentación (cantidad y cualidades de sus figuras, presencia y desarrollo de figuras periféricas y de perforaciones) y morfometría (longitud, curvatura), pero corazas y escudos cefálicos con patrones ornamentales equiparables; a la vez que cráneos con dimensiones y morfología muy similares en los casos de *P. benvenutii* y *P. absolutus*.

Otro ejemplo lo constituyen el conjunto de los ejemplares correspondientes a los géneros *Pseudoplohophorus* y *Plohophorus* sometidos a análisis cuantitativos en esta contribución; pues si bien en el caso de tubos caudales es posible observar un considerable distanciamiento de los ejemplares de *Plohophorus* del resto de la muestra, el análisis efectuado para cráneos muestra una notoria cercanía entre los ejemplares de *Pseudoplohophorus* y uno de los dos incluidos correspondientes a la especie *Plohophorus figuratus* (MACN-Pv 7844).³⁴

³⁴ Se debe reconocer sin embargo que Fernicola (2005) cuestiona la asignación de este ejemplar a la referida especie (asignación que consta en la información de su etiqueta y en la descripción que realiza Guth, 1961 del mismo), debido a que en primer lugar carece de restos exoesqueléticos asociados que permitan efectuar una comparación con los del holotipo (MLP 16-153), y que a su vez presenta algunas diferencias en la dentición y pronunciamiento de la cresta sagital con respecto a este último. Por consiguiente, resulta pertinente la futura realización de un estudio pormenorizado de este ejemplar.

Vale notar en este sentido que Perea (2005) postula que la existencia de distintas tasas de diferenciación morfológica o tendencias según la región del esqueleto considerada, puede generar dificultades taxonómicas a la hora de trabajar con ejemplares exclusivamente representados por partes del exoesqueleto, sin material craneano asociado.

4.2. Caracterización del género *Pseudoplohophorus*

El estudio tanto de los ejemplares previamente referidos a *Pseudoplohophorus*, como así también de la totalidad de los materiales adicionales que se consideró asignables al mismo en la presente contribución, permite postular una serie de observaciones sobre la morfología que adoptan los distintos componentes exo y endoesqueletales en este género, y la relación del mismo con otros taxones tradicionalmente considerados afines.

En primer lugar, es de notar que los cráneos asignados a *Pseudoplohophorus* presentan una morfología y dentición similar a la observada en ejemplares de *Plohophorus figuratus* ("Plohophorini") y *Eosclerocalyptus proximus* ("Hoplophorini" *sensu* Hoffstetter, 1958). A su vez, a nivel del miembro anterior (húmero, radio, cúbito y autopodio) y posterior (fémur) se observan similitudes con los "hoploforinos" *Hoplophorus*, *Neosclerocalyptus* (ambos "Hoplophorini" *sensu* Hoffstetter, 1958) y *Panochthus* ("Panochthini"); si bien en *Pseudoplohophorus* tales elementos se presentan relativamente más gráciles. Es de reconocer, sin embargo, la escasez de restos del miembro anterior y posterior entre los representantes de los "Plohophorini", lo que dificulta el establecimiento de comparaciones a este nivel.

Por su parte, la coraza ofrece una ornamentación similar a la del género argentino *Eosclerocalyptus*, consistente en osteodermos con una figura central de contorno tendiente a circular o elíptico, rodeada por un número variable de figuras periféricas mucho más pequeñas, de contornos circulares a poligonales, conformando una fila completa. Los osteodermos de las regiones anterior, posterior y laterales de la coraza pueden presentar vestigios de una segunda fila incompleta en sus flancos anteriores.

Cabe destacar que esta ornamentación también se observa en el paralectotipo de la especie *Stromaphoropsis scavinoi* (ejemplar que a su vez cuenta con parte de un húmero asociado muy similar a los descritos para *Pseudoplohophorus*) (Fig. 15); pero no así en su lectotipo, cuyos osteodermos presentan una segunda fila de figuras periféricas completa, parcialmente compartida con osteodermos adyacentes (Fig. 14a).

De momento esta última diferencia parece lo suficientemente conspicua como para justificar el mantenimiento de la identidad taxonómica de *S. scavinoi* a través de su lectotipo, y con ella la del género *Stromaphoropsis* que tipifica (criterio adoptado por Castellanos, 1954 y Perea, 1993a, 2005). No obstante, la inclusión del paralectotipo dentro de esta especie podría considerarse por lo pronto de carácter provisional, justificándose ya sea por el hecho de que su estado fragmentario dificulta una identificación con otras especies ya descritas para *Pseudoplohophorus*, o bien en aras de preservar la estabilidad nomenclatural de *S. scavinoi*, hasta tanto nuevos hallazgos permitan hipotetizar con mayor sustento sobre patrones de variabilidad en la ornamentación de las corazas de las formas presentes en Uruguay.

En cuanto al escudo cefálico, el mismo presenta una similitud morfológica y ornamental con los correspondientes a la especie argentina *Eosclerocalyptus proximus* (Zurita, 2007a, b), no pudiendo de momento identificarse rasgos exclusivos para el género uruguayo.

Con respecto al tubo caudal, las observaciones realizadas en la presente contribución permiten postular la existencia de al menos dos morfotipos principales –si bien con ciertas variantes– para el género *Pseudoplohophorus*, de acuerdo con su ornamentación:

- a- Presencia de figuras periféricas escasamente desarrolladas y perforaciones de gran tamaño; ejemplificado por las especies *P. absolutus* (Fig. 34), *P. orientalis* (AMEGHINO, 1889) (Fig. 17) y *P. orientalis* (FARIÑA, 1981 non AMEGHINO, 1889) *NOV. COMB.* (Fig. 40).
- b- Presencia de figuras periféricas conspicuas, de contornos tendientes a poligonales, y con perforaciones menos numerosas y más pequeñas que en el caso anterior; estando ejemplificado por las especies *P. benvenutii* (Fig. 25) y *P. rebuffoi* (Fig. 28).

Otros rasgos tales como forma general del tubo (tendiente a cónica o a cilíndrica) y grado de curvatura pueden variar indistintamente en ambos casos.

No obstante, es de notar que de acuerdo a lo documentado en los distintos ejemplares estudiados, ambos morfotipos comparten la misma ornamentación de coraza y de escudo cefálico, y morfología general craneana, por lo cual se considera que como piezas aisladas carecen de utilidad taxonómica para identificaciones a nivel de especie.

Estas consideraciones desestiman el carácter sistemático que otorga Castellanos (1949, 1954) al grado de desarrollo de figuras periféricas en contraposición al tamaño de las perforaciones en el tubo caudal, para una pretendida distinción entre los géneros *Pseudoplohophorus*, "*Stromaphoropsis*" (*sensu* Castellanos, 1954), "*Berthawyleria*" y "*Teisseiria*", tornándose en un rasgo de carácter intragenérico para el primero de estos taxones.

SOBRE LA ASIGNACIÓN DE NUEVOS EJEMPLARES:

Con respecto a la asignación de nuevos ejemplares efectuada en la presente contribución, cabe señalar que tanto la variabilidad observada a nivel de tubo caudal en *Pseudoplohophorus*, como la relativa uniformidad en la ornamentación de la coraza (ambas documentadas y discutidas en secciones anteriores), conllevaron subsecuentemente a una dificultad no menor en la asignación de nuevos materiales a nivel específico, siendo recurrente la observación de similitudes de estos con más de una especie a la vez, tal como se expuso en el ítem de ejemplares referidos a *Pseudoplohophorus* sp. (págs. 124-153). En este contexto taxonómico, la categoría ordinal de nivel género parece representar una unidad operativa más práctica que la de especie, hecho que induce a su vez la posibilidad de considerar a futuro una eventual sinonimización entre especies dentro del referido género.

RELACIÓN CON LOS “PLOHOPHORINI” ARGENTINOS

La heterogeneidad morfológica que presentan los taxones argentinos de la tribu, y el relativo distanciamiento de las formas uruguayas con respecto a los mismos sugerido en la presente contribución, ameritan ambos una revisión crítica de los “Plohophorini” del vecino país.

Los géneros argentinos relativamente mejor conocidos (*Phlyctaenopyga*, *Stromaphorus* y *Plohophorus*) presentan diferencias no menores a nivel del exoesqueleto y cráneo (exceptuando quizás a *Plohophorus* en el caso del cráneo) con respecto a *Pseudoplohophorus*; una observación que puede ampararse tanto en la comparación directa de los ejemplares como en los resultados de los análisis morfométricos presentados.

En este sentido, es de reconocer que Fernicola (2005, 2008) menciona la posibilidad de excluir a *Pseudoplohophorus* de la tribu, atendiendo a las diferencias que presenta con los demás representantes, aunque reconoce que no es claro en qué otro grupo podría ser ubicado.

Finalmente, los resultados de los análisis morfométricos efectuados con tubos caudales en el presente trabajo apenas sugieren –con limitado apoyo estadístico– una similitud morfológica algo más estrecha entre las especies del género *Coscinocercus* (únicamente representadas por tubos caudales) y las especies uruguayas; similitud esta que podría encontrar apoyo a nivel de la ornamentación, tal como ha sido previamente sugerido por otros autores (Cabrera, 1939; Perea, 1993a; Perea & Martínez, 2004; Perea, 2005).

PERSPECTIVAS

Al momento de culminar el presente trabajo, nuevos ejemplares de reciente colecta asignables a la tribu y en particular a *Pseudoplohophorus* se encuentran en proceso de preparación, o bien aguardan estudios pormenorizados. De acuerdo con las contribuciones de Manzueti *et al.* (2014, 2015), Roland *et al.* (2015) y Toriño *et al.* (2015) la localidad costera de Puerto Arazatí (dpto. de San José) ha arrojado nuevos restos exoesqueletales (incluyendo partes de corazas, de tubos y de anillos caudales) y endoesqueletales (entre ellos huesos largos, vértebras y un cráneo parcialmente conservado), resultando en un punto geográfico de especial relevancia que amerita la continuidad de prospecciones.

Por otra parte, si bien desde un punto de vista estratigráfico los registros de *Pseudoplohophorus* con buen control se limitan de momento a la Formación Camacho (Mioceno Tardío), la presencia de varios ejemplares rodados (algunos de ellos holotipos) con preservaciones que no parecen condecirse con las típicas de esta unidad sugiere la posibilidad de no descartar de plano la presencia del género en depósitos de la suprayacente Formación Raigón (Plioceno – Pleistoceno Medio). Solo la eventual colecta de nuevos ejemplares con buen control estratigráfico podrá contribuir al esclarecimiento de esta cuestión.

Finalmente, es de destacar que Tejada *et al.* (2009) citan la presencia de *Pseudoplohophorus* para el Mioceno Tardío – Plioceno del distrito de Alto Pichigua (Perú), sobre la base de un individuo casi completo representado por varios elementos exo y endoesqueletales aún en preparación (Salas-Gismondi & Tejada, *com. pers.*). Sin duda este hallazgo ameritará la realización de un estudio comparativo pormenorizado con los ejemplares uruguayos más completos, de modo de discutir sobre la eventual presencia del género en el país andino y sus implicancias paleobiogeográficas.

4.3. Consideraciones finales

A modo de síntesis de lo expuesto en la presente discusión se establecen las siguientes consideraciones finales:

- **Las apreciaciones cualitativas presentadas y los resultados morfométricos obtenidos en la presente contribución son congruentes con hipótesis previas de parafilia de los “Plohophorini” (derivadas de análisis cladísticos), al sugerir un relativo distanciamiento de las formas uruguayas en relación con la mayoría de los representantes argentinos de la tribu.**

A su vez, además de mostrarse más cercanos entre sí, los taxones uruguayos parecen exhibir una mayor similitud con ciertos representantes de la vecina tribu “Hoplophorini” *sensu* Hoffstetter (1958); una observación *a priori* sustentada en los resultados morfométricos obtenidos tanto a nivel craneano como del exoesqueleto caudal, pero que también encuentra apoyo en similitudes observadas a nivel de la ornamentación de todo el exoesqueleto en su conjunto (cefálico, dorsal y caudal). Se considera que tales apreciaciones pueden constituir un insumo a tener en cuenta para futuros esquemas clasificatorios. Adicionalmente, se destaca la necesidad de efectuar una revisión de los representantes argentinos de la tribu.

- **De los géneros uruguayos hasta ahora incluidos en la tribu, *Pseudoplohophorus* es la entidad mejor caracterizada, y a la cual pueden ser referidas la mayoría de las especies endémicas de este país tradicionalmente reconocidas.**

El género presentaría una morfología craneana y ornamentación de su coraza similares a las de *Eosclerocalyptus*. Por su parte, el tubo caudal, si bien morfométricamente se acerca al de este último taxón, presenta un patrón ornamental considerablemente variable. Ya a nivel de especie, se postula que aquellas basadas en materiales exoesqueletales altamente fragmentarios resultan de aplicabilidad dudosa, no descartándose que en un futuro puedan llegar a ser reconocidas como sinónimas de otras mejor definidas. En contraparte –y al menos en carácter provisional– se propone continuar reconociendo la validez de la especie *Stromaphoropsis scavinoi*, y con ella la del género que tipifica, si bien únicamente sobre la base de los rasgos ornamentales a nivel de coraza que presenta el lectotipo de la especie (no así su paralectotipo), en principio más afines con los del género argentino *Stromaphorus*.

- **La alta variabilidad morfológica y ornamental presente en tubos caudales de “Plohophorini” uruguayos no parece correlacionarse con lo observado en el resto del esqueleto; consecuentemente debería reconsiderarse su valor como elementos diagnósticos, particularmente de cara a su utilización en la definición de nuevos taxones.**

En este sentido, el estudio de los ejemplares más completos referidos a *Pseudoplohophorus* ofrece la posibilidad de documentar casos en los que se observa cómo frente a una relativa uniformidad a nivel del cráneo, escudo cefálico y coraza, el tubo caudal adquiere diferentes formas y tipos de ornamentación.

5. Referencias

- Acosta, L. E. 2006. *Guía de Actividades Teórico-Prácticas*. Curso de Postgrado Nomenclatura Zoológica. Córdoba. 26 pp. Inédito.
- Ameghino, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la Formación patagónica, recogidos en las barrancas del Paraná por el profesor Pedro Scalabrini (Memoria primera). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, tomo V, entr. 1ª: 116. {1915. *Idem*. pp. 96-97. En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen IV: Zoología Matemática. 564 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}
- Ameghino, F. 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná (Memoria Cuarta). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, tomo IX: 3-228. {1916. *Idem*. pp. 177-325. En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen V: Paraná y Monte Hermoso. 532 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}
- Ameghino, F. 1887. Apuntes preliminares sobre algunas especies de mamíferos extinguidos del yacimiento de Monte Hermoso, existentes en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata*, vol. I (Apartado): 1-20, 2 láms. [abril, 1887]. {1916. *Idem*. pp. 337-353 (2 láms.). En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen V: Paraná y Monte Hermoso. 532 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}
- Ameghino, 1888a. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. (Apartado): 17 pp. [15 de febrero, 1888] {1916. *Idem*. pp. 471-480. En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen V: Paraná y Monte Hermoso. 532 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}
- Ameghino, F. 1888b. Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidas (Apartado): 21 pp. [junio, 1888]. {1916. *Idem*. pp. 481-496. En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen V: Paraná y Monte Hermoso. 532 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, tomo VI: i-xxxii + 1-1027 pp.; Atlas: xii pp. + pls. I-XCVIII. Jacobo Peuser, Editor. Buenos Aires – G. Masson, Libraire-Editeur. Paris. [20 de mayo, 1889].
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinos. Especies nuevas. – Adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1 (4): 240-259, fig. 77. [1 de agosto, 1891]. {1918. *Idem*. pp. 209-228 (1 fig.). En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen X: Mamíferos Fósiles de Patagonia y Otras Cuestiones. 872 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}

- Ameghino, F. 1895. Sur les édentés fossiles de l'Argentine: Examen critique, révision et correction de l'ouvrage de M. R. Lydekker: "The extinct edentates of Argentina", etc. *Revista del jardín zoológico de Buenos Aires*, tomo III (entregas 4^a-6^a): 97-192, figs. 1-10. [abril, mayo y junio, 1895]. {1920. *Idem*. (Ouvrage à demi-inédite avec des notes additionnelles sur quelques Ongulés et-Carnassiers) [con texto castellano al frente] pp. 447-603 (Figs. 1-10). En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen XI: Ungulados, Aves y Desdentados. 920 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis Geológicopaleontológica de la Argentina. *Segundo Censo de la República Argentina (mayo 10 de 1895)*, tomo I (Territorio): pp. 112-255 (104 grabados). Buenos Aires. {1921. *Idem*. pp. 485-734 (104 Figs.). En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen XII: Primera Sinopsis Geológicopaleontológica. 774 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, tomos LVI, LVII, LVIII. {1934. *Idem*. pp. 95-218. En: Torcelli, A. J. (Dir.). *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen XV: La Perforación Astragaliana y el Credo. pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.}
- Aznárez, J. 1945. Apuntes y notas sobre "Una Nomenclatura para los Suelos del Uruguay, basada en la Geología" - con Referencia especial a los departamentos de Paysandú - Río Negro - Artigas, Salto y Rivera. *Revista de la Facultad de Agronomía*, N^o 40: 67-201 (19 figs.). Universidad de la República. Facultad de Agronomía. Montevideo. {1945. *Idem*. (Apartado). 135 pp. (19 figs.) [mayo, 1945]}
- Aznárez, J. 1989. *Historia de la Minería, Geología y Paleontología en el Uruguay. 1708-1968. (Bibliografía para su estudio)*. 143 pp. Departamento Gráfico de la Agencia Periodística CID. Buenos Aires. [noviembre, 1989]
- Bertoni-Machado, C. & R. Fariña. 2006. Tafonomía de Vertebrados em Sistemas Fluviais Entrelaçados: estudo de caso. En: *Semana Académica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociencias. 2006. Porto Alegre. Resumos: 19-22*. Porto Alegre. UFRGS.
- Bossi, J.; A. Ortiz & D. Perea. 2009. Pliocene to middle Pleistocene in Uruguay: A model of climate evolution. *Quaternary International*, 210: 37-43.
- Bostelmann, E.; A. Rinderknecht; M. Ciancio; P. Toriño & D. Perea. 2010. Oligocene Glyptodontidae (Mammalia, Cingulata) from the Fray Bentos Formation of Uruguay. *Primer Congreso Uruguayo de Zoología, X Jornadas de Zoología del Uruguay*. [libro de resúmenes]: 74. Montevideo.
- Burmeister, G. 1864-1867. *Anales del Museo Público de Buenos Aires, para dar a Conocer los Objetos de Historia Natural Nuevos o Poco Conocidos Conservados en Este Establecimiento*, Tomo Primero (Ent. 1^a-4^a): iv + 300 + XXXIV, Pls. I-XIV. Buenos Aires.

