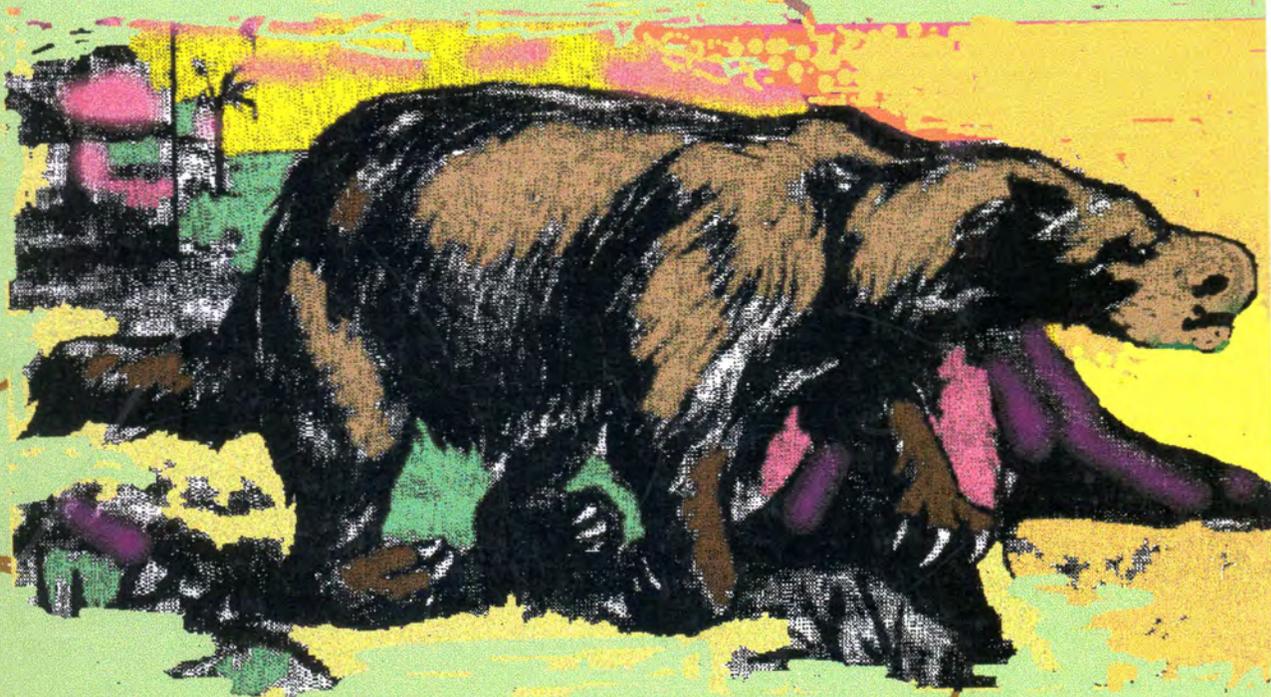


XENARTHRA FÓSILES DEL URUGUAY:

*DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA;
CARACTERIZACIÓN OSTEOLÓGICA Y
SISTEMÁTICA DE ALGUNOS
TARDIGRADA.*

Daniel Perea, 1998



Tesis de Doctorado, PEDECIBA Biología
Orientador: Peter Sprechmann; Coorientador: Gustavo J. Scillato-Yané.
Subárea: Paleontología, Depto. de Paleontología, Facultad de Ciencias.
Presentación del proyecto: junio de 1994.

A Julia, Enrique, Julio, Memo y Chelito,
aquellos queridos e incansables "bicheros"...

A Estela

A Lucila y Rosalía

I
569(899) PER
Xenarthra fósiles en Uruguay
Perea Negreira, Daniel



FC/06243

06243



11/09/98 Donación del Autor

569(899)
PER

INDICE

I.1. RESUMEN.....	1
I.2. ABSTRACT.....	2
II. INTRODUCCION.....	4
II.1. Particularidades morfológicas.....	4
II.2. Clasificación.....	5
II.3. Historia evolutiva.....	7
II.4. Registro fósil en el Uruguay.....	6
II.5. Justificación y objetivos de la tesis.....	8
II.6. Metodologías específicas empleadas.....	9
II.7. Estructuración de la tesis.....	9
III. XENARTHRA DEL URUGUAY: EL CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO.....	10
III.1. Formación Fray Bentos.....	10
III.2. Depósitos neógenos y el "Ensenadense".....	14
III.3. Depósitos pleistocénicos típicos.....	24
IV. SISTEMÁTICA Y DESCRIPCIÓN DE TARDIGRADA FOSILES DEL URUGUAY.....	41
IV.1. Nothrotheriidae g. et. sp. indet.....	41
IV.2. <i>Pronothrotherium mirabilis</i> Kraglievich, 1925.....	41
IV.3. <i>Pronothrotherium figueirasi</i> Perea, 1989.....	45
IV.4. <i>Nothrotherium</i> sp.....	47
Análisis filogenético.....	47
Relaciones de los Nothrotheriidae nov. con otros grupos.....	53
IV.5. Megatheriinae neógenos.....	53
IV.6. <i>Megatherium americanum</i> Cuvier, 1800.....	55
IV.7. Género ? <i>Eremotherium</i> Spillman, 1948.....	56
IV.8. <i>Pliomorphus</i> aff. <i>robustus</i> Ameghino, 1885.....	59
IV.9. <i>Pliomorphus ameghinoi</i> Kraglievich, 1923.....	59
IV.10. <i>Menilaus berroi</i> Kraglievich, 1932.....	60
IV.11. <i>Megalonychops fontanai</i> Kraglievich, 1926.....	60
IV.12. <i>Megalonychops primigenius</i> Kraglievich, 1926.....	60
IV.13. Scelidotheriinae g. et sp. indet.....	61
IV.14. <i>Catonyx tarijensis</i> Ameghino, 1991.....	62
IV.15. <i>Catonyx</i> sp.....	65
IV.16. <i>Scelidotherium</i> cf. <i>S. leptcephalum</i> Owen, 1838.....	65
Filogenia de los Scelidotheriinae.....	67
IV.17. <i>Ranculcus</i> aff. <i>R. scalabrinianus</i> Ameghino, 1891.....	72
IV.18. <i>Mylodon darwini</i> Owen, 1840.....	74

IV.19. <i>Prolestodon atavus</i> Kraglievich, 1932.....	74
IV.20. <i>Lestodon armatus</i> Gervais, 1855.....	76
IV.21. <i>Lestodon trigonidens</i> Gervais, 1873.....	81
IV.22. <i>Glossotherium robustum</i> Owen, 1840.....	85
Análisis filogenético.....	90
Evolución de los Mylodontinae.....	93
V. CONCLUSIONES GENERALES.....	94
V.1. Bioestratigrafía.....	94
V.2. Sistemática.....	94
VI. AGRADECIMIENTOS.....	96
VII. BIBLIOGRAFIA.....	97
APÉNDICE: Abreviaturas utilizadas.....	106

I.1. RESUMEN

Se analizaron todos los taxa de Xenarthra estratigráficamente controlados para el Uruguay. Su distribución está documentada en tres grandes paquetes sedimentarios: **1) Formación Fray Bentos** (Oligoceno superior- Mioceno inferior), aflorante en el litoral W y S del país: CINGULATA, Dasypodidae: "*Dasyopodon atavus*", *Meteutatus lageniformis*, Eutatini g. et sp. indet.; Glyptodontidae: placas aisladas de morfología intermedia entre Glyptatelinae y Propalaeohoplophorinae. Constituyen los Xenarthra más antiguos registrados en Uruguay. **2) Depósitos neógeno-ensenadenses** (Mioceno superior- Pleistoceno inferior), aflorantes en la costa de los Deptos. de San José y Colonia, asignables a las Formaciones Camacho y Raigón: a) Formación Camacho: CINGULATA, Dasypodidae: *Proeuphractus limpidus*; Pamphathiidae: *Kraglievichia paranense*; Glyptodontidae: morfotipo "*Stromaphoropsis-Pseudoplohophorus*"; TARDIGRADA: Nothrotheriidae nov.: *Pronothrotherium mirabilis*, *P. figueirasi*; Mylodontidae: *Ranculus* aff. *scalabrinianus*; Megalonychidae: *Pliomorphus ameghinoi*. b) Formación Raigón: CINGULATA, Glyptodontidae: *Glyptodon* sp.; TARDIGRADA: Nothrotheriidae nov.: *Pronothrotherium figueirasi*, Mylodontidae: *Catonyx tarijensis*. **3) Sedimentos del Pleistoceno superior** (Formaciones Libertad, Sopas y Dolores): a) Formaciones Libertad y Dolores al S del Río Negro: CINGULATA, Dasypodidae: *Chaetophractus* cf. *villosus*; Glyptodontidae: *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Doedicurus clavicaudatus*, *Neuryurus rudis*, *Sclerocalyptus* sp.; TARDIGRADA, Megatheriidae: *Megatherium americanum*; Mylodontidae: *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus*, *L. trigonidens*. b) Formación Sopas, probablemente correlacionable con la Formación Libertad, se extiende al N del Río Negro: CINGULATA, Dasypodidae: *Dasyopus* aff. *novemcinctus*; *Propraopus* sp.; Pamphathiidae: *Pamphathium humboldti*; Glyptodontidae: *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Neuryurus rudis*, *Neothoracophorus* sp.; TARDIGRADA, Megatheriidae: *Megatherium americanum*; Mylodontidae: *Glossotherium robustum*, *Lestodon* cf. *armatus*, *Scelidothierium* cf. *leptocephalum*; Nothrotheriidae g. et sp. indet. c) Formación Dolores, diferenciada litoestratigráficamente en los Deptos. de Soriano, Río Negro, Paysandú y Treinta y Tres: CINGULATA, Dasypodidae: *Propraopus* sp.; Pamphathiidae: *Pamphathium* sp.; Glyptodontidae: *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Doedicurus clavicaudatus*, *Neuryurus rudis*; TARDIGRADA, Mylodontidae: *Myloodon darwini*.