- Burmeister, G. 1870-1874. Monografía de los glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires, para dar a Conocer los Objetos de Historia Natural Nuevos o Poco Conocidos Conservados en Este Establecimiento*, Tomo Segundo (Ent. 7^a-12^a): 412, Pls. I-XLI. Buenos Aires.
- Cabrera, A. 1939. Sobre Vertebrados Fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de La Plata (Nueva serie)*, Tomo II, Sección Paleontología, N° 6: 3-35 (figs. 1-24). Universidad Nacional de La Plata. [10 de abril, 1939]
- Cabrera, A. 1944. Los Gliptodontoideos del Araucaniano de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* Tomo III, Sección Paleontología, N° 15: 5-76 (Figs. 1-25). Universidad Nacional de La Plata. [4 de setiembre, 1944]. {1944. *Idem.* (Apartado) Universidad Nacional de La Plata, Instituto del Museo.}
- Calcaterra, A. 1979. Dos nuevas especies de gliptodontes del Plioceno de Uruguay. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Municipal Real de San Carlos*, Vol. I (Núm. 2): 1-8, 1 lám. Colonia.
- Calcaterra, A. 1983. Los Armadillos Fósiles de Uruguay (Mammalia-Edentata). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Municipal Real de San Carlos*, Vol. I (Núm. 4): 9 pp. Colonia.
- Casanave, E. B. 2006. Morpho-Physiological Studies of the Dasipodides of the Buenos Aires Province, Argentina. *International Journal of Morphology*, 24 (Supplement 1): 123-124.
- Castellanos, A. 1925. Descripción de un tubo caudal de *Sclerocalyptus matthewi* n. sp. descubierto en el Pampeano inferior del valle de los Reartes (sierras de Córdoba). *Revista de la Universidad Nacional de Córdoba*. Año XII, N° 10-12: 76-127. [octubre-diciembre, 1925].
- Castellanos, A. 1926. Sobre un nuevo gliptodóntido Chapadmalense *Urotherium simplex* n. gen et n. sp. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia*, Tomo XXXIV (Paleontología: Vertebrados. Publicación N° 60): 263-278. Buenos Aires. [31 de diciembre, 1926]
- Castellanos, A. 1928. Un nuevo representante de la subfamilia "Sclerocalyptinae": "*Plohophoroides*" n. gen. y sus especies. *Revista de la Universidad Nacional de Córdoba*, Año XV, N° 1-2: 110-148 (figs. 1-15). Córdoba. [marzo-abril, 1928]. {1928. *Idem.* (Apartado) 41 pp. (15 figs.)}
- Castellanos, A. 1932a. Lucas Kraglievich (1886-1932). Homenaje a su memoria. *Quid Novi* (Revista de las Asociaciones de ex alumnas y padres de la Escuela Normal número 2), año 1 (núm. 2): 1-12, 1 lám. Rosario. [julio, 1932] {1941. *Idem.* pp. 874-880. En: Torcelli, A. J. (Dir.) & C. A. Marelli. *Lucas Kraglievich, Obras de Geología y Paleontología*. Volumen III. 1003 pp. Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires. Taller de impresiones oficiales. La Plata. [2 de enero, 1941].}
- Castellanos, A. 1932b. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis. Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales*, Tomo XI (N° 38): 92-100. [31 de diciembre, 1932]
- Castellanos, A. 1935. Contribución al estudio de la paleontología del Uruguay. Restos de *Pseudoplohophorus orientalis* Amegh.. *Altura. Organo de la Asociación de Farmacias*, Año 1 (Segunda época), Núm. 1: 5-15

- (figs. 1-11) [enero, 1935]; (continuación) Núm. 2: 7-14 (figs. 12-20) [febrero, 1935]. Montevideo.
- Castellanos, A. 1936. Los sedimentos del Pampeano inferior y del Araucano en el Valle de Los Reartes. *Publicaciones de la facultad de ciencias matemáticas, físico-químicas y naturales aplicadas a la industria de la Universidad Nacional del Litoral, serie técnico-científica*, 6: 1-110.
- Castellanos, A. 1937. Anotaciones sobre la línea filogenética de los clamiterios. *Universidad Nacional del Litoral - Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria. Serie Técnico-Científica*, Publicación N° 8. Edición del autor. Rosario. {1937. *Idem. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, I: 1-35. Rosario}
- Castellanos, A. 1940. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales Aplicadas a la Industria, Universidad Nacional del Litoral. Serie Técnico-Científica*, Publicación N° 18: 1-279. Rosario. {1940. *Idem. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, VII: 1-279. Rosario. [6 de abril, 1940]}
- Castellanos, A. 1942. Los sedimentos prepampeanos del Valle de Nono (Sierra de Córdoba) Argentina. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, IV: 1-63.
- Castellanos, A. 1944. Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, 23: 5-47.
- Castellanos, A. 1945. Paleontología. En: A. Castellanos, P. Pasotti & P. Epstein. Crónica Bibliográfica: Mineralogía y Minería, Petrografía - Geología, Geografía - Paleontología. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, F.-1944: 32-46. Rosario.
- Castellanos, A. 1948a. Sedimentos Neógenos del S. W. del Uruguay (nota preliminar). *Universidad Nacional del Litoral - Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria. Serie Técnico-Científica*, Publicación N° 34: 1-37 (figs. 1-4). Edición del autor. Rosario. [fecha, 1948]
- Castellanos, A. 1948b. La presencia del género "Urotherium" en el "Araucanense" del valle de Yocavil (Santa María), provincias de Catamarca y Tucumán. *Instituto de Fisiografía y Geología. Publicaciones*, XXXV: 1-16, figs. 1-12. Rosario.
- Castellanos, A. 1949. Nuevos restos del género "Stromaphoropsis" Kragl. del Uruguay. *Instituto de Fisiografía y Geología. Publicaciones*, XXXVII: 1-48, figs. 1-18. Rosario.
- Castellanos, A. 1954. Determinación de las Especies de "Stromaphoropsis" Kragl. *Anales del Museo de Historia Natural*, 2ª Serie Vol. VI (N° 3): 1-23, Láms. I-IX. Montevideo. [10 de agosto, 1954]
- Castellanos, A. 1957. Notas Paleontológicas I. Nuevos Géneros de Clamiterio y de Ciervo y una Nueva

- Especie de Plohophorus. *Ameghiniana*, Tomo I (N° 3): 5-14. Buenos Aires. [diciembre, 1957]
- Cattoi, N. 1966. Orden Edentata Cuvier, 1793. En: A. V. Borrello (ed.) & R. Pascual (dir.). *Paleontografía Bonaerense*. Fascículo IV. Vertebrata. pp. 59-100, láms. XIV-XLVI. Comisión de Investigación Científica. La Plata.
- Cione, A. L.; M. de las M. Azpelicueta; M. Bond; A. A. Carlini; J. R. Casciotta; M. A. Cozzuol; M. de la Fuente; Z. Gasparini; F. J. Goin; J. Noriega; G. J. Scillato-Yané; L. Soibelzon; E. P. Tonni; D. Verzi & M. G. Vucetich. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F. G. Aceñolaza & R. Herbst (eds.). *El Neógeno de Argentina. Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica*, 14: 191-237. Tucumán.
- Cione, A. L.; E. P. Tonni; S. Bargo; M. Bond; A. M. Candela; A. A. Carlini; C. M. Deschamps; M. T. Dozo; G. Esteban; F. J. Goin; C. I. Montalvo; N. Nasif; J. I. Noriega; E. Ortiz Jaureguizar; R. Pascual; J. L. Prado; M. A. Reguero; G. J. Scillato-Yané; L. Soibelzon; D. H. Verzi; E. C. Vieytes; S. F. Vizcaíno & M. G. Vucetich. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Ameghiniana*, 50º aniversario: 257-278. Buenos Aires.
- Cope, E. D. 1889. The Edentata of North America. *The American Naturalist*, Vol. XXIII, N° 272: 657-664, Pls. XXXI-XXXII. [agosto, 1889]
- Cruz, L. E. 2011. *La megafauna del Pleistoceno - Holoceno temprano de la Provincia de Córdoba y su comparación con la de Buenos Aires. Sistemática, Bioestratigrafía y Dinámica Faunística*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Facultad De Ciencias Naturales Y Museo. La Plata. xvii + 226 pp. Inédito.
- Cruz, L. E. 2013. Biostratigraphy and geochronology of the late Cenozoic of Córdoba Province (central Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 42: 250–259.
- Darival Ferreira, J.: A. E. Zurita & A. M. Ribeiro. 2013. Plohophorus Ameghino, 1887 (Xenarthra, Glyptodontidae) no Quaternário do Sul do Brasil. *Paleontologia em Destaque, Boletim informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia. XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Roletim de Resumos*. Edição especial, outubro 2013: 226.
- Fariña, R. A. 1981. Anatomía comparada de los tubos caudales de Plohophorini (Mammalia, Glyptodontidae), del Montehermosense del Uruguay. *Anais II Congreso Latino-americano de Paleontología*, Volume 2: 779-793, figs. 1-5. Porto Alegre. [26-30 de abril, 1981]
- Fariña, R. A. 1983. *Caudaphorus berroi* (Castellanos, 1939) nov. comb. Correcta denominación de una especie de Glyptodontidae (Mammalia. Edentata). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, Vol. 1 (2ª época): 93-94. Montevideo. [28 de setiembre, 1983]
- Fernicola, J. C. 2001. *Análisis filogenético de la familia Glyptodontidae, Burmeister 1879 basado en caracteres craneanos*. Tesis presentada para optar al título de Magister en Ciencias Biológicas, Opción

- Zoología. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas. Universidad de la República, Facultad de Ciencias. Montevideo. iv + 48 pp. Inédito. [agosto, 2001]
- Fernicola, J. C. 2005. *Análisis filogenético de la familia Glyptodontidae Gray 1869*. Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas, Opción Zoología. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas. Universidad de la República, Facultad de Ciencias. Montevideo. vii + 134 pp. Inédito. [agosto, 2005]
- Fernicola, J. C. 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino, 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana*, Tomo 45 (N^o 3): 553-574. [30 de setiembre, 2008]
- Fernicola, J. C. & K. de O. Porpino. 2012. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. *Journal of Mammalian Evolution*, Vol. 19 (3): 171-183. [septiembre 2012]
- Fernicola, J. C.; S. F. Vizcaíno & R. A. Fariña. 2008. The evolution of armored xenarthrans and a phylogeny of the glyptodonts. pp. 79-85. En: S. F. Vizcaíno & J. Loughry (eds.). *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida. I-XVI + 370 pp.
- Figueiras, A. & J. Broggi. 1967. Estado actual de nuestros conocimientos sobre los moluscos fósiles del Uruguay. (Parte I). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, Vol. II (13): 147-187. Montevideo. [octubre, 1967]
- Francis, J. C. & A. Mones. 1965. Contribución a la Geología y Paleontología de las Barrancas de San Gregorio, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. *Kraglieviana*, Tomo I (N^o 2): 55-85. Montevideo. [1 de febrero, 1965]
- Gervais, H. & F. Ameghino. 1880. *Los Mamíferos Fósiles de la América del Sud. – Les Mammifères Fossiles de L'Amérique du Sud*. xi + 225 pp. Librairie F. Savy, Éditeur. Paris. – Igon Hermanos, Editores. Buenos Aires.
- Gillette, D. D. & C. E. Ray. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian contributions to paleobiology*, Num. 40: vi +255 pp. Washington.
- Gray, J. E. 1869. *Catalogue of carnivorous, pachydermatous, and edentate Mammalia in the British Museum*. vii + 398 pp., 47 figs. Taylor & Francis. London.
- Hammer, Ø. 2012. *PAST: PAleontological STatistics. Version 2.17. Reference manual*. 229 pp. University of Oslo.
- Hammer, Ø. & D. Harper. 2006. *Paleontological Data Analysis*. 351 pp. Blackwell Publishing. Oxford.
- Hammer, Ø; D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, issue 1, art. 4: 1-9.
- Harrington, H. J. 1956. Uruguay. En: W. F. Jenks (Ed.) Handbook of South American Geology. An Explanation of the Geologic Map of South America. *The Geological Society of America. Memoir*, 65: 115-128, lám. I.