Los registros fósiles de Xenarthra del Uruguay concuerdan con los datos de la bioestratigrafía regional (Argentina y S del Brasil). Los CINGULATA de la Formación Fray Bentos presentan caracteres arcaicos que los vinculan con las formas del Ciclo Patagoniano. La asociación faunística caracterizada por el morfotipo "*Stromaphoropsis-Pseudoplohophorus*", posibilita la distinción de una biozona taxonómicamente afín a la "Edad-Mamífero" Huayqueriense (Mioceno superior) que tipifica una facies cuspidal parálida de la Formación Camacho. La presencia de *Scelidodon capellini* (= *Catonyx tarijensis*) en la Formación Raigón permite postular la existencia de la "Edad-Mamífero" Ensenadense (Pleistoceno inferior y Medio). La distribución de los Xenarthra en los depósitos lujanenses (Pleistoceno superior) es congruente con los cambios faunísticos debidos a las fluctuaciones climáticas en los sucesivos períodos glaciales e interglaciales durante el Cuaternario.

Se efectuaron estudios sistemáticos basados en detalles osteológico-dentarios de TARDIGRADA. Se analizaron filogenéticamente caracteres discretos codificados en forma binaria. En todos los casos, los resultados coinciden con la estratofenética de los grupos implicados. **Mylodontinae**: se utilizaron caracteres mandibulares exclusivamente, por ser el elemento que permite realizar comparaciones entre mayor número de taxa. Se tomó a los Nematheriinae como grupo externo y se obtuvieron diez combinaciones filogenéticas. En el árbol de consenso estricto obtenido resalta la ubicación de *Pleurolestodon* del Mioceno superior y *Glossotherium* del Plio-Pleistoceno. En ellos se destaca la ausencia de diastema y la complejidad dentaria (dientes angulosos). A partir del tipo morfológico global dado por estos dos géneros podrían haberse generado dos tendencias: una de ellas tipificada por el género *Myloodon*, con simplificación dentaria, pero sin diastema, y la otra representada por *Lestodon*, homoplásico con *Myloodon* en cuanto a forma de los molariformes, pero con especializaciones notorias de la región rostral que muestra un gran ensanchamiento y enormes diastemas y caniniformes. Ambos géneros cuaternarios

son formas muy derivadas y adaptadas a ambientes mucho más restringidos que *Glossotherium*, tal como lo demuestra su distribución geográfica y estratigráfica. **Scelidotheriinae**: se consideraron los taxa mejor conocidos utilizando a *Nematherium* como grupo externo: *Proscelidodon gracillimus*, *P. patrius*, *P. rothi*, *Scelidothorium parodii*, *S. leptocephalum*, *Catonyx cuvieri*, *C. chiliense* y *C. tarijensis*. La monofilia del grupo se basó en la elongación y compresión del cráneo, la superficie navicular del astrágalo cóncava y la presencia de falanges ungueales solo en el tercer dedo del pie. [La hipótesis filogenética resumida en el árbol de consenso es consistente con el registro fósil del grupo. "**Nothrotheriinae**": se analizaron los géneros más conocidos de este grupo (incluyendo las formas santacruceses), utilizando a los *Megalonychidae* s.str. como grupo externo. Se obtuvo un único árbol. Dadas la homogeneidad y singularidad de características observadas para los "Nothrotheriinae" post-santacruceses, se propone un nuevo rango, *Nothrotheriidae* nov. para abarcar en principio a las formas terminales mejor conocidas: *Pronothrotherium* (incluyendo *Senetia*), *Nothropus*, *Thalassocnus*, *Nothrotherium* y *Nothrotheriops*.]

I.2. ABSTRACT

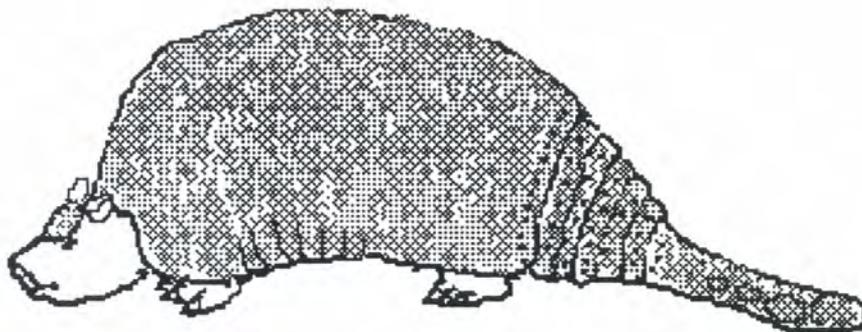
All stratigraphically controlled taxa of Xenarthra from Uruguay were analyzed. Its distribution is documented in three great sedimentary bodies: **1) Fray Bentos Formation** (Upper Oligocene-Lower Miocene), outcropping in W litoral and S of the country: CINGULATA, Dasypodidae: "*Dasypodon atavus*", *Meteutatus lageniformis*, Eutatini g. et sp. indet.; Glyptodontidae: isolated plates of intermediate morphology between Glyptatelinae and Propalaeohoplophorinae. They are the oldest Xenarthra recorded in Uruguay. **2) Neogene-ensenadan deposits** (Upper Miocene-Lower Pleistocene), here considered Camacho and Raigón Formations, outcropping at litoral of San José and Colonia Departments: a) Camacho Formation: CINGULATA, Dasypodidae: *Proeuphractus limpidus*; Pampatheriidae: *Kraglievichia paranense*; Glyptodontidae: morphotype "*Stromaphoropsis-Pseudoplohophorus*"; TARDIGRADA: Nothrotheriidae nov.: *Pronothrotherium mirabilis*, *P. figueirasi*; Mylodontidae: *Ranculus* aff. *scalabrinianus*; Megalonychidae: *Pliomorphus ameghinoi*. b) Raigón Formation: CINGULATA, Glyptodontidae: *Glyptodon* sp.; TARDIGRADA, Mylodontidae: *Scelidodon capellini* (= *Catonyx tarijensis*). **3) Upper pleistocene-sediments** (Libertad, Sopas and Dolores Formations): a) Libertad and Dolores Formations, outcropping S of Río Negro: CINGULATA, Dasypodidae: *Chaetophractus* cf. *villosus*; Glyptodontidae: *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Doedicurus clavicaudatus*, *Neuryurus rudis*, *Sclerocalyptus* sp.; TARDIGRADA, Megatheriidae: *Megatherium americanum*; Mylodontidae: *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus*, *L. trigonidens*. b) Sopas Formation, probably correlated with Libertad Formación, it extends N of Río Negro: CINGULATA, Dasypodidae: *Dasyopus* aff. *novemcinctus*; *Propraopus* sp.; Pampatheriidae: *Pampatherium humboldti*; Glyptodontidae: *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Neuryurus rudis*, *Neothoracophorus* sp.; TARDIGRADA, Megatheriidae: *Megatherium americanum*; Mylodontidae: *Glossotherium robustum*, *Lestodon* cf. *armatus*, *Scelidothorium* cf. *leptocephalum*; Nothrotheriidae g. et sp. indet. c) Dolores Formation, stratigraphically distinguished in Soriano, Río Negro, Paysandú y Treinta y Tres: CINGULATA, Dasypodidae: *Propraopus* sp.; Pampatheriidae: *Pampatherium* sp.; Glyptodontidae: *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Doedicurus clavicaudatus*, *Neuryurus rudis*; TARDIGRADA, Mylodontidae: *Mylodon darwini*. The fossil record of Xenarthra from Uruguay are correlated with data of the regional biostratigraphy (Argentina and southern Brazil). The Cingulata of Fray Bentos Formación show archaic characters which relate them with Patagonian Cycle forms. The faunistic association characterized by the morphotype "*Stromaphoropsis-Pseudoplohophorus*", allow to distinguish a biozone taxonomically similar to Huayquerian Land-Mammal-Age (Upper Miocene) which typifies a paralic facies of Camacho Formation. The presence of *Scelidodon capellini* (= *Catonyx tarijensis*) in Raigón Formation allow to propose the presence of Ensenadan Land-Mammal-Age (Lower and Medium Pleistocene). The distribution of Xenarthra in lujanian deposits (Upper Pleistocene) is congruent with faunistic changes related with climatic fluctuations in the sucesive glacial and interglacial periods during the Quaternary.