- Hayssen, V.; J. Ortega; A. Morales-Leyva & N. Martínez-Méndez. 2013. *Cabassous centralis* (Cingulata: Dasypodidae). *Mammalian species*, 45 (898): 12-17.
- Hayssen, V. 2014a. *Cabassous unicinctus* (Cingulata: Dasypodidae). *Mammalian species*, 46 (907): 16-23.
- Hayssen, V. 2014b. *Cabassous chacoensis* (Cingulata: Dasypodidae). *Mammalian species*, 46 (908): 24-27.
- Hayssen, V. 2014c. *Cabassous tatouay* (Cingulata: Dasypodidae). *Mammalian species*, 46 (909): 28-32.
- Hoffstetter, R. 1958. Edentata: Xenarthra. En: Piveteau, J. (Dir.). *Traité de Paleontologie*, tomo VI (volumen 2): 535-636. Masson et C^{ie}, Éditeurs. Paris.
- Huxley, T. H. 1864. On the osteology of the genus *Glyptodon*. *Proceedings of the Royal Society of London*, Vol. XIII: 108. Londres.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth Edition, adopted by the International Union of Biological Sciences. xxix + 306 pp. International Trust for Zoological Nomenclature. London. Disponible en: <http://www.iczn.org/iczn>
- Illiger, C. 1811. Prodrum Systematicum Mammalium et Avium Additis Terminis Zoographicis Utriusque Cassis. *Salfeld, C.*: 301.
- Klappenbach, M. A. 2004. Larrañaga y el Viejo Museo. Presentación, edición, bibliografía y notas por Álvaro Mones. Publicación Extra. Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, N° 53: 1-30. [mayo, 2004]
- Kraglievich, L. 1931a. El museo de Berro. [carta al Sr. Héctor Scavino, de Mercedes] *Diario "El Día"*, 2ª época, año XVIII, núm. 7584: . Mercedes. [abril, 1931]. {1941. *Idem*. pp. 651-654. En: Torcelli, A. J. (Dir.) & C. A. Marelli. *Lucas Kraglievich, Obras de Geología y Paleontología*. Volumen II. Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires. Taller de impresiones oficiales. La Plata. [2 de enero, 1941]}
- Kraglievich, L. 1931b. El despertar de los estudios paleontológicos en la República del Uruguay. *Archivos de la Sociedad de Biología de Montevideo*, vol. III (núm. 1): 32-39. [setiembre, 1931]. {1941. *Idem*. pp. 5-13. En: Torcelli, A. J. (Dir.) & C. A. Marelli. *Lucas Kraglievich, Obras de Geología y Paleontología*. Volumen III. 1003 pp. Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires. Taller de impresiones oficiales. La Plata. [2 de enero, 1941]}
- Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, serie II (tomo III, Ent. 3ª): 257-321, pls. XLVI-LVI. Montevideo. [octubre, 1932]. {1941. *Idem*. pp. 29-90 (láms. I-XI). En: Torcelli, A. J. (Dir.) & C. A. Marelli. *Lucas Kraglievich, Obras de Geología y Paleontología*. Volumen III. 1003 pp. Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires. Taller de impresiones oficiales. La Plata. [2 de enero, 1941]}
- Lambert, R. 1939. Bibliographie Géologique de la République Orientale de l'Uruguay. *Instituto Geológico del Uruguay*, Boletín N° 26: 1-79. Montevideo. [agosto, 1939]
- Lambert, R. 1941. Estado Actual de Nuestros Conocimientos Sobre la Geología de la República Oriental del

- Uruguay. *Instituto Geológico del Uruguay*, Boletín N.º 29: 1-89, láms. I-XXVIII. Montevideo.
- Larrañaga, D. A. 1930. En: *Escritos de Don Dámaso Antonio Larrañaga. Los publica el Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay. Edición Nacional*. Atlas, parte II. Zoología, paleontología y mapas. 4 pp., CXXXI láms. Imprenta Nacional. Montevideo.
- Llorente Bousquets, J. & L. Michán Aguirre. 2000. El concepto de especie y sus implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. pp. 87-96. En: F. Martín-Piera; J. J. Morrone & A. Melic (Eds.). *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000*. Monografías Tercer Milenio, Vol. 1. SEA. Zaragoza.
- Loughry, W. J. & C. M. McDonough. 1998. Comparisons between nine-banded armadillo (*Dasyus novemcinctus*) populations in Brazil and the United States. *Revista de Biología Tropical*, 46 (4): 1173-1183.
- Lydekker, R. 1887. *Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History)*, Part V. Containing the Group Tillodontia, the Orders Sirenia, Cetacea, Edentata, Marsupialia, Monotremata, and Supplement: xxxvi + 346 pp., 55 figs. London.
- Lydekker, R. 1894. Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina Part II, 2. The extinct edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina III)*: 1-118, pls. I-LXI. La Plata. Taller de Publicaciones del Museo. [abril, 1894]
- Manzuetti, A.; P. Toriño & D. Perea. 2014. Vertebrados fósiles del litoral Suroeste de Uruguay (Departamentos de Colonia y San José): Nuevos hallazgos. *III Congreso Uruguayo de Zoolo-gía [libro de resúmenes]*: 233-234. Montevideo.
- Manzuetti, A.; P. Toriño & D. Perea. 2015. Nuevos aportes al conocimiento paleofaunístico de la zona litoral Suroeste de Uruguay (deptos de Colonia y San José). *V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Libro de resúmenes*: 105. Disponible en:
<http://www.vclapv.com/descargas/Libro%20de%20Resumenes%20VCLAPV.pdf>
- McBee, K. & R. J. Baker. 1982. *Dasyus novemcinctus*. *Mammalian species*, No. 162: 1-9.
- McKenna, M. C. & S. K. Bell. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. 631 pp. Columbia University Press. New York.
- Méndez Alzola, R. 1944a. Larrañaga, naturalista. *Revista Nacional. Literatura - Arte - Ciencia*, año VII (Nº 81): 379-395, 1 fig. Ministerio de Instrucción Pública. Montevideo. [setiembre, 1944]
- Méndez Alzola, R. 1944b. Larrañaga (Naturalista). *Cátedra de Historia de la Cultura Uruguaya, Ciclo de Conferencias, 1944*: 101-119, 1 fig. Instituto de Estudios Superiores. Montevideo. [noviembre, 1944].
- Méndez Alzola, R. 1944c. Geología Histórica del Uruguay: Nuestros Conocimientos Sobre la Evolución del Mundo Orgánico. *Anales del Consejo Nacional de Enseñanza Primaria y Normal*, Tomo VII (Nº 3-4): 191-261 (figs. 1-55). Montevideo. [setiembre-diciembre, 1944]. {1945. *Idem*. (Apartado) 73 pp. (55 figs.)

Instituto de Estudios Superiores. Montevideo.}

- Méndez Alzola, R. 1944d. Los grandes acorazados prehistóricos del Uruguay. En: *Suplemento de "El Día"*, N° 618. Montevideo. [19 de noviembre, 1944]
- Méndez Alzola, R. 1947. Larrañaga, precursor de los estudios superiores y desinteresados en el Uruguay. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias*, I (1): 211-227. Montevideo. [abril, 1947]
- Méndez Alzola, R. 1949a. Discurso del Dr. Rodolfo Méndez-Alzola. En la inauguración de la Exposición Larrañaga, en el Subterráneo Municipal, el 4 de julio de 1948. pp. 23-27. En: *Memoria de las Exposiciones Organizadas por la Comisión Universitaria de Homenaje al Sabio Naturalista Uruguayo Dámaso-Antonio Larrañaga (1771-1848) en ocasión del Centenario de su Muerte*. 152 pp., 40 figs. Universidad de la República. Montevideo. [30 de marzo, 1949]
- Méndez Alzola, R. 1949b. Stand de Paleontología. pp. 52-56. En: *Memoria de las Exposiciones Organizadas por la Comisión Universitaria de Homenaje al Sabio Naturalista Uruguayo Dámaso-Antonio Larrañaga (1771-1848) en ocasión del Centenario de su Muerte*. 152 pp., 40 figs. Universidad de la República. Montevideo. [30 de marzo, 1949]
- Méndez Alzola, R. 1950. Estudio sobre la obra científica de Larrañaga, su iconografía paleomastozoológica. *Anales de la Universidad*, ent. N° 166: 49-129 (láms. I-XIV). Montevideo. {1950. *Idem*. (Apartado) 89pp. (14 láms.) Universidad de la República. Montevideo.}
- Mones, A. 1970. Notas Paleontológicas Uruguayas, II. Un nuevo *Pseudoplohophorus* Castell., 1926 (Hoplophorinae, Edentata) de la R. O. del Uruguay *Pseudoplohophorus francisi* n. sp. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, Vol. I (Núm. 1): 1-9 (lám. I)
- Mones, A. 1974. Panorama Histórico de la Paleontología de Vertebrados en el Uruguay. (Desde los orígenes hasta 1960). *Anais da XV Semana Universitaria Gaucha de debates Biologicos*: 69-75. Promoção da Sociedade de Biologia do Rio Grande do Sul, e do Instituto Central de Biociencias. Porto Alegre.
- Mones, A. 1979. Terciario del Uruguay. Síntesis geo-paleontológica. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias. (Serie Ciencias de la Tierra)*, Vol. I (N° 1): 1-27 (2 cuadros), 1 mapa. Montevideo. [junio, 1979]
- Mones, A. 1986. *Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte 1. Lista preliminar y bibliografía*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 82: iii + 1-625. Frankfurt a. M. [15 de mayo, 1986]
- Mones, A. 1987. Sobre tres especies de gliptodontes del Uruguay (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). *Memoria IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Bolivia 1987*. Tomo 1: 500-515. Santa Cruz de la Sierra. [27-30 de julio, 1987]
- Mones, A. 1988. Notas paleontológicas uruguayas IV. Nuevos registros de mamíferos fósiles de la formación San José (Plioceno- ¿Pleistoceno inferior?) (Mammalia: Xenarthra; Artiodactyla; Rodentia). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*, Vol. I (Núm.

- 20): 255-277. Montevideo. [octubre, 1988]
- Mones, Á. 1994a. Nomenclatura, taxa superiores y bibliografía. *I Jornada de Paleontología del Uruguay "Prof. Dr. Rodolfo Méndez-Alzola". Resúmenes ampliados*: 37-38. Paleociencias del Uruguay: Serie Didáctica, número 2. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Departamento de Paleontología. Montevideo. [19 de agosto, 1994]
- Mones, A. 1994b. Rectificaciones a la nomenclatura supragenérica de algunos taxa de mamíferos fósiles sudamericanos. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*, Vol. II (Núm. 26): 1-10. Montevideo. [agosto, 1994]
- Mones, Á. 1994c. Los silencios de Florentino Ameghino. Problemas en bibliografía, sistemática y nomenclatura. *Senckenbergiana biologica*, 74 (1/2): 9-20.
- Mones, A. 2004. Bio-bibliografía de Auguste Teisseire. Publicación especial del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología., 4 pp. [agosto, 2004] Disponible en: http://www.mec.gub.uy/munhina/pdf/Teisseire_biobiblio.pdf
- Mones, A. & J. C. Francis. 1973. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay, II. *Mammalia. Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, Vol. I (Núm. 4): 39-97. [julio, 1973]
- Moreno, F. P. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo de La Plata durante el primer semestre de 1888, presentado al señor ministro de Obras Públicas de la provincia de Buenos Aires. *Boletín del Museo de La Plata*. 11 pp. La Plata. [julio, 1888]
- Moreno, F. P. & A. Mercerat. 1891. Exploración arqueológica de la provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* (1): 222-236.
- Olazarri, J.; A. Mones; A. Ximénez & M. E. Philippi. 1970. Lista de los Ejemplares Tipo Depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, Uruguay. I. Chordata. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, Vol. X (Núm. 131): 1-12. [junio, 1970]
- Oliva, C.; A. Dondas & F. Scaglia. 2013a. Estudios preliminares sobre la ontogenia del género *Neosclerocalyptus* Paula Couto (Xenarthra, Glyptodontidae). *Ameghiniana*, Tomo 50 (Núm. 6), Suplemento 2013-Resúmenes, Reunión de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina: R63.
- Oliva, C.; M. Zamorano; G. Scillato-Yané & N. Chimento. 2013b. Nuevos registros de *Plohophorus paranensis* Ameghino (Xenarthra, Glyptodontidae), provenientes del Mioceno Tardío (piso/edad Huayqueriense) de la Argentina. Implicancias taxonómicas, cronoestratigráficas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, Tomo 50 (Núm. 6), Suplemento 2013-Resúmenes, Reunión de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina: R63-R64.
- Oliva, C.; A. Zurita; M. Zamorano; G. Scillato-Yané & L. González Ruíz. 2014. Nuevas consideraciones acerca de la validez del género *Hoplophractus* Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae), del Mioceno Tardío (Piso/Edad Huayqueriense) de Argentina. *XXVIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Libro de resúmenes*: 41. Zapala-Chocón.

- Oliveras, F; V. Escardó-Berlán; A. Taddei; R. Maruca-Sosa; I. Gandola; B. Clavelli; M. M. Antelo; M. E. Pascuali; L. Murgía; M. Besson; C. Genta & L. Leonardi. 1949. Stand del Centro de Estudios de Ciencias Naturales. pp. 56-57. En: *Memoria de las Exposiciones Organizadas por la Comisión Universitaria de Homenaje al Sabio Naturalista Uruguayo Dámaso-Antonio Larrañaga (1771-1848) en ocasión del Centenario de su Muerte*. 152 pp., 40 figs. Universidad de la República. Montevideo.
- Paula Couto, C. de. 1957. Sôbre um gliptodonte do Brasil. *Ministério da Agricultura, Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia. Boletim*, N.º 165: 1-37, 30 figs. Rio de Janeiro.
- Paula Couto, C de. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. 590 pp., 572 figs. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro. [junio, 1979]
- Paula Couto, C. de. 1983. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil VI – Edentata Cingulata. *Iheringia. Sér. Geol.* (8): 33-49 (Figs. 1-12). Porto Alegre. [24 de marzo, 1983]
- Perea, D. 1993a. *Xenarthra del Neógeno del Uruguay: la Biozona de Stromaphoropsis Kragl (Glyptodontidae), Edad-Mamífero Huayqueriense*. PEDECIBA Biología: Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología. Montevideo. 139 pp., XIII tablas, 56 figs., II cuadros. Inédito.
- Perea, D. 1993b. Sistemática de Hoplophorinae: Análisis morfológico comparado de algunos géneros neógenos. *X Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Resúmenes*: 24. La Plata. [12-15 de mayo, 1993]
- Perea, D. 1994. Glyptodontidae Terciarios del Uruguay. *I Jornada de Paleontología del Uruguay "Prof. Dr. Rodolfo Méndez-Alzola"*. *Resúmenes ampliados*: 19-20. Paleociencias del Uruguay: Serie Didáctica, número 2. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Departamento de Paleontología. Montevideo. [19 de agosto, 1994]
- Perea, D. 1998. *Xenarthra Fósiles del Uruguay: distribución estratigráfica; caracterización osteológica y sistemática de algunos Tardigrada*. Tesis de Doctorado, PEDECIBA Biología. Montevideo. 107 pp., 44 figs., 1 cuadro. Inédito.
- Perea, D. 2003. Nueva especie de *Pseudoplohophorus* (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Hoplophorinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *XIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Resúmenes*: 23. Buenos Aires.
- Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana*, Tomo 42, No 1: 175-190. [31 de marzo, 2005]
- Perea, D. & S. Martínez. 2004. Estratigrafía del Mioceno-Pleistoceno en el litoral sur-oeste de Uruguay. En: G. Veroslavsky; M. Ubilla & S. Martínez (Eds.). *Cuencas Sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenozoico*. pp. 105-124, láms. IX-XI. Ediciones DI.R.A.C. Universidad de la República – Facultad de Ciencias. Montevideo.

- Perea, D.; A. Rinderknecht; M. Ubilla; E. Bostelman & S. Martinez. 2013. Mamíferos y estratigrafía del Neógeno en Uruguay. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 186–200.
- Perea, D.; M. Ubilla & S. Martinez. 1985. Nuevos aportes a la fauna, geocronología y paleoambientes del Neoterciario del Sur del Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, Vol. 3 (2ª época): 42-54.
- Perea, D.; M. Ubilla; S. Martinez; G. Piñeiro & M. Verde. 1994. Mamíferos neógenos del Uruguay: la edad mamífero Huayqueriense y el “Mesopotamiense”. *Acta Geológica Leopoldensia*, N° 39/1 (Vol. XVII): 375-389.
- Perea, D.; M. Ubilla & A. Rinderknecht. 2011. Capítulo 11. La fauna continental durante el Terciario: El auge de los mamíferos. pp. 249-264, 276-277 (Lám VI). En: D. Perea (Ed.). *Fósiles de Uruguay* [2nda edición]. Ediciones DI.R.A.C. Universidad de la República - Facultad de Ciencias. Montevideo.
- Porpino, K. de O. 2009. *Sistemática de Pachyarmatherium brasiliense sp. nov. e dos Glyptodontia (Mammalia, Cingulata) endêmicos do Quaternário do Brasil intertropical*. Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Rio de Janeiro. 185 pp. [inédito]
- Porpino, K. de O.; J. C. Fernicola & L. Bergqvist. 2010. Revisiting the intertropical brazilian species *Hoplophorus euphractus* (Cingulata, Glyptodontoidea) and the phylogenetic affinities of *Hoplophorus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30 (3): 911–927.
- Redford, K. H. & R. M. Wetzell. 1985. *Euphractus sexcinctus*. *Mammalian species*, No. 252: 1-4.
- Rinderknecht, A. 2005. Estudio de los Principales Yacimientos de Vertebrados Fósiles de la Costa de Uruguay. *Trabajo de pasantía, Licenciatura en Ciencias Biológicas - Profundización en Paleontología*. Universidad de la República - Facultad de Ciencias. Montevideo. 24 pp. Inédito. [diciembre, 2005]
- Rinderknecht, A. 2006. Vertebrados fósiles de la costa uruguaya. En: R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (eds.). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*: pp. 343-349. Vida Silvestre Uruguay. Montevideo. [octubre, 2006]
- Romer. A. S. 1974. *Vertebrate Paleontology, 3a ed.* 468 pp., 443 figs., 4 tables. The University of Chicago Press. Chicago.
- Roselli, F. L. 1976. *Fiandraia romeii*. Un nuevo interesante notoungulado (Typotheria - Mammalia) de edad Friasense, de Nueva Palmira, Uruguay. pp. 155-166. Capítulo XV de: *Contribución al estudio de la geo paleontología. Departamentos de Colonia y Soriano (República Oriental del Uruguay)*. 173 pp. Imprenta Cooperativa. Montevideo. [setiembre, 1976]
- Rovereto, C. 1914. Los Estratos Araucanos y sus Fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, Tomo XXV: 1-247 (92 figs.), Láms. I-XXXI. Buenos Aires.
- Sprechmann, P.; L. A. Ferrando & S. Martínez. 2000. Estado actual de los conocimientos sobre la Formación