Systematic studies were performed based on details of bones and teeth of Tardigrada. Discrete characters binarily codified were analyzed phylogenetically. In all cases, the results are coincident with the stratophenetics of the involved groups. **Mylodontinae**: only mandibular characters were used because they which allows make comparisons between more taxa. *Nematheriinae* were selected as outgroup and ten

phylogenetic trees were obtained. In the strict consensus tree obtained the location of *Pleurolestodon* of the upper Miocene and *Glossotherium* of the Plio-Pleistocene. These genera are notable because they lack a diastema and have complex angular teeth. From is noteworthy, the morphologic global type of these two genera two trends could have originated: one of them, typified by *Myiodon*, with simplification of teeth, but without diastema, and the other represented by *Lestodon*, homoplastic with *Myiodon* in cheek teeth form, but with notable specializations in the rostral region that shows a great expansion and enormous diastema and caniniforms. Both quaternary genera are very highly derived forms adapted to much more restricted environments than *Glossotherium*. This is coincident with their geographic and stratigraphic distribution.

Scelidotheriinae: the best known taxa were considered utilizing *Nematherium* as outgroup: *Proscelidodon gracillimus*, *P. patrius*, *P. rothi*, *Scelidotherium parodii*, *S. leptcephalum*, *Catonyx cuvieri*, *C. chiliense* and *C. tarijensis*. The monophyly of the group was supported by the elongation and compression of the skull, the concave navicular surface of the astragalus and the presence of an ungual phalanx only in the third toe. The phylogenetic hypothesis summarized by the consensus tree is coincident with the fossil record of the group.

"Nothrotheriinae": the best known genera of this group (including santacrucian forms), using *Megalonychia* s.str. as out group, were analyzed. A single tree was obtained. Owing to the homogeneity and singularity of characters of the post-santacrucian "Nothrotheriinae", a new rank, Nothrotheriidae nov. is proposed to include the best known terminal forms: *Pronothrotherium* (including *Senetia*), *Nothropus*, *Thalassocnus*, *Nothrotherium* and *Nothrotheriops*.



II. INTRODUCCION

Los Xenarthra son placentarios con características muy singulares que hicieron postular, desde el inicio de su estudio sistemático (Gervais, 1855), una ubicación marginal al resto de los Eutheria. Dicha propuesta se mantiene actualmente (Hoffstetter, 1958, McKenna, 1975; Scillato-Yané y Pascual, 1985; De Jong et al., 1985, Novacek, 1992). Los análisis bioquímicos realizados comparando los grupos dentro de Xenarthra, mostraron diferencias entre éstos de la misma magnitud que la que existe entre diversos órdenes de placentarios entre sí (Sarich, 1985). Su otrora propuesta cercanía filogenética con Tubulidentata resulta, al momento, bastante ambigua y poco fundamentada, pero se postula su proximidad filogenética con Pholidota y Palaeanodonta (Simpson, 1945; Engelmann, 1985; Gaudin, 1995).