- Camacho (Mioceno medio?-superior?, Uruguay). En: F. G. Aceñolaza & R. Herbst (eds.). *El Neógeno de Argentina. Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica*, 14: 47-65. Tucumán.
- Superina, M. 2008. The natural history of the pichi, *Zaedyus pichiy*, in western Argentina. pp. 313-318. En: S. F. Vizcaíno & J. Loughry (eds.). *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida. I-XVI + 370 pp.
- Superina, M. & A. M. Abba. 2014. *Zaedyus pichiy* (Cingulata: Dasypodidae). *Mammalian species*, 46 (905): 1-10.
- Tambusso, P. S. & R. A. Fariña. 2015. Digital cranial endocast of *Pseudoplohophorus absolutus* (Xenarthra, Cingulata) and its systematic and evolutionary implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2015.967853
- Tauber, A. A.; J. M. Krapovickas; H. G. Marengo & J. A. Haro. 2014. Paleontología del Cenozoico [de Córdoba]. *Relatorio del XIX Congreso Geológico Argentino, A. Geología de superficie*: 591-621.
- Teisseire, A. 1928. Contribución al Estudio de la Geología y de la Paleontología de la República Oriental del Uruguay, Región de Colonia. *Anales de la Universidad*, 37, ent. N° 122: 319-469, 27 figs., XIII láms., 2 mapas, 13 tablas. Imprenta Nacional. Montevideo. {1930. *Idem*. Edición del autor. 158 pp., 27 figs., XIII láms., 2 mapas, 13 tablas. Palacio del Libro. Montevideo.}
- Tejada, J.; D. Báez; J. Gamarra & R. Salas-Gismondi. 2009. Los mamíferos del Mioceno y Plioceno de Espinar (Cusco): expedición y resultados preliminares del proyecto. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 38 (2): 359-364.
- Torcelli, A. J. (Dir.). 1913. *Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino*. Volumen I: Vida y obras del sabio. 391 pp. Taller de impresiones oficiales. La Plata.
- Toriño, P. & D. Perea. 2008a. Tertiary Glyptodontids from Uruguay. I: Glyptatelinae, Doedicurinae and Glyptodontinae. *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Libro de resúmenes*: 250. Neuquén, Patagonia Argentina. [22-25 de setiembre, 2008]
- Toriño, P. & D. Perea. 2008b. Tertiary Glyptodontids from Uruguay. II: The Hoplophorinae case and final considerations. *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Libro de resúmenes*: 251. Neuquén, Patagonia Argentina. [22-25 de setiembre, 2008]
- Toriño, P. & D. Perea. 2013. Nuevos aportes a la sistemática de los "Plohophorini" de Uruguay (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae). *Ameghiniana*, Tomo 50 (Núm. 4), Suplemento 2013-Resúmenes, XXVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados: R32.
- Toriño, P.; D. Perea; G. Lecuona & A. Batista. 2008a. El género *Pseudoplohophorus* (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). Nuevos hallazgos y consideraciones sistemáticas. *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Libro de resúmenes*: 252. Neuquén, Patagonia Argentina. [22-25 de setiembre, 2008]

- Toriño, P.; D. Perea; A. Batista & G. Lecuona. 2008b. El género *Pseudoplohophorus* (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae) del Mioceno Tardío de Uruguay. *IX Jornadas de Zoología del Uruguay* [libro de resúmenes]: 74. Montevideo. [10-13 de diciembre, 2008]
- Toriño, P.; D. Perea & C. Oliva. 2014. Análisis multivariado de tubos caudales de “Plohophorini” de Uruguay (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): Implicancias sistemáticas. *Ameghiniana*, Tomo 51 (Núm. 6), Suplemento 2014-Resúmenes, XXVIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados: 21-22.
- Trouessart, E. L. 1898. *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium*. Nova editio (prima completa) Fasciculus V. Sirenia, Cetacea, Edentata, Marsupialia, Allotheria, Monotremata: 999-1264. R. Friedländer & Sohn. Berolini.
- Trouessart, E. L. 1905. *Idem*. Quinquennale supplementum (3-4): 547-929. Friedländer & Sohn. Berolini.
- Verde, M. & D. Perea. 1992. Mamíferos “Mesopotamienses” (Xenarthra, Litopterna y Cetacea) (Mioceno Superior) de la Bahía de Colonia, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay. Actas de las III Jornadas de Zoología del Uruguay*, Vol. 7 (2ª época): 31-32. Montevideo. [21-26 de setiembre, 1992]
- Vilardebó, T. M. & B. Berro. 1838. Informe presentado a la Comisión de Biblioteca y Museo por los miembros de ella, don Bernardo Berro y don Teodoro M. Vilardebó, sobre el reciente descubrimiento de un animal fósil en el Partido de la Piedra Sola, Departamento del Canelón. *Diario “El Universal”*, N^{os} 2551: 2; 2552: 2; 2553: 2-3; 2555: 2-3. Montevideo. [31 de marzo, 2, 3 y 5 de abril, 1838]. {1939. *Idem*. En: R. Schiaffino. Vida y Obra de Teodoro M. Vilardebó (1803-1857) Médico y Naturalista. Higienista e Historiador. *Revista del Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay*, Tomo XV: pp. 395-408. Imprenta “El Siglo Ilustrado”. Montevideo.}.
- Vinacci Thul, E. L. 1939. *Estudio comparativo del esqueleto apendicular de Glyptodontia*. Tesis de doctorado. 90 pp., 12 Figs. Tesis N^o 9. Instituto del Museo de La Plata. Inédito.
- Vinacci Thul, E. L. 1943. Nomenclatura de los dedos de la mano de “Glyptodon”. *Physis. Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales*, Tomo XIX (N^o 53): 391-401.
- Weber, M. & O. Abel. 1928. *Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia 2: Systematischer Teil*. xxiv + 898 pp., 573 figs. G. Fischer, Jena.
- Zamorano, M. 2012. *Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y Evolución*. Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales. vii + 253 pp. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. [inédito]
- Zamorano, M. & D. Brandoni. 2013. Phylogenetic analysis of the Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae), with remarks on their temporal distribution. *Alcheringa*, 37: 442–451.
- Zamorano, M.; M. De los Reyes; D. G. Poiré & G. J. Scillato-Yané. 2015. Primer registro fehaciente de *Nopachtus coagmentatus* (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) en la región Pampeana, Argentina. Contexto estratigráfico. *Estudios Geológicos*, 71 (1): 1-7. e027. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41808.339>.

- Zamorano, M. & G. Scillato-Yané. 2011. Nueva y más reciente especie de *Plohophorus* Ameghino (Xenarthra, Glyptodontidae) del Marplatense Inferior (Barrancalobense, Plioceno Tardío), de Barranca de los Lobos (provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana*, Tomo 48 (2): 399-404.
- Zamorano, M.; G. J. Scillato-Yané; L. R. González Ruíz & A. Zurita. 2011. Revisión de los géneros *Nopachus* Ameghino y *Phlyctaenopyga* Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del Mioceno tardío y Plioceno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.*, 13 (1): 59-68.
- Zamorano, M.; G. J. Scillato-Yané & A. E. Zurita. 2014. Revisión del género *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae). *Revista del Museo de La Plata. Sección Paleontología*, 14 (72): 1-46.
- Zittel, K. A. 1894. *Traité de Paléontologie. Partie I, Paléozoologie*, Tome IV, Vertebrata (Mammalia). XI + 806 pp., 591 figs. Octave Doin, Éditeur. Paris. – R. Oldenbourg, Éditeur. Munich & Leipzig.
- Zurita, A. E. 2007a. *Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno Tardío-Holoceno Temprano). Importancia Bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental*. Trabajo de Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (Universidad Nacional del La Plata). La Plata. x + 363 pp., 24 láms., 46 figs., 2 cuadros, 5 mapas, 10 tablas. Inédito.
- Zurita, A. E. 2007b. Los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae) del "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno) del noroeste de la Argentina: sistemática, paleobiogeografía y paleoambientes. *Ameghiniana*, Tomo 44, No 2: 257-269. [30 de junio, 2007]
- Zurita, A. E. & S. A. Aramayo. 2007. New Remains of *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Cabrera) (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae): description and implications for its taxonomic status. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, volume 113 (no. 1): 57-66. [marzo, 2007]
- Zurita, A. E.; A. A. Carlini & G. J. Scillato-Yané. 2009. Paleobiogeography, biostratigraphy and systematics of the Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontoidea, Hoplophorinae) from the Ensenadan Stage (early Pleistocene to early-middle Pleistocene). En: E. P. Tonni; J. Rabassa & A. Carlini (Eds.). *The Ensenadan Age/Stage in Southern South America. Quaternary International*, Vol. 210: 82-92. [1 de diciembre, 2009]
- Zurita, A.; E. V. Oliveira; P. Toriño; S. M. Rodríguez-Bualó; G. J. Scillato-Yané; C. A. Luna & J. M. Krapovickas. 2011a. On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paléontologie*, Vol. 97 (N° 1-2): 63-83.
- Zurita, A. E.; A. C. Scarano; A. A. Carlini; G. J. Scillato-Yané & E. Soibelzon. 2011b. *Neosclerocalyptus* spp. (Cingulata: Glyptodontidae: Hoplophorini): cranial morphology and palaeoenvironments along the changing Quaternary. *Journal of Natural History*, Vol. 45, Nos. 15-16: 893-914. [abril, 2011]
- Zurita A. E.; G. J. Scillato-Yané & A. Mones. 2006. Aspectos nomenclaturales de los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): el caso de *Sclerocalyptus* Ameghino, *Hoplophorus* Lund y la tribu Sclerocalyptini. *9º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Resúmenes*: 115. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba.

Anexo I: Tablas

TABLA I. MATRIZ DE MEDIDAS CRANEANAS.

En rosado: "Plohophorini" de Uruguay (en rojo se indican los ejemplares no utilizados para los análisis cuantitativos).

En verde: "Plohophorini" de Argentina. En azul: "Hoplophorini" de Argentina. Los asteriscos (*) indican ejemplares tipo. Las cifras en cursiva indican medidas aproximadas, los guiones (–) medidas que no pudieron ser tomadas, ambas por deterioro del ejemplar. Véase referencias de las medidas en Fig. 7 (pág. 25).

	L-tot	L-bas	L-pal	A-coa	A-occ	A-caj	E-pos	A-bicig	A-interor	A-rost	A-nas	A-bicond
<i>P. benvenutii</i> * (CC-MUFCA 1388 ¹)	226	220	–	25	65	88	52	159	81	71	–	60
<i>P. absolutus</i> * (FC-DPV 475, 595)	228,7	210	165,7	28,5	78,6	85,5	61,4	160	90,7	72	58,4	68,5
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (FC-DPV 583)	–	–	–	24,4	–	–	–	–	–	–	–	66,9
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL-4)	225	202	155	28	89,9	74	68	146,1	85,9	65,3	39	64,9
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CLRC 258)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MMC s/n)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ploh. figuratus</i> * (MLP 16-153)	– ²	– ²	– ²	19	99,2	70,6	70	180	99,5	–	–	68,9
<i>Ploh. figuratus</i> (MACN-Pv 7844)	220	199	146	25	74,5	78	61,5	157	81	–	57,5	62,5
<i>Phyc. ameghini</i> (MLP 29-X-10-1)	242	–	172	25	99	97	90	189	110	83	82	85
<i>S. compressidens</i> (MLP 29-X-8-1)	260	225	161	18	71	71,4	60	162	68	86	50	62
<i>E. proximus</i> (MLP 29-X-10-24)	209	–	–	22	81	74	54	130	71	–	–	58
<i>E. proximus</i> (MLP 31-XI-12-19)	217	196,5	157	24,2	82	74,7	62	168	77,2	73	56	58
<i>E. proximus</i> (MACN-Pv 4853 <i>E. lilloi</i> *)	208	190	151,5	22,5	73,5	76	59	138	79,5	–	53,5	57
<i>E. tapinocephalus</i> * (MLP 37-III-7-7)	208	190	145	25	72	75	57	140	76	68	54	–

Tabla I (continuación).

	A-bimast	A-palM8	A-palM5	E-psub	Al-coa	Al-occ	Al-M8-cresta	Al-nar	fuentes
<i>P. benvenutii</i> * (CC-MUFCA 1388 ¹)	102	35	23	–	28	–	–	–	Castellanos (1954); Perea (1993, 2005)
<i>P. absolutus</i> * (FC-DPV 475, 595)	109,4	29,4	24,3	23	27,5	52,5	111,3	32,2	Perea (1993, 2005)
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (FC-DPV 583)	99,3	26,8	–	–	–	–	–	–	Este trabajo
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL-4)	101,3	27,7	28,3	22	25,5	63,5	113,7	38,5	Este trabajo
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CLRC 258)	–	–	–	30,9	–	–	–	–	Este trabajo
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MMC s/n)	–	30	23,5	–	–	–	–	–	Este trabajo
<i>Ploh. figuratus</i> * (MLP 16-153)	117,4	30,9	31,9	21	30	67	120,5	–	Este trabajo
<i>Ploh. figuratus</i> (MACN-Pv 7844)	126	33	29,5	20,5	32,5	63,5	109	41,5	Perea (1993, 2005)
<i>Phyc. ameghini</i> (MLP 29-X-10-1)	122	32	29	30	46	47	–	43	Cabrera (1944); Perea (1993, 2005)
<i>S. compressidens</i> (MLP 29-X-8-1)	96	30	27	19	34	54	121,5	38,5	Cabrera (1944); Perea (1993, 2005)
<i>E. proximus</i> (MLP 29-X-10-24)	98	–	24	8	36,5	48	123	–	Cabrera (1944); Perea (1993, 2005)
<i>E. proximus</i> (MLP 31-XI-12-19)	98	30	26,5	16	27	45	104	–	Cabrera (1944); Perea (1993, 2005)
<i>E. proximus</i> (MACN-Pv 4853 <i>E. lilloi</i> *)	94	28	26	10,5	29,5	67,5	106	28,5	Cabrera (1944); Perea (1993, 2005)
<i>E. tapinocephalus</i> * (MLP 37-III-7-7)	103	24,5	24,5	19	23	43	104	35,5	Cabrera (1939); Perea (1993, 2005)

¹Ex MMC 888.

²Medida no disponible por encontrarse la región nasal artificialmente reconstruida.

TABLA II. PRINCIPALES ESTADÍSTICOS PARA CADA UNA DE LAS VARIABLES CRANEANAS.

Véase referencias de las medidas en Fig. 7 (pág. 25).

	L-tot	L-bas	L-pal	A-coa	A-occ	A-caj	E-pos	A-bicig	A-interor	A-rost
N	10	8	8	11	11	11	11	11	11	7
Min	208	190	145	18	65	70,6	52	130	68	65,3
Max	260	225	172	28,5	99,2	97	90	189	110	86
Sum	2243,7	1632,5	1253,2	262,2	885,7	864,2	694,9	1729,1	919,8	518,3
Mean	224,37	204,0625	156,65	23,83636	80,51818	78,56364	63,17273	157,1909	83,61818	74,04286
Std. error	5,215065	4,648769	3,313824	0,9874	3,403416	2,464227	3,121016	5,401523	3,737569	2,889542
Variance	271,969	172,8884	87,85143	10,72455	127,4156	66,79655	107,1482	320,9409	153,6636	58,44619
Stand. dev	16,49148	13,1487	9,372909	3,274835	11,28785	8,172915	10,35124	17,91482	12,39611	7,645011
Median	222,5	200,5	156	25	78,6	75	61,4	159	81	72
25 prcnil	208,75	191,625	147,375	22	72	74	57	140	76	68
75 prcnil	232,025	217,5	164,525	25	89,9	85,5	68	168	90,7	83
Skewness	1,17391	0,6119354	0,349338	-0,4891031	0,6691467	1,401004	1,897634	0,2516418	1,033283	0,7840461
Kurtosis	1,300466	-0,9989374	-0,6983908	-0,1770953	-0,5366344	1,328101	4,539916	-0,4405949	0,8092655	-0,7334487
Geom. mean	223,8464	203,6983	156,4066	23,62065	79,8258	78,20332	62,49843	156,2682	82,83498	73,71552
Coeff. var	7,350128	6,443469	5,983345	13,73882	14,01901	10,40292	16,38562	11,39686	14,82466	10,32512

Tabla II (continuación).

	A-nas	A-bicond	A-bimast	A-palM8	A-palM5	E-psub	Al-coa	Al-occ	Al-M8-cresta	Al-nar
N	8	10	11	10	11	10	11	10	9	7
Min	39	57	94	24,5	23	8	23	43	104	28,5
Max	82	85	126	35	31,9	30	46	67,5	123	43
Sum	450,4	644,8	1167,1	300,5	294	189	339,5	551	1013	257,7
Mean	56,3	64,48	106,1	30,05	26,72727	18,9	30,86364	55,1	112,5556	36,81429
Std. error	4,264764	2,639478	3,325521	0,9350282	0,8252923	1,984383	1,909416	2,997962	2,519651	1,939861
Variance	145,5057	69,66844	121,65	8,742778	7,492182	39,37778	40,10455	89,87778	57,13778	26,34143
Stand. dev	12,06257	8,346763	11,02951	2,956819	2,737185	6,275172	6,332815	9,480389	7,558953	5,13239
Median	55	62,25	102	30	26,5	19,75	29,5	53,25	111,3	38,5
25 prcnil	50,875	58	98	27,925	24,3	14,625	27	46,5	105	32,2
75 prcnil	58,175	68,6	117,4	32,25	29	22,25	34	64,375	121	41,5
Skewness	1,25058	1,842944	0,8476203	-0,2032657	0,4622533	-0,2430505	1,404838	0,173933	0,2890128	-0,5628473
Kurtosis	3,642441	3,982051	-0,7162686	0,4812127	-0,5224484	0,551467	2,52183	-1,843125	-1,698971	-0,559496
Geom. mean	55,25328	64,04316	105,6002	29,91634	26,60219	17,78751	30,3356	54,36882	112,3318	36,4918
Coeff. var	21,42553	12,94473	10,39539	9,839663	10,24117	33,20197	20,51869	17,20579	6,715753	13,9413

TABLA III. VARIANZA EXPLICADA POR LOS COMPONENTES PRINCIPALES EN EL ANÁLISIS DE VARIABLES CRANEANAS.

Se adjunta gráfico ilustrando la preponderancia de los primeros dos componentes sobre los demás.

Componente Principal	% de varianza
1	50,488
2	21,365
3	8,4848
4	5,5506
5	4,2795
6	3,7674
7	2,9451
8	2,3126
9	0,68267
10	0,12486

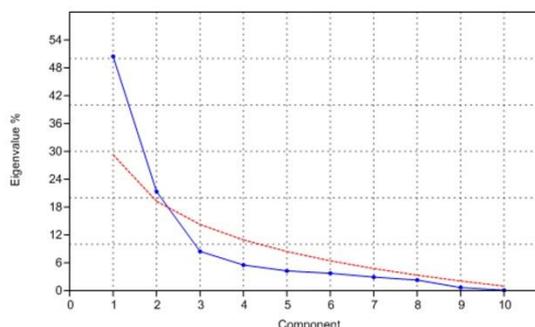


TABLA IV. MEDIDAS MANDIBULARES.

Las cifras en cursiva indican medidas aproximadas, los signos de interrogación (?) medidas que no pudieron ser tomadas, ambas por deterioro del ejemplar. Véase referencias de las medidas en Fig. 8 (pág. 27).

		L-máx	L-serie	L-pred	L-sinf	L-rama	Al-rama m1	Al-rama m4-5	Al-rama	Al-rama m8	fuerate
<i>P. absolutus</i> (holotipo, FC-DPV 475, 595)	izq	196 ²	135	?	69,7	95	41,1	54,4	156	53	Este trabajo
	der	?	135,6	29,4	72,2	?	37,6	57	?	50,7	
<i>P. absolutus</i> (paratipo, FC-DPV 1084)	der	208	133,1 ³	22,5	77,4	89,3	?	45,4	?	43,4	Este trabajo
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (FC-DPV 583)	izq	?	?	?	?	88,5 ¹	?	48,3	?	49	Este trabajo
	der	182 ¹	128	19,9	75,8	86,4 ¹	40,4	54,5	?	49,3	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MMC s/n)	der	198,8	131,3	16,4	87,4	87	41	59,2	160 ⁴	59,7 ⁴	Este trabajo

¹Medida aproximada, por encontrarse el proceso angular artificialmente reconstruido.

²Medida aproximada, por encontrarse el borde anterior roto.

³Medida aproximada, por encontrarse el borde anterior pegado.

⁴Medida aproximada, por encontrarse la base de la mandíbula artificialmente reconstruida.

TABLA V. MEDIDAS DENTALES.

Se indica longitud/ancho para cada molariforme (ancho tomado a nivel del lóbulo medio). Las cifras en cursiva indican medidas aproximadas, los signos de interrogación (?) medidas que no pudieron ser tomadas, ambas por deterioro de la pieza dental.

Dentición superior

		M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	fuerate
<i>S. scavinoi</i> (lectotipo, CC-MUFCA 1272 ¹)	izq	??	??	??	??	??	17,8/10,5	16,4/11,4	15,9/10,2	Castellanos (1954)
	der	??	??	??	??	??	??	18,2/10,8	15,5/10,5	
<i>P. benvenuti</i> (holotipo, CC-MUFCA 1388 ²)	izq	7/6.	??	??	17,7/9,3	18,2/10,5	17,7/10,4	17,9/11,8	16,5/10	Castellanos (1954)
	der	??	12/6.	??	19/9,5	20/11.	19/10,6	17,7/11,8	??	
<i>P. absolutus</i> (holotipo, FC-DPV 475, 595)	izq	??	??	??	??	??	18,5/10,8	17/11,9	14,8/9,3	Este trabajo
	der	??	??	??	??	18/10,5	??	??	15,6/9	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL 4)	izq	6/5.	12,5/5,5	??	17,5/9	18,5/11	??	??	15/11.	Este trabajo
	der	7/5,5	12/4,5	16/6.	17/9.	18/11.	18/10.	18/10.	??	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (FC-DPV 583)	izq	??	??	??	??	??	??	??/8,7	14,2/8,3	Este trabajo
	der	??	??	??	??	??	??	15/9.	14,2/8,3	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MMC s/n)	izq	??	13,5/5,5	16./8	??	??	16/10,5	17,5/10	16./10	Este trabajo
	der	5/5.	12/6,5	17,9/8	??	18/9,1	17,5/11,1	16,8/10	16,4/11,2	

¹Ex MPAB 2189.

²Ex MMC 888.

Dentición inferior

		m1	m2	m3	m4	m5	m6	m7	m8	fuerate
<i>P. absolutus</i> (holotipo, FC-DPV 475, 595)	izq	5,2/4,8	11,1/5	15,9/7	15,2/8,3	17/9,2	20/9,9	17,2/10,3	19/11,2	Este trabajo
	der	4,5/5	10,9/5,3	15,9/7,4	15/7,5	??	??	18,3/10	18,3/10	
<i>P. absolutus</i> (paratipo, FC-DPV 1084)	der	7,2/5,3	??	??	??	??	12,8/9,1	12/10.	13/9,5	Este trabajo
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (FC-DPV 583)	izq	??	??	??	??	??	16,5/8,7	16,5/8,5	15,8/8,3	Este trabajo
	der	??	??	??	??	14,5/8,2	??/8,6	15,5/9,1	14,1/8,2	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MMC s/n)	der	5,2/5,2	10,5/6,3	18/6,6	16,9/8,4	16,3/10	18,3/11	17,9/10,5	17,9/11	Este trabajo

TABLA VI. MEDIDAS DEL MIEMBRO ANTERIOR.

Las cifras en cursiva indican medidas aproximadas, los signos de interrogación (?) medidas que no pudieron ser tomadas, ambas por deterioro del ejemplar. Véase referencias de las medidas en Fig. 9 (pág. 30).

HÚMERO

		L. máx	L. bor ant V	L. bor post V	A. epif prox	A. epif dist	A. máx V
<i>S. scavinoi</i> (paralectotipo, CC-MUFCA 1273 ¹)	izq	?	?	?	?	42	?
<i>P. rebuffoi</i> (holotipo, MMC 880)	der	204	91,4	97,2	53	68,9	42,9
<i>P. absolutus</i> (holotipo, FC-DPV 475, 595)	izq	202 ²	91	?	55,3	?	?
<i>P. absolutus</i> (paratipo, FC-DPV 1084)	izq	199	89,3 ³	?	?	63,9	?

Tabla VI (continuación).

		D. trans diaf	D. a-p cab	D. trans cab	fuelle
<i>S. scavinoi</i> (paralectotipo, CC-MUFCA 1273 ¹)	izq	30	?	?	Kraglievich (1932); este trabajo
<i>P. rebuffoi</i> (holotipo, MMC 880)	der	25,4	50	48,5	Este trabajo
<i>P. absolutus</i> (holotipo, FC-DPV 475, 595)	izq	20,2	43,9	39,7	Este trabajo
<i>P. absolutus</i> (paratipo, FC-DPV 1084)	izq	21,3	?	36 ⁴	Este trabajo

¹Ex MPAB 2314.

²Medida aproximada, por encontrarse deteriorado a nivel de la articulación distal.

³Medida aproximada, por encontrarse deteriorado este borde.

⁴Medida aproximada, por encontrarse la cabeza parcialmente deteriorada.

CÚBITO

		L. máx	D. trans mín	fuelle
<i>P. rebuffoi</i> (holotipo, MMC 880)	der	166	15,5	Este trabajo

RADIO

		L. máx	D. trans mín	fuelle
<i>P. rebuffoi</i> (holotipo, MMC 880)	der	113,2	15,8	Este trabajo

TABLA VII. MEDIDAS DEL ESCUDO CEFÁLICO.

Se indica longitud/ancho para cada una de las figuras. Las cifras en cursiva indican medidas aproximadas, los signos de interrogación (?) medidas que no pudieron ser tomadas, ambas por deterioro del ejemplar. Véase referencias de las medidas en Fig. 10 (pág. 31).

	L. máx	A. máx	Central post	Central med	Central ant	Lat-I_izq	Lat-II_izq	Lat-III_izq	Mar-I_izq
<i>P. benvenutii</i> (holotipo, MMC 888)	?	?	80/68	?/45	?	45/41	51/48	?	?
<i>P. rebuffoi</i> (holotipo, MMC 880)	?	?	85/77	48/40 (izq) y 50/48 (der) ¹	?	?	?	?	?
<i>P. absolutus</i> (holotipo, FC-DPV 475, 595)	?	?	80,9/74,6	42,9/48	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL 4)	165	127	85/109	47,1/41,8	19,9/25	32,5/27	49/40	31,4/32	37,2/22

Tabla VII (continuación).

	Mar-II_izq	Mar-III_izq	Lat-I_der	Lat-II_der	Lat-III_der	Mar-I_der	Mar-II_der	Mar-III_der	fuelle
<i>P. benvenutii</i> (holotipo, MMC 888)	?	?	43/43	?	?	?	?	?	Castellanos (1949)
<i>P. rebuffoi</i> (holotipo, MMC 880)	?	?	49/50	54/49	?	38/24	26/24	?	Castellanos (1954)
<i>P. absolutus</i> (holotipo, FC-DPV 475, 595)	?	?	49,7/34,5	?	?	?	?	?	Este trabajo
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL 4)	31,4/27	—	49,5/37	45/40	37,2/29	34,4/30	33/30	21/16	Este trabajo

¹Se trata de una figura doble.

TABLA VIII. MATRIZ DE MEDIDAS DEL TUBO CAUDAL.

En rosado: "Plohophorini" de Uruguay (en rojo se indican los ejemplares no utilizados para los análisis cuantitativos).

En verde: "Plohophorini" de Argentina. En azul: "Hoplophorini" de Argentina. Los asteriscos (*) indican ejemplares tipo. Las cifras en cursiva indican medidas aproximadas, los guiones (-) medidas que no pudieron ser tomadas, ambas por deterioro del ejemplar. Véase referencias de las medidas en Fig. 11 (pág. 32).

	L-total	L-apex-bor	L-anbasal	Dtrans-T	Dtrans-III	Dtrans-base	Ddorsen-T	Ddorsen-III	Ddorsen-base	L-cuerda	Hcurv	L-apex-III Izq	L-III-borde Izq	L-apex-III der	L-III-borde der
<i>P. orientalis</i> (Amegh.) (CMA 54)	343	291	52	59	71	90	55	70	104	205	1	161	130	178	113
<i>P. francisi</i> * (FC-DPV 5)	-	-	-	63,5	-	-	55	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. coloniensi</i> * (MNHN 1248)	-	-	-	65	-	-	54	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. berroi</i> * ² (MPAB 2257)	-	-	-	64	75	-	57	-	-	-	-	181	-	210	-
<i>P. benvenuti</i> * (MMC 888)	305	247	58	57,5	73,5	77	54	74	98	255	10	160	88	160	88
<i>P. rebuffoi</i> * (MMC 880)	-	327	-	63,5	77	-	56	75	-	300	5	200	127	-	-
<i>P. absolutus</i> * (FC-DPV 475, 595)	340	275	65	64	71	89	54,5	73	102	259	0	171	104	174	101
<i>P. compressus nov. comb.</i> * (CC-MUFCA 1266 ³)	-	-	-	65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. uncinatus nov. comb.</i> * ¹ (CC-MUFCA 1265 ³)	-	-	-	55	68	-	49	74	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. orientalis</i> (Far.) nov. comb. * (MNHN 512)	335	277	50	63,6	81,8	86	52,5	80,9	-	-	-	220	70	178	106
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (FC-DPV 541)	336,5	277	59,5	59	68,5	81	48	72	-	242	9	175	102	207	70
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL 4)	-	-	49	-	-	-	-	-	90,3	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL 5)	357	313	44	57,2	73	78	29	74	98,3	285	10	200	113	-	-
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MMC s/n)	-	350	-	75	85	-	59	77	-	305	7	216	134	215	135
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MPAC 916)	350	280	70	69,3	-	-	62	80	89	230	5	200	80	-	-
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MPAC 1600)	-	325	-	71,8	83	-	60	81,4	-	280	9	235	90	230	95
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CLRC 234)	345,7	287,3	58,4	64,3	75,3	77,9	60	84,9	100	287,3	0	215	137	200	134
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CLRC 243)	303,8	251,6	52,2	62,2	67,1	86,9	44,2	44,8	60,1	251,6	0	163,7	87,9	-	-
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CLRC 507)	-	292	-	66,42	85,1	-	59,6	76,5	-	20	5	217	73	214	72
<i>Ploh. figuratus</i> (MLP N°7)	600	550	50	72	-	?	67	-	99	308	8	-	-	-	-
<i>Ploh. figuratus</i> (MACN-Pv 5018)	500	444	56	64,8	-	128,4	54,2	-	131,1	455	15,4	-	-	-	-
<i>Ploh. coronatus</i> * (MACN-Pv 5021)	570	496,5	73,5	78,3	-	142,2	67,9	-	160	445	14,5	-	-	-	-
<i>Plohid. conterminus</i> * (MLP 92)	500	450	50	93	115	130	80	108	150	329	21	260	190	260	190
<i>C. marcalaini</i> * (MLP 37-III-7-3)	460	415	45	-	90	110	-	75	106	315	3,5	210	205	210	205
<i>C. brachyurus</i> * (MLP 37-III-7-10)	410	350	60	85	84,3	96	63,2	90	121,3	287	12,4	205	145	204	146
<i>S. compressidens</i> (MLP 29-X-8-9)	516	441	75	60	84	102	68	75	118	310	9	257	184	265	176
<i>S. compresidens</i> (MLP 29-X-10-1)	520	438	82	95	120	120	48	95	142	280	8	300	138	312	126
<i>N. pseudornatus</i> (MACN-Pv 7075)	424	375,1	48,9	69,9	86,4	107,4	62,3	69	106	320	11,2	222	152	214	160
<i>N. pseudornatus</i> (MACN-Pv 5028)	420	360,7	59,3	70,4	86,3	101	56,3	70	91,8	314	6	205	155,7	147,5	213,2
<i>E. tapinocephalus</i> (PV-UNS 260)	400	340	60	60	84	95	52	80	96	300	12,5	-	-	200	140
<i>E. proximus</i> (MACN-Pv 4853 E. illioi*)	358	305	53	55	35,3	72	48,3	64,4	85	286	3,8	154	151	151	154

Tabla VIII (continuación).

	L-T Izq	A-T Izq	L-I Izq	A-I Izq	L-II Izq	A-II Izq	L-III Izq	A-III Izq	L-T der	A-T der	L-I der	A-I der	L-II der	A-II der	L-III der	A-III der	Cr-T	Cr-III	Cr-base	FUENTES	
<i>P. orientalis</i> (Amegh.) (CMA 54)	55	43	29	34	39	35	37	24	54	44	40	35	25	34	22	187	228	313	Castellanos (1935, 1940); este trabajo		
<i>P. francisi</i> * (FC-DPV 5)	60,3	47	39,5	41	37	31	-	-	61	46	42,5	42	34,6	29	-	-	?	-	-	Mones (1970); este trabajo	
<i>P. coloniensi</i> * (MNHN 1248)	29	45	56	49	60	44	-	-	30	44	60	50	-	-	-	-	-	-	-	Castellanos (1940); este trabajo	
<i>P. berroi</i> * ² (MPAB 2257)	54	42	48	42	44	37	41	31	66	45	59	42	49	32	34	25	190	-	-	Castellanos (1940)	
<i>P. benvenuti</i> * (MMC 888)	49	40	47	35	36	25	33	21	48	38	42	34	36	25	33	21	195	234	285	Castellanos (1949); este trabajo	
<i>P. rebuffoi</i> * (MMC 880)	57	47	55	42	46	31	39	25	58	46	-	-	-	-	-	-	200	245	-	Castellanos (1954); este trabajo	
<i>P. absolutus</i> * (FC-DPV 475, 595)	58	41	-	-	49	29	38	23	59	40	-	-	42,5	29	37	24	222	256	334	Perez (2005); este trabajo	
<i>P. compressus nov. comb.</i> * ¹ (CC-MUFCA 1266 ³)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Castellanos (1940)	
<i>P. uncinatus nov. comb.</i> * ¹ (CC-MUFCA 1265 ³)	-	-	51	37	41	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	169	228	-	Castellanos (1940)	
<i>P. orientalis</i> (Far.) nov. comb. * (MNHN 512)	64,3	43,4	54,4	33,9	39,1	25,2	28,7	20,2	59	42,5	33,9	37,6	29,4	39,4	25,4	184	236	-	-	Fariña (1981); este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (FC-DPV 541)	58	43	48	38,5	37	32	30	30	61	45	59	38	43,5	28	34	23	208	252	280	Este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL 4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CGL 5)	50	44	49,5	28	42,1	20,9	34,5	17,5	46	37	-	-	-	-	-	-	165	235	294	Este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MMC s/n)	65	47,5	52	34	48	27,5	40	23	60	47	55	37	47,5	30	38	21	222	266	-	Este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MPAC 916)	66	49,3	54,2	38,3	42,2	32,4	38	23	64	50	52,2	41	-	-	-	-	222	-	-	Este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (MPAC 1600)	65,5	48,5	61,4	48,8	51	32	41,4	27	67	52	65	41,1	52,5	32,5	43	28,2	223	264	-	Este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CLRC 234)	61,5	45	48,8	43,8	39	34,5	37	29,4	62	-	55,1	-	38,8	30,8	38,8	27,8	207	266	306	Este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CLRC 243)	48,3	41,6	50,2	33,8	-	-	-	-	49,7	38,9	46,7	34,3	-	-	-	-	185,2	193,3	242,7	Este trabajo	
<i>Pseudoplohophorus</i> sp. (CLRC 507)	58,3	48,9	58,5	46,3	50,2	35,5	43	28,5	62,8	50,5	63,5	44	45	29	42	28,5	212	261	-	Este trabajo	
<i>Ploh. figuratus</i> (MLP N°7)	65	45	43	28	34	22	-	-	65	45	43	28	34	22	-	-	233	-	435	Castellanos (1928)	
<i>Ploh. figuratus</i> (MACN-Pv 5018)	55	46,4	40,4	34,8	29,9	21	-	-	57	47	36,3	31,5	27,3	19,7	-	-	240	-	405	Este trabajo	
<i>Ploh. coronatus</i> * (MACN-Pv 5021)	58,8	52,5	53,5	43,2	33,9	21,5	-	-	64	54	56,9	40,8	36	19,4	-	-	241	-	474	Castellanos (1928); este trabajo	
<i>Plohid. conterminus</i> * (MLP 92)	95	67	68,5	50,5	54	42,5	52	39,5	61	67	68,5	50,5	54	42,5	52	39,5	269	342	427	Castellanos (1928)	
<i>C. marcalaini</i> * (MLP 37-III-7-3)	-	-	-	-	54,3	39,6	45	34,3	-	-	-	51	40,3	47	36,5	-	-	262	338	-	Cabrera (1939); este trabajo
<i>C. brachyurus</i> * (MLP 37-III-7-10)	54	42,4	43	32,6	-	-	40,4	27,2	70,2	49,7	-	-	-	-	-	-	258	283	348	Cabrera (1939); este trabajo	
<i>S. compressidens</i> (MLP 29-X-8-9)	63	?	75	?	62	?	57	?	65	39	78	35	60	28	55	24	?	?	?	Cabrera (1944)	
<i>Phyc. ameghini</i> (MLP 29-X-10-1)	114	?	?	?	?	?	?	?	99	58	94	57	66	45	53	38	?	?	?	Cabrera (1944)	
<i>N. pseudornatus</i> (MACN-Pv 7075)	66,9	47	56,1	36,4	40,3	27,2	35	25,6	65,9	48,8	51,4	39,8	42,2	30,9	34,8	25	212	250	330	Castellanos (1925); Zurita (2007a); este trabajo	
<i>N. pseudornatus</i> (MACN-Pv 5028)	66	46,5	60,5	40,4	37,2	28,9	40	29	62,5	45,5	56,5	43,5	46	33	42,5	30	199	242	310	Este trabajo	
<i>E. tapinocephalus</i> (PV-UNS 260)	42	?	-	-	-	-	-	-	50	47,5	50	42,5	50	40	45	32,5	176,5	257,5	300,5	Zurita (2007a) y Oliva com. pers.	
<i>E. proximus</i> (MACN-Pv 4853 E. illioi*)	51,4	35,3	36,3	26,3	35	24,4	29,4	22,4	65	38,3	43,4	25	35,9	20,4	35,3	19,8	158	200	255	Zurita (2007a); este trabajo	

¹Se excluyen las medidas dadas por el autor del taxón que involucran a la parte reconstruida

²Ex MPAB 2741.

³Ex MPAB s/n.

TABLA IX. PRINCIPALES ESTADÍSTICOS PARA CADA UNA DE LAS VARIABLES DEL TUBO CAUDAL.

Se adiciona a la tabla anterior la variable *dif. L-apex-III* (véase texto para más detalles).

	L-total	L-apex-bor	L-anbasal	Dtrans-T	Dtrans-III	Dtrans-base	Ddorven-T	Ddorven-III	Ddorven-base	L-cuerda	Hcurv	L-apex-III_izq	L-III-borde_izq	L-apex-III_der	L-III-borde_der	dif. L-apex-III
N	21	25	21	25	25	19	25	26	60,1	24	24	26	25	25	24	19
Min	303,8	247	44	55	35,3	72	29	44,8	19	200	0	150	70	147,5	70	0
Max	600	550	82	95	120	142,2	80	108	160	455	21	300	385	312	385	42
Sum	8694	8758,2	1221,8	1707,22	2055,1	1869,8	1417	2014,3	2057,6	7048,9	185,3	5225,7	3804,1	5007	3739,2	179
Mean	414	350,328	58,18095	68,2888	82,204	98,41053	56,68	77,47308	108,2947	293,7042	7,720833	200,9885	152,164	200,28	155,8	9,421053
Std. error	19,50355	16,23725	2,20827	2,100822	3,184674	4,612207	1,935157	2,209724	5,520507	12,10151	1,085877	7,086095	15,78322	7,614081	16,21042	2,562169
Variance	7988,159	6591,205	102,4056	110,3363	253,5537	404,1765	93,62083	126,9548	579,0439	3514,72	28,29911	1305,531	6227,753	1449,356	6306,669	124,7295
Stand. dev	89,3765	81,18623	10,11957	10,50411	15,92337	20,10414	9,675786	11,26742	24,06333	59,28507	5,319691	36,13214	78,91612	38,07041	79,41454	11,16824
Median	400	327	58	64,8	84	95	56	75,75	102	287,15	8	200	137	200	134,5	5
25 prcntil	341,5	283,65	50	60	73,25	81	52,25	72,75	96	256	4,1	167,25	96	176	102,25	2,5
75 prcntil	500	426,5	62,5	71,9	87,2	110	62,15	81,8	121,3	313	10,9	217,75	169,85	214	186,5	15
Skewness	0,6621812	0,8581977	0,8354727	1,24701	-0,2108319	0,7588523	-0,395677	-0,03430218	0,5441254	1,28614	0,4245031	0,7995136	1,719306	1,104287	1,552431	1,900559
Kurtosis	-0,7402208	-0,04369132	0,1859345	1,244272	3,461041	-0,2871802	2,519397	3,511238	0,5310068	2,840321	0,2901833	0,8704313	2,791382	2,028092	2,220068	3,541645
Geom. mean	405,3238	341,9949	57,3922	67,58132	80,49299	96,5816	55,79042	76,63433	105,7881	288,4871	0	198,0257	137,2861	197,0724	140,5208	0
Coeff. var	21,58853	23,17435	17,39326	15,38189	19,37055	20,42885	17,0709	14,54366	22,22022	20,1853	68,90048	17,97722	51,86254	19,00859	50,9721	118,5455

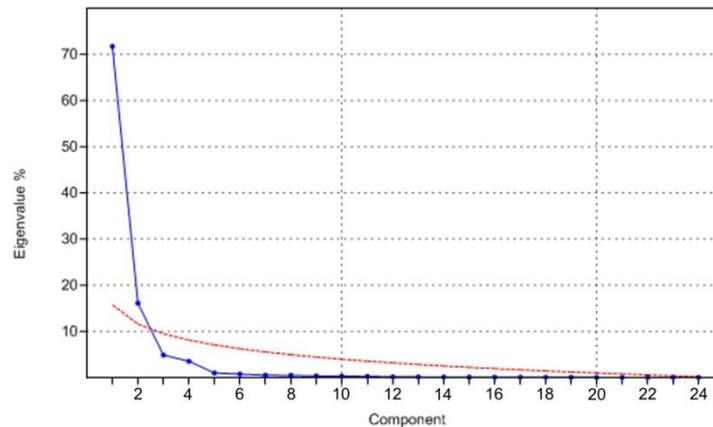
Tabla IX (continuación).

	L-T_izq	A-T_izq	L-I_izq	A-I_izq	L-II_izq	A-II_izq	L-III_izq	A-III_izq	L-T_der	A-T_der	L-I_der	A-I_der	L-II_der	A-II_der	L-III_der	A-III_der	Cir-T	Cir-III	Cir-base
N	25	25	24	24	24	24	25	25	25	25	24	24	24	24	25	25	23	23	17
Min	42	35,3	29	24	29,9	20,9	20	12	46	37	36,3	25	27,3	19,4	12	158	193,3	242,7	
Max	114	67	94	57	66	45	57	39,5	99	67	94	57	66	45	55	39,5	269	360	474
Sum	1548	1150,8	1287,3	911,1	1067,2	733,1	962,6	638,2	1567,1	1160,7	1307,1	917,3	1056,1	716,2	971,6	631,1	4818,7	5932,8	5677,2
Mean	61,92	46,032	53,6375	37,9625	44,46667	30,54583	38,504	25,528	62,684	46,428	54,4625	38,22083	44,00417	29,84167	38,864	25,244	209,5087	257,9478	333,9529
Std. error	2,927633	1,267053	2,667639	1,593849	1,892449	1,389192	1,684889	1,289063	2,315503	1,355637	2,668141	1,467535	1,782356	1,416759	1,645022	1,346923	5,631774	7,598143	15,82718
Variance	214,2758	40,1356	170,7911	60,96853	85,95275	46,3165	70,97123	41,5421	134,0389	45,94377	170,8555	51,68781	76,24303	48,17297	67,6524	45,35507	729,4881	1327,831	4258,494
Stand. dev	14,63816	6,335266	13,06871	7,808235	9,271071	6,805623	8,424443	6,445316	11,57752	6,778183	13,07117	7,189423	8,731725	6,940675	8,225108	6,734617	27,00904	36,43941	65,25714
Median	58,8	45	52,75	37,35	42,15	30	38	25	62	45,5	53,6	38,5	43	29,2	38,8	25	210	257,5	313
25 prcntil	54,5	42,2	47,25	33,825	37,05	25,05	33,5	21,7	57,5	41,25	43,1	33,925	36,4	25,75	34,25	21	187	236	289,5
75 prcntil	65,25	48	58,875	43,025	50,8	34,875	44	29,2	65	49,85	60,5	42,375	49,375	32,475	43	28,35	223	266	376,5
Skewness	2,32343	1,61545	1,152261	0,3733331	0,6039006	0,4269017	0,175626	0,2648886	1,69485	1,14352	1,318707	0,5073335	0,6119606	0,4851082	-0,1574829	0,3223346	0,1015689	1,177533	0,8342819
Kurtosis	6,864254	4,377734	3,219367	0,2942468	-0,1768977	-0,473323	0,3771195	0,2666499	4,247022	2,352121	2,489557	0,9444863	0,7227065	0,03103958	0,6523712	0,2471352	-0,06409043	2,958752	-0,05766192
Geom. mean	60,5965	45,65332	52,21333	37,19328	43,57728	29,83237	37,58245	24,71464	61,78402	45,9856	53,12738	37,58133	43,19597	29,08016	37,94819	24,3501	207,8277	255,644	328,3326
Coeff. var	23,64045	13,76274	24,36487	20,56828	20,84948	22,28004	21,8794	25,24803	18,46965	14,59934	24,00031	18,81022	19,84295	23,25834	21,16382	26,67809	12,89161	14,12666	19,54082

TABLA X. VARIANZA EXPLICADA POR LOS COMPONENTES PRINCIPALES EN EL ANÁLISIS DE VARIABLES DEL TUBO CAUDAL.

Se adjunta gráfico ilustrando la preponderancia de los primeros dos componentes sobre los demás.

Componente Principal	% de varianza
1	71,747
2	16,086
3	4,8294
4	3,5013
5	0,96533
6	0,71459
7	0,46857
8	0,44003
9	0,31533
10	0,26618
11	0,22422
12	0,11448
13	0,087516
14	0,068149
15	0,050979
16	0,039407
17	0,028527
18	0,022873
19	0,016172
20	0,0094873
21	0,001213
22	0,00028503
23	-0,00083213
24	-0,0016651



Anexo II: Lista de materiales citados

Procedentes de Uruguay:

CC-MUFCA 39: Calcotipo de *Pseudoplohophorus compressus* (CASTELLANOS, 1940) *NOV. COMB.*

CC-MUFCA 1265, extraviado (ex MPAB s/n). Fragmento distal de tubo caudal reconstruido. Holotipo de *Pseudoplohophorus uncinatus* (CASTELLANOS, 1940) *NOV. COMB.* Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José), colectado rodado. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CC-MUFCA 1266, extraviado (ex MPAB 2741). Fragmento distal de tubo caudal reconstruido. Holotipo de *Pseudoplohophorus compressus* (CASTELLANOS, 1940) *NOV. COMB.* Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José), colectado rodado. ?Fm. Camacho (piso/edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CC-MUFCA 1268 (ex MPAB 2306): Dos placas de coraza articuladas. Paratipo de *Pseudoplohophorus gracilis* (CASTELLANOS, 1940) *NOV. COMB.* Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1269 (ex MPAB 2143): Fragmento de coraza formado por 9 placas articuladas. Paratipo de *Pseudoplohophorus gracilis* (CASTELLANOS, 1940) *NOV. COMB.* Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1270 (ex MPAB 2158): 4 placas sueltas de anillo caudal. Paratipo de *Pseudoplohophorus gracilis* (CASTELLANOS, 1940) *NOV. COMB.* Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1271 (ex MPAB 2312): 23 placas de caparazón, incluyendo algunas articuladas en pares y un grupo de 4 articuladas. Paratipo de *Pseudoplohophorus gracilis* (CASTELLANOS, 1940) *NOV. COMB.* Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José, Uruguay). Otras placas de la coraza (formado un total de más de 100), 20 fragmentos de huesos largos y parte de una hipapófisis caudal mencionados por Castellanos (1940), y "fragmentos de fémur" mencionados en el catálogo de Alejandro Berro (pág. 90, MPAB) no han sido encontrados en ninguna de estas colecciones. Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1273 (ex MPAB 2314): Pequeño fragmento de coraza, placas sueltas, fragmento distal de húmero izquierdo, fragmento proximal de ulna izquierda, fragmento distal de ulna izquierda, fragmento de anillo caudal. Paralectotipo de *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932 (designado por Castellanos, 1940 como "paratipo"). Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado *in situ* [excepto la porción distal de húmero izquierdo]. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1274 (ex MPAB 2166): Placa dorsal aislada. Asignada a *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932 por Castellanos (1940), reasignada a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José). Colectada *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 1275/MPAB 2149 (mismo ejemplar): MPAB 2149: Lote de placas sueltas y pequeños fragmentos de coraza,

pequeño fragmento de hueso indeterminado. CC-MUFCA 1275 (ex MPAB 2149): Lote de 9 placas sueltas. Los fragmentos de huesos largos y pequeña porción de mandíbula pertenecientes a este individuo, mencionados por Castellanos (1940, 1949, 1954), no han sido encontrados en ninguna de las dos colecciones. Asignado a *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932 por Castellanos (1940), reasignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CFF s/n (extraviado): Fragmento dorso-lateral de coraza. Asignado a *Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887 por Kraglievich (1932). Arenales de Arazatí, margen izquierda del Arroyo Pereira (dpto. de San José). Sin datos adicionales, procedencia estratigráfica incierta.

CGL 1: Parte de hemimandíbula derecha sin la rama ascendente, fragmentos de anillos caudales. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 2: Tubo caudal parcialmente erosionado en sus cuatro caras y en el extremo proximal; fragmentos y placas aisladas de anillos caudales; fragmento de coraza (este último no preparado). Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 3: Fragmento distal de tubo caudal y placas aisladas de anillos caudales. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 4: Cráneo casi completo; atlas; escudo cefálico; fragmentos y placas sueltas de anillos caudales; hipapófisis caudal; fragmento proximal de tubo caudal parcialmente erosionado (el resto del ejemplar incluía partes de la coraza que no fueron exhumadas, y que fueron posteriormente sepultadas por la dinámica costera). Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 5: Tubo caudal erosionado en la cara ventral con vértebras caudales en su interior; anillo basal fijo (desarticulado) conteniendo la vértebra caudal; fragmentos de anillos caudales; vértebras caudales completas; fragmentos de coraza (estos últimos sin preparar). Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 6: Lote de placas de coraza, aisladas y en pares. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CGL 7: Fragmento posterior de coraza con borde de apertura caudal y placas aisladas. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Barrancas del Balneario Kiyú (depto. de San José). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 166: Fragmento de coraza. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 192: Fragmento póstero-lateral de coraza, con parte de la apertura caudal. Otros restos indeterminados. Asignado a

Pseudoplohophorus sp. en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 234: Parte de coraza, tubo caudal completo (con vértebra caudal articulada a su región proximal) y restos varios. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 243: Tubo caudal casi completo y restos varios, parcialmente erosionados. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ*. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 244: Fragmento distal de tubo caudal con vértebras en su interior. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 258: Fragmento de cráneo parcialmente erosionado en sus caras dorsal y ventral, conservando parte del perfil lateral izquierdo; fragmento craneano aislado; fémur izquierdo prácticamente completo. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ*. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 269: Fragmento postero-lateral de coraza con parte de la cadera soldada. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 279: Fragmento lateral de tubo caudal. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 454: Fragmento distal de tubo caudal. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Colectado *in situ*. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 507: Parte distal de tubo caudal, sin el anillo basal soldado. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado de la playa. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 596: Fragmento distal de tubo caudal con el ápice erosionado. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado de la playa. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CLRC 877: Cráneo incompleto, deformado y en regular estado de conservación, parte de escudo cefálico, fragmento de coraza. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

CLRC 915: Pequeño fragmento de tubo caudal. Asignado a ***Pseudoplohophorus sp.*** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

CMA 54 (ex CFF s/n): Tubo caudal completo. Asignado a *Pseudoplohophorus orientalis* por Castellanos (1935). Dpto. de Paysandú?. Procedencia estratigráfica incierta.

FC-CVF 5 (ex 23-VIII-63-1): Fragmento distal de tubo caudal. Holotipo de *Pseudoplohophorus francisi*. Barrancas de San Gregorio, Kiyú (Dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado. ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio), ó ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

FC-DPV 49 (N° anterior 27-XI-64-5): fragmentos de coraza. Asignado a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994), luego complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis* por Perea (1998), y reasignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Dpto. de San José (barrancas de San Gregorio), *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 55 (N° anterior 27-XI-64-11): placa de coraza. Asignada a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994), luego complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis* por Perea (1998), y reasignada a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Dpto. de San José (barrancas de San Gregorio), *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 57 (ex 27-XI-64-13): Placa aislada. Asignada a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectada *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 273: 10 placas aisladas de coraza. Asignado con dudas *Stromaphoropsis* sp. por Perea *et al.* (1985), reasignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Dpto. de San José (Pto. Arazatí), *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 291: Tres placas dorsales. Asignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectadas *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 384: placa de coraza. Asignada a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994), luego complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis* por Perea (1998), y reasignada a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Dpto. de San José (barrancas de San Gregorio), *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 390: Fragmento de coraza y algunas placas sueltas de la región lateral. Asignado a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994), luego complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis* por Perea (1998), y reasignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Dpto. de San José (Arazatí). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 428: Fragmentos de anillos y de vértebras caudales. Asignado a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994), luego complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis* por Perea (1998), y reasignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Dpto. de San José (Pto. Arazatí), *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-CVF 475 y 595 (mismo ejemplar): Cráneo; mandíbula; atlas y vértebra compuesta; húmero izquierdo; mano izquierda representada por pisiforme, cuneiforme, lunar, escafoide, trapezoide, magno y unciforme), metacarpianos II, III y IV, las tres falanges del dedo II, la primera falange y la ungueal del dedo III, la primera y segunda falange del dedo IV, y la falange ungueal del dedo V, además de un lote de huesos sesamoideos; fragmentos de pelvis y de vértebras sacras y caudales; placas del escudo cefálico; mitad posterior de la coraza dorsal y fragmento anterior derecho de ésta; tubo caudal; algunas placas de anillos caudales. Holotipo de *Pseudoplohophorus absolutus*. Colectado *in situ*. Barrancas costeras de Arazatí (dpto de San José). Formación Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

FC-DPV 541: Tubo caudal casi completo. Asignado a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994), luego complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis* por Perea (1998), y reasignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Arazatí (Dpto. de San José), *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 542: Lote de 19 placas sueltas y 3 placas unidas de anillo caudal, un posible fragmento de vértebra caudal. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 543: Lote de placas unidas y sueltas de anillo caudal, pequeños fragmentos de huesos. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 583: Porción posterior de paladar con M7-M8 de ambos lados, fragmento de basicráneo, mandíbula con m6-m8 bien preservados, atlas, vértebra compuesta y fragmento pequeño de coraza de la región lateral. Asignado a *Stromaphoropsis* sp. por Perea (1993a) y Perea *et al.* (1994), luego complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis* por Perea (1998), y reasignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Arazatí (dpto. de San José), *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 869: Fragmento lateral de tubo caudal. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

FC-DPV 878: Lote de 17 placas de coraza y anillo caudal. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-CVF 1084. Hemimandíbula derecha; húmero izquierdo; placa de anillo caudal. Paratipo de ***Pseudoplohophorus absolutus***. Arazatí (dpto de San José). Formación Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

FC-DPV 1838: 7 placas de escudo cefálico (4 articuladas y 3 sueltas). Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 1843: 3 placas aisladas. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2577: Atlas. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Sin datos adicionales de colecta. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2579: Lote de 12 placas de anillo caudal. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Sin datos adicionales de colecta. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2582: Lote de 32 placas de coraza y anillo caudal, pequeño fragmento de hueso. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Sin datos adicionales de colecta. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2583: Fragmento proximal de tubo caudal. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Rancho Quemado, Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

FC-DPV 2760: Fragmento distal de tubo caudal. Asignado a ***Pseudoplohophorus* sp.** en el presente trabajo. Colectado rodado en las costas del dpto. de San José. Sin datos adicionales de colecta. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense -

Mioceno Tardío), ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense – Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

FC-DPV 2766: Lote de 5 placas de anillo caudal. Asignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Puerto Arazatí (dpto. de San José). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MACN-A? s/n (extraviado): Fragmento de tubo caudal. Holotipo de *Pseudoplohophorus orientalis* (AMEGHINO, 1889). Uruguay, procedencia estratigráfica desconocida.

MACN-A 745: Calcotipo de *Pseudoplohophorus orientalis* (AMEGHINO, 1889).

MMC 880/CC-MUFCA s/n (mismo ejemplar). MMC 880: Húmero, radio y ulna derechos; fragmentos de coraza de la región lateral izquierda (parte anterior y media); tubo caudal parcialmente reconstruido. CC-MUFCA s/n (ex MMC 880): Vértebra cervical; fragmento de costilla; huesos de mano y pie. No han podido ser identificados en las citadas colecciones el extremo proximal de radio izquierdo, costillas, fragmento distal de fémur izquierdo, astrágalo izquierdo, fragmento posterior de escudo cefálico y fragmentos de coraza de la región lateral derecha, mencionados por Castellanos (1954). Holotipo de *Pseudoplohophorus rebuffoi*. Colectado *in situ*. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

MMC 882: Fragmento de coraza de la región dorsal. Asignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Sin datos adicionales. ?Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MMC 888/CC-MUFCA 1388 (mismo ejemplar). MMC 888: Fragmento posterior de escudo cefálico. Fragmento dorso-lateral izquierdo de coraza, con parte de la región anterior. Otros fragmentos de coraza y placas sueltas. Fragmento lateral derecho de antepenúltimo anillo caudal. Penúltimo anillo caudal. Tubo caudal completo. CC-MUFCA 1388 (ex MMC 888): Cráneo parcialmente erosionado en la región dorsal. Holotipo de *Pseudoplohophorus benvenutii*. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José, Uruguay). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

MMC-s/n (lote): Parte de cráneo incluido en bloque de sedimento, conservando parcialmente la cara lateral derecha y el paladar, con parte de la dentición; hemimandíbula derecha parcialmente reconstruida en la cara ventral de la rama horizontal (incluida en bloque de sedimento); fragmentos y placas aisladas de coraza; fragmentos y placas aisladas de anillos caudales; tubo caudal erosionado y sin el anillo basal fijo, parcialmente reconstruido en la región proximal. Asignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Sin datos adicionales. ?Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José). ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MNHN 512. Tubo caudal casi completo, parcialmente reconstruido. Holotipo de *Pseudoplohophorus orientalis* (FARIÑA, 1981 *non* AMEGHINO, 1889) *NOV. COMB.* Uruguay, procedencia estratigráfica incierta. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades Montehermosense-Ensenadense, Mioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

MNHN 1248 (ex colección A. Teisseire N° 2-1). Fragmento distal de tubo caudal. Holotipo de *Pseudoplohophorus coloniensis*. Bahía de la ciudad de Colonia (Dpto. de Colonia, Uruguay). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

MPAB 2189/CC-MUFCA 1272 (mismo ejemplar). **MPAB 2189**: Lote de aproximadamente 40 placas sueltas de coraza. **CC-MUFCA 1272** (ex MPAB 2189): Fragmento de coraza de la región posterior formado por aproximadamente 80 placas, placas sueltas, fragmento de maxilar con M7 y M8 derechos, y M6-M8 izquierdos. Los fragmentos de mandíbula y de costilla, una vértebra caudal e hipapófisis caudal pertenecientes al mismo individuo, mencionados en el catálogo de Alejandro Berro (pág. 85, MPAB) y por Castellanos (1940, 1949, 1954), no han sido encontrados en ninguna de las dos colecciones. Lectotipo de *Stromaphoropsis scavinoi* (designado por Castellanos, 1940 como "typo"). Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MPAB 2257: Fragmento distal de tubo caudal reconstruido. Originalmente descrito por Kraglievich (1932) como "*?Stromaphoropsis Scavinoi*", pero sin estar reconstruido. Holotipo de *Pseudoplohophorus berroi*. Holotipo de *Caudaphorus langguthi* FARIÑA, 1981, *nomen illegitimum, pro Caudaphorus berroi* (CASTELLANOS, 1940)]. Barrancas de San Gregorio (dpto. de San José, Uruguay). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

MPAB 2904: Fragmento de coraza formado por 5 placas. Asignado a *Parahoplohophorus paranensis* por Castellanos (1940). Barrancas de San Gregorio (Dpto. de San José). Colectado rodado. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) ó ?Fm. Raigón (Pisos/Edades ?Montehermosense-?Ensenadense, Mioceno Tardío - Pleistoceno Medio).

MPAB 3978: Calcotipo de *Pseudoplohophorus uncinatus*.

MPAB 2313/CC-MUFCA 1267 (mismo ejemplar; sintipo de *Stromaphoropsis scavinoi* KRAGLIEVICH, 1932): **MPAB 2313**: Un fragmento de la región póstero-lateral izquierda constituido por 46 placas, uno de la región póstero-lateral derecha constituido por 65 placas, y pequeños fragmentos de coraza. **CC-MUFCA 1267** (ex MPAB 2313): Tres fragmentos de anillos caudales. Un lote de "más de cien placas sueltas" mencionado por Castellanos (1940) y "fragmentos de un cúbito" mencionados en el catálogo de Alejandro Berro (pág. 91, MPAB) no han sido encontrados en ninguna de estas colecciones. Holotipo de *Pseudoplohophorus gracilis nov. comb.* Barrancas de San Gregorio, campo Blanco Acevedo (dpto. de San José, Uruguay). Colectado *in situ*. Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

MPAC 916: Tubo caudal fracturado faltándole parte de las caras lateral derecha, dorsal y ventral. Dpto de Colonia, sin datos adicionales. Asignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

MPAC 1600: Tubo caudal sin el anillo basal fijo. Asignado a *Pseudoplohophorus sp.* en el presente trabajo. Bahía de Colonia del Sacramento. ?Fm. Camacho (Piso/Edad Huayqueriense - Mioceno Tardío).

Procedentes de Argentina:

CC-MUFCA 703: Cráneo, cuerpo mandibular derecho, parte de la pelvis, escudo cefálico y numerosas placas. Asignado a "*Eosclerocalyptus planus*" (ROVERETO, 1914) por Castellanos (1949, 1954) y a *Eosclerocalyptus proximus* (MORENO & MERCERAT, 1891) por Zurita (2007a, b). Valle del Yocavil, Provincia de Tucumán (Piso/Edad "Araucanense").

MACN-Pv 4853: Cráneo, algunas vértebras caudales, coraza y tubo caudal. Holotipo de *Eosclerocalyptus lilloi* C. AMEGHINO, 1919. Asignado a "*E. planus*" (ROVERETO, 1914) por Cabrera (1944) y a *E. proximus* (MORENO & MERCERAT, 1891) por Zurita (2007a) y Zurita *et al.* (2009). La Hoyada, provincia de Catamarca (Piso/Edad "Araucanense").

MACN-Pv 5018: Tubo caudal. Asignado a *Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887 por Rovereto (1914).

MACN-Pv 5021: Tubo caudal completo. Holotipo de *Plohophorus coronatus* ROVERETO, 1914.

MACN-Pv 5028: Tubo caudal. Asignado a *Neosclerocalyptus pseudornatus* (AMEGHINO, 1889) por Zurita (2007a) y Zurita *et al.* (2009). Toscas del Río de la Plata, Olivos, provincia de Buenos Aires. Formación Ensenada (Piso/Edad Ensenadense, Plioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

MACN-Pv 7075: Tubo caudal completo. Asignado por Ameghino (1889) a "*Hoplophorus ornatus*" (OWEN, 1845), luego por Castellanos (1925) a "*Sclerocalyptus ornatus*", y a *Neosclerocalyptus pseudornatus* (AMEGHINO, 1889) por Zurita (2007a) y Zurita *et al.* (2009). Toscas del Río de la Plata, provincia de Buenos Aires. Formación Ensenada (Piso/Edad Ensenadense, Plioceno Tardío-Pleistoceno Medio).

MACN-Pv 7844: Cráneo casi completo y atlas. Asignado por Guth (1961) a *Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887. Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires.

MLP Nº?: Tubo caudal completo. Asignado a *Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887 por Lydekker (1894: Pl. VI, fig. 2).

MLP 16-153: Cráneo, mandíbula y coraza dorsal. Holotipo de *Plohophorus figuratus* AMEGHINO, 1887. Farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires. Formación Monte Hermoso (Piso/Edad Montehermosense, Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

MLP 29-X-8-1: Cráneo casi completo con arco cigomático derecho y dentición deteriorados, mandíbula incompleta con dentición parcialmente deteriorada, coraza con los bordes deteriorados. Asignado a *Stromaphorus compressidens* (MORENO & MERCERAT, 1891) por Cabrera (1944). Campo de Jarillar, al E de la Puerta de Corral Quemado, provincia de Catamarca.

MLP 29-X-8-9: Tubo caudal completo. Asignado a *Stromaphorus compressidens* (MORENO & MERCERAT, 1891) por Cabrera (1944). Campo de los Cálibas, cerca de la Puerta de Corral Quemado, provincia de Catamarca.

MLP 29-X-10-1: Cráneo incompleto con la bóveda deteriorada, última vertebra sacral y la primera caudal incompletas, gran parte de coraza, escudo cefálico casi completo, partes de los dos primeros anillos caudales, último anillo caudal completo, tubo caudal completo. Asignado a *Phlyctaenopyga ameghini* (AMEGHINO, 1887) por Cabrera (1944). Loma de la Greda, al sudoeste de San Fernando, provincia de Catamarca.

MLP 29-X-10-24: Cráneo con región nasal y arcos cigomáticos incompletos, atlas, axis, coraza erosionada en la región dorsal, escudo cefálico casi completo. Asignado a "*Eosclerocalyptus planus*" (ROVERETO, 1914) por Cabrera (1944) y

reasignado a *E. proximus* (MORENO & MERCERAT, 1891) por Zurita (2007a, b). Puerta de Corral Quemado, provincia de Catamarca ("Araucanense").

MLP 31-XI-12-19: Cráneo con nasales, arcos cigomáticos y dentición parcialmente deteriorados, mitad anterior y fragmentos de la mitad posterior de coraza, varios fragmentos de placas. Asignado a "*Hoplophractus proximus*" (MORENO & MERCERAT, 1891) por Cabrera (1944) y reasignado a *Eosclerocalyptus proximus* por Zurita (2007a, b). Corral Quemado, provincia de Catamarca ("Araucanense").

MLP 37-III-7-3: Parte de maxilar superior izquierdo, tubo caudal con el ápice incompleto, partes de 4 anillos caudales, fragmentos de coraza. Holotipo de *Coscinocercus marcalaini* CABRERA, 1939. Campo de Robilotte, provincia de Buenos Aires.

MLP 37-III-7-7: Cráneo casi completo, fragmento de rama mandibular izquierda, mitad izquierda del atlas, parte distal del húmero derecho, parte de la mitad derecha de la pelvis, gran parte de los dos fémures, porción distal del zeugopodio posterior derecho, astrágalo y calcáneo derechos, metatarsianos I a IV derechos y IV izquierdo, varias placas del escudo cefálico, varios fragmentos de coraza. Holotipo de "*Hoplophractus tapinocephalus*" CABRERA, 1939, considerado como *Eosclerocalyptus tapinocephalus* por Zurita (2007a, b). Laguna de los Paraguayos, provincia de Buenos Aires. "Formación Epecuén" (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

MLP 37-III-7-10: Tubo caudal completo, parte del último anillo caudal, fragmentos de coraza y placas sueltas. Holotipo de *Coscinocercus brachyurus* CABRERA, 1939. Campo de Robilotte, provincia de Buenos Aires.

MLP 92 (extraviado, según Mones, 1986): Tubo caudal completo. Holotipo de *Plohophoroides conterminus* CASTELLANOS, 1928. Procedencia geográfica y estratigráfica inciertas (Piso/Edad Chapadmalense según Castellanos, 1928).

PV-UNS 260: Cráneo deteriorado, atlas, parte distal del húmero izquierdo y fragmentos del derecho, algunos huesos del carpo y falanges, fémur derecho completo e izquierdo incompleto, extremo proximal de tibia izquierda, vértebras caudales, coraza en estado fragmentario y placas sueltas, tubo caudal y algunos anillos caudales. Asignado a *Eosclerocalyptus* sp. por Aramayo *et al.* (2005) y a *E. tapinocephalus* (CABRERA, 1939) por Zurita (2007a) y Zurita & Aramayo (2007). Berraondo, provincia de Buenos Aires (Piso/Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío).

Créditos de las imágenes

Se indica la autoría de las imágenes incluidas, únicamente cuando la misma corresponde a terceros. Para los casos en que la autoría no se señala, la misma corresponde al autor de esta tesina. En todos los casos el procesamiento, edición y diagramación de las imágenes corresponden al autor del presente trabajo.

Fotografías:

Fig. 1a. Tomado de Torcelli (1913).

Fig. 1b. Tomado de Kraglievich (1932).

Fig. 1c. Cortesía Museo Paleontológico “Alejandro Berro” (Mercedes, Uruguay).

Fig. 1d. Cortesía Museo Universitario “Florentino & Carlos Ameghino” (Rosario, Argentina).

Fig. 7. Cortesía Gustavo Lecuona.

Fig. 10. Cortesía Gustavo Lecuona.

Fig. 12. Tomado de Kraglievich (1932).

Fig. 17. Tomado de Castellanos (1940).

Fig. 18a. Tomado de Castellanos (1940).

Fig. 18b. Cortesía Daniel Perea.

Fig. 36 (arriba). Tomado de Castellanos (1940).

Fig. 37 (arriba). Tomado de Castellanos (1940).

Fig. 45. Cortesía Gustavo Lecuona.

Fig. 47a y b. Cortesía Gustavo Lecuona.

Fig. 49. Cortesía Gustavo Lecuona.

Fig. 62 (arriba). Con autorización del Archivo General de la Nación.

Ilustraciones:

Fig. 11. Modificado de Castellanos (1949).

Fig. 14. Ilustración de serie molar izquierda, adaptado de Castellanos (1954).

Fig. 16a, c y d. Tomado de Ameghino (1889).

Fig. 19a-c. Adaptado de Mones (1970).

Fig. 20a, c y d. Adaptado de Castellanos (1940).

Fig. 21. Adaptado de Castellanos (1940).

Fig. 23. Ilustración de serie molar izquierda, adaptado de Castellanos (1954).

Fig. 25a-d. Adaptado de Castellanos (1949).

Fig. 28a, c y d. Adaptado de Castellanos (1954).
Fig. 36. Adaptado de Castellanos (1940).
Fig. 37. Adaptado de Castellanos (1940).
Fig. 62 (abajo). Tomado de Ameghino (1889).
Fig. 63c y d. Tomado de Mones (1988).
Fig. 65. Tomado de Roselli (1976).
Fig. 68. Adaptado de Fernicola & Porpino (2012).
Fig. 69c y d. Adaptado de Castellanos (1940).

Agradecimientos

Difícil es cuando transcurre un largo tiempo poner en orden tantos pensamientos y recuerdos que invaden la cabeza a la hora de dar por terminada una etapa largamente dilatada.

El Pablo que comenzó a esbozar las primeras ideas para lo que acabó siendo este trabajo apenas si sabía lo que estaba intentando hacer. Muchas cosas pasaron y muchas otras fueron cambiando desde aquel entonces, como supongo ha de ser natural con el paso de los años. Hoy disto de ser aquel, y miro esa distancia con nostalgia, pero por sobre todo con mucho cariño, al recordar mis primeros tiempos intentando surcar tambaleante por este camino.

En el medio de ese transcurso, un sinnúmero de experiencias fueron moldeando mi forma de querer vivir esta etapa, de disfrutarla, asumirla, renegarla, de volver a empezar.

De entre todas las personas que fueron haciéndose presentes en ese camino, cuatro de ellas merecen mis mayores respetos, pues –ya sea con su presencia o su accionar en distintos momentos– lograron torcer a favor de esta concreción, por contra de la enorme resistencia que pareció pesar sobre mi durante largos años.

Mi padre, Pablo, a quien dediqué el esfuerzo que llevó a plasmar estas páginas, me mostró de maneras que seguramente nunca imaginó ni planeó que batallar por lo que uno quiere, más que una cuestión de principios, es una opción de vida. A eso se conjugó su manera tan particular de ver las cosas en sus últimos años, cargada de optimismo y alegría, que trató de transmitirme para todos mis órdenes, incluyendo el laboral y académico: Sentir que nunca dejaste de creer en mí y que hoy ya no estés es algo difícil de describir.

Con Daniel Perea (“el gallego”) nos cruzamos cuando apenas yo tenía 18 años. Desde entonces, más que un maestro o un tutor, se fue convirtiendo en un amigo: No podría encontrar palabras para agradecer por toda la infinita paciencia que me has tenido en todo este tiempo. Pero sí podría decirte que en momentos en que las ganas pendían de unos pocos hilos, uno de ellos era pensar que seguir adelante era lo menos que podía hacer ante tanta e inmerecida confianza depositada.

Alfredo Zurita, con quien nos conocimos hace unos años, seguramente sin saberlo dejó huella en sus comentarios y apreciaciones sobre lo que me encontraba intentando hacer. Porque vaya si es motivador tener la idea de que lo que uno haga puede llegar a ser de utilidad para alguien más.

Marcelo Adorna Fernandes, mi profe durante un semestre en Brasil, de seguro no tendrá idea de cómo su entusiasmo –más aún, su amor– por lo que hace, sembró las ganas de seguir intentándolo en una época de gran incertidumbre.

Siguiendo entre mis afectos, mi madre, Margarita, merece el mayor de mis reconocimientos por haber estado allí todo este tiempo, siempre pujando para adelante, en ocasiones hasta la insistencia: Porque, vieja, bien que no está de más tener a alguien que de vez en cuando nos pegue un tironcito de orejas para seguir.

Valeria de Olivera, “la chiqui”, se convirtió en esa persona capaz de entenderme no solo cuando las cosas van bien, sino cuando las fuerzas parecen flaquear: Gracias por tanto amor y contención, gracias por estar allí; por recordarme que sin importar cuánto se tarde, lo importante es llegar, y cuando se quiere se puede.

Una buena cantidad de personas también merecen mi reconocimiento por su ayuda durante las etapas que llevaron a la redacción de este trabajo.

Andrés Rinderknecht (Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo) y nuevamente Daniel Perea (Facultad de Ciencias, UdelaR) compartieron conmigo una enorme cantidad de bibliografía y material fotográfico sobre gliptodontes, que me ayudaron a entrar de a poco en el vasto mundo de estos bichitos. De Andrés recuerdo además largas conversaciones allá por el año 2005, y su invitación a participar en la que fuera mi primera presentación en una reunión científica; y ni que hablar de toda la ayuda brindada para poder acceder y fotografiar materiales de la colección del Museo Nacional de Historia Natural. En este último punto no menor hago extensivos mis agradecimientos también a Arturo Toscano y Javier González.

Washington Jones, Felipe Montenegro, Enrique Bostelmann, Ana Reboledo (Facultad de Ciencias, UdelaR), Cristian Oliva (Universidad Nacional del Sur, Argentina), Carlos Luna (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina), Martín Zamorano y Nicolás Chimento (Universidad Nacional de La Plata, Argentina) compartieron conmigo importante bibliografía directa o indirectamente vinculada al tema de este trabajo. Con Enrique, Cristian y Carlos además compartimos algunas que otras charlas, y mails, sobre los innumerables problemas que ofrecen estos animalejos. Cristian a su vez aportó las medidas de un importante ejemplar comparativo para la realización de los análisis cuantitativos.

Matías Soto y Sebastián Tambusso (Facultad de Ciencias, Udelar) facilitaron bibliografía sobre cuestiones estadísticas, y evacuaron varias dudas al respecto. Martín Ubilla y Sergio Martínez (Facultad de Ciencias, Udelar) siempre estuvieron a disposición para cualquier consulta y aportaron importante bibliografía, así como comentarios y sugerencias que permitieron mejorar este trabajo. Con Matías y Sergio también recuerdo que tuvimos más de una charla sobre problemas de nomenclatura zoológica.

Valeria de Olivera (Facultad de Ciencias, Udelar) fue de enorme ayuda en la búsqueda de bibliografía en la web (¡de esa rebelde que no se deja encontrar así nomás!).

El grupo de Facebook “wikipaleo” acabó siendo una buena fuente de bibliografía reciente y antigua. Va mi agradecimiento a todos los miembros que respondieron mis consultas.

Gustavo Juan Scillato-Yané (Universidad Nacional de La Plata, Argentina), Alfredo Zurita (Universidad Nacional del Nordeste, Argentina), Sylvia Aramayo (Universidad Nacional del Sur, Argentina), Rodolfo Salas-Gismondi y Julia Tejada (Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú) siempre estuvieron a disposición, tanto para compartir bibliografía y/o material fotográfico como para responder toda clase de consultas vía correo electrónico.

Miguel Simó (Facultad de Ciencias, Udelar) y Luís Acosta (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina) fueron referentes en cuestiones de nomenclatura zoológica, no solamente a través de su curso sino por su gentil atención a mis consultas realizadas tanto en persona como a través de correo electrónico.

Keith McGuinness (Charles Darwin University, Australia), compartió sus saberes sobre el software PAST y análisis multivariados, con sus excelentes tutoriales online y su gentil disposición al responder mis numerosas consultas vía correo electrónico.

Álvaro Mones (Alemania), respondió gentilmente varios correos electrónicos que –como no podía ser de otra forma– versaban sobre gliptodontes, incuyendo ejemplares abordados en este trabajo.

En lo que hace al acceso a colecciones debo empezar por agradecer a Gustavo Lecuona y Luís Castiglioni por abrirme las puertas de sus colecciones particulares. Una buena cantidad de ejemplares inéditos utilizados en este trabajo proceden de ellas, y su estudio enriqueció enormemente estas páginas. Gustavo a su vez compartió conmigo bibliografía y excelentes fotografías de algunos de los materiales de su colección, así como largas charlas sobre gliptos y

otras yerbas. Luís me tuvo en su casa durante largas jornadas revisando su catálogo y los materiales uno a uno, impagable.

Omar Frugone, Alarico Rodríguez y Aparicio Arcaus del Museo Paleontológico “Alejandro Berro” de Mercedes brindaron desinteresadamente toda su colaboración en las tareas de relevamiento de los ejemplares de la colección del Museo, entre los que se encuentran varios de los tipos estudiados en este trabajo. En aquellos primeros acercamientos al Museo, bien me acuerdo que Daniel “el Dani” Pereda me dio una gran mano en la toma de fotografías.

La Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC-UdelaR), a través de su Programa de Apoyo a la Investigación Estudiantil (PAIE), financió un proyecto de relevamiento de la colección del Museo Berro, presentado conjuntamente con mis compañeros de batalla Andrés “Checho” Batista, Guillermo “Topo” García, Felipe Montenegro y Darío Ubilla (¡qué equipo!). En esos primeros tiempos la enorme ayuda logística que nos brindó la Intendencia de Soriano a través de la gestiones de Omar y Alarico sin duda moldeó el éxito de aquella primera y modesta propuesta.

La Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) financió una beca de iniciación a la investigación que me permitió relevar las colecciones paleontológicas del Museo Municipal “Dr. Bautista Rebuffo” y Museo Paleontológico Real de San Carlos “Armando Calcaterra”, ambos en Colonia. A este apoyo se sumó la excelente atención brindada por el personal del Sistema de Museos de la Intendencia Departamental de Colonia, entre quienes se incluyen Solange Bermúdez y Andrés Leal, junto al entusiasmo y colaboración de Susana Rebuffo y Sara Calcaterra, hijas de los gestores de ambos Museos.

Raquel Silveti y Daniel Villanueva del Archivo General de la Nación brindaron una excelente atención durante una jornada de relevamiento de las acuarelas y bocetos originales del presbítero Dámaso Antonio Larrañaga. Un auténtico tesoro.

El personal docente del Liceo N° 1 de Paysandú facilitó el acceso a la colección paleontológica “Dr. Florentino Felippone” para su relevamiento.

La Asociación de Universidades Grupo Montevideo (AUGM) financió una estadía en el Museo Universitario “Florentino & Carlos Ameghino” de la Universidad Nacional de Rosario (Argentina), a través del programa de movilidad académica Escala Docente, lo que permitió efectuar de primera mano la consulta de varios ejemplares tipo procedentes de Uruguay. Durante esta estadía la

enorme colaboración de Sylvia Cornero, Lucía Rangone y Fátima Solomita garantizó que aquellas jornadas fueran altamente fructíferas.

La excelente atención brindada por Alejandro Kramarz y Stella Maris Álvarez (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires), y Marcelo Reguero (Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata) facilitó enormemente la consulta de importantes ejemplares comparativos en Argentina.

Van mis más sinceros agradecimientos a los demás docentes y compañeros del Instituto de Ciencias Geológicas (Facultad de Ciencias, UdelaR), que a lo mejor sin saberlo siempre estuvieron presentes, a través de alguna palabra de aliento o un tironcito de oreja: Fernanda Cabrera, Gloria Daners, Mariana Demicheli, Aldo Manzuetti, Valeria Mesa, Graciela Piñeiro, Alejandra Rojas, Guillermo Roland, Lucía Samaniego, Mariano Verde; y en especial a quienes fueron en su momento mis primeras compañeras de pasantía: Andrea Corona y Edurne Cawen.

Por último, pero no menos importante, mi reconocimiento para con el staff del Museo Histórico del Cabildo de Montevideo, mis jefes y compañeros, por su comprensión durante estos últimos y ajetreados meses en los que finalmente la ansiedad y la premura por poner este punto final empezaron a ganarse hasta la última gota de mi tiempo.