Los Xenarthra exhiben un amplio registro paleontológico en Sudamérica, siendo el orden de mamíferos mejor representado en este continente según se desprende de los catálogos taxonómicos (Mones, 1986). Del Cenozoico sudamericano provienen restos que permitieron efectuar, a fines del siglo pasado e inicios del presente, formidables descripciones de material procedente fundamentalmente de la Argentina (Burmeister, 1866; Ameghino, 1889; Lydekker, 1894). La temprana diversidad que muestran, permitió suponer un probable origen del grupo a finales del Mesozoico en este continente (Mc Kenna, 1975; Scillato-Yané y Pascual, 1985), pero la evidencia de un probable origen africano interpretado a partir de la ocurrencia en Europa de *Eurotamandua* (Storch, 1981) y de los Xenarthra (Pascual, Ms. Scr.) es cada vez más fuerte, sobre todo al no existir ninguna forma relacionada en el Cretácico de Sudamérica (Bonaparte et al., 1993; Pascual et al., 1996).

En la actualidad los Xenarthra están representados por 12 géneros y 29 especies de distribución claramente neotropical, aunque una especie, *Dasybus novemcinctus*, llega al sur de Norteamérica (Wetzel, 1985; Nowak, 1991).

II.1. Particularidades morfológicas

Como resulta obvio de lo antedicho, los caracteres osteo-odontológicos son los más importantes a los efectos de realizar estudios morfológico-comparativos y proponer relaciones filogenéticas, considerando la total diversidad conocida de los Xenarthra.

En los más recientes estudios globales sobre la sistemática del grupo (Engelmann, 1985), se consideran las siguientes características únicas para este grupo:

- Articulaciones xenartrales (supernumerarias de las vértebras lumbares), en todos excepto Glyptodontidae (por fusión de vértebras).
- Fusión de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores con el isquion y unión del sinsacro con el mismo hueso (en todos excepto *Cyclopes*).
- Presencia de osículos dérmicos (solo en Cingulata y Mylodontidae). El hecho de estar en ambos grupos lo hace un buen carácter diagnóstico para Xenarthra.
- Reducción de la dentición.
- Canal infraorbitario ubicado enteramente lateral al cuerpo del maxilar.
- Segunda espina en la escápula para la inserción del músculo teres en la superficie externa de este hueso.
- Presencia de un músculo rectus thoracis lateralis y de un pequeño músculo basicraneal que va desde el hueso Pterigoides al anillo timpánico.
- Amplios retia mirabilia en los miembros.
- Venas cavas posteriores pareadas.

Estos datos morfológicos distintivos de Xenarthra, son parcialmente apoyados por resultados moleculares (Shoshani, 1986; Wyss et al., 1987; Novacek et al., 1988).

La ausencia de verdadero septomaxilar en Dasypodidae ha sido demostrada por Wible et al. (1990).

Recientemente, Cartelle y Bohorquez (1986), describen la presencia de osículos dérmicos en Megatheriidae, género *Eremotherium*.

II.2. Clasificación

Los Xenarthra se suelen dividir en tres grandes grupos, cuya categorización taxonómica es variable según la compilación realizada por Glass (1985), a saber: 1) Cingulata: armadillos y gliptodontes; 2) Tardigrada: perezosos; 3) Vermilingua: "osos hormigueros". Las relaciones de parentesco entre los tres grupos no están muy bien establecidas a falta de formas intermedias en el registro fósil. Se suele considerar a ciertos Dasypodidae (Cingulata), como portadores de características ancestrales de Xenarthra (Simpson, 1948; Patterson y Pascual, 1972).

Un buen espectro de las diferentes opiniones sistemáticas lo tenemos en las siguientes propuestas:

a) Simpson, 1945

- Orden EDENTATA Cuvier, 1798
 - Suborden PALAEANODONTA Matthew, 1918
 - Suborden XENARTHRA Cope, 1889
 - Infraorden PILOSA Flower, 1883
 - Superfamilia Megalonychoidea Simpson, 1931
 - Superfamilia Myrmecophagoidea Simpson, 1931
 - Superfamilia Bradypodoidea Simpson, 1931
 - Infraorden CINGULATA Illiger, 1811
 - Superfamilia Dasypodoidea Simpson, 1931
 - Superfamilia Glyptodontoidea Simpson, 1931

b) Hoffstetter, 1958

- Suborden XENARTHRA Cope, 1889
 - Infraorden CINGULATA Illiger, 1811
 - Superfamilia Dasypodoidea Cabrera, 1929
 - Superfamilia Glyptodontoidea Simpson, 1931
 - Infraorden TARDIGRADA Latham & Davies in Forster 1795
 - Superfamilia Orophodontoidea Kraglievich & Rivas emend. Hoffstetter, 1954.
 - Superfamilia Megatherioidea Cabrera, 1929
 - Superfamilia Bradypodoidea Cabrera, 1929

c) Scillato-Yané y Pascual, 1985:

- Supercohorte EUTHERIA Gill, 1872
- Cohorte PARATHERIA Thomas, 1887
- Magnorden PHOLIDOTA Weber, 1904
- Magnorden EDENTATA Vicq d'Azyr, 1792
- Superorden PALAEANODONTA Matthew, 1918
- Superorden XENARTHRA Cope, 1889
- Grandorden EFFODENTIA Gray, 1869
- Orden CINGULATA Illiger, 1811
- Orden VERMILINGUA Illiger, 1811
- Grandorden PHYTOPHAGA Huxley, 1891
- Orden PLEIODONTA Ameghino, 1889
- Orden TARDIGRADA Latham y Davies, 1795
- Magnorden incertae
 - Ernanodon* Ding Su-yin
 - Eurotamandua* Storch
 - Chungchienia* Chow Min-Chen

d) Gaudin, 1996:

Este autor, en su análisis filogenético basado en osteología de la región auditiva distingue dos clados principales:

CINGULATA: constituido por Glyptodonta, Euphracta y Dasypodidae,

PILOSA: constituido por Vermilingua y Tardigrada.

Los grandes grupos se pueden caracterizar a continuación (sensu Engelmann, 1985):

CINGULATA:

- Placas dérmicas articuladas.
- Presencia de vértebra compuesta o mesocervical (fusión de axis con vértebras posteriores).
- Fusión proximal y distal de tibia y fibula.
- Desarrollo de una quilla lateral en la articulación radial de la tróclea humeral.
- Fuerte desarrollo del gran trocánter y tercer trocánter femorales.
- Ausencia de foramen rotundum.
- Fosa glenoidea pronunciada.

PILOSA (PHYLLOPHAGA):

- Perforaciones pareadas de los centros de las vértebras lumbares.
- Presencia de una gran vena intravertebral asimétricamente desarrollada.
- Inclusión del foramen opticum dentro de la abertura de la fisura esfenorbital (foramen rasgado anterior).
- Tróclea medial del astrágalo reducida.

VERMILINGUA:

- Ausencia de dientes.
- Rostro muy elongado.
- Pterigoides posteriormente extendido y formando parte del paladar óseo.
- Ampolla auditiva osificada.
- Costillas aplanadas.

II.3. Historia Evolutiva

Como resulta de los anteriores capítulos, salvo casos problemáticos como *Eurotamandua* (Storch, 1981), *Chungchienia* y *Ernanodon* (Radinsky y Ting, 1984), el registro fósil de los Xenarthra corresponde al continente Americano y Antillas. Durante el Terciario estuvieron casi exclusivamente confinados a Sudamérica, donde se observa la mayor diversidad fósil y reciente para el grupo.

Los Xenarthra más antiguos se registran en depósitos de "Edad-Mamífero" Itaboraiense, Paleoceno medio-inferior (sensu Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990) del Brasil (Paula Couto, 1949). En sedimentos correspondientes a las "Edades-Mamífero" Riochiquense (Paleoceno superior) y Casamayoreense (Eoceno inferior) de Argentina (Pascual y Ortiz-Jaureguizar, op.cit.), los Xenarthra están representados fundamentalmente por placas dérmicas sueltas (Patterson y Pascual, 1972). Una excepción la constituye *Utaetus* del Casamayoreense, para el que Simpson (1948) describe otros restos esqueléticos que le permiten postular una afinidad con los Palaeonodonta de Norteamérica. Para el Riochiquense argentino Scillato-Yané y Pascual describen un particular diente que asignan a Xenarthra. Sobre esta postura taxonómica, en la actualidad existen controversias (Sigogneau-Russell et al., 1991; Bonaparte et al., 1993). Sin duda, a excepción del citado elemento y de un metápo de un Tardigrada o Vermilingua del Casamayoreense de Patagonia (Carlini et al., 1990), todos los Xenarthra paleocenos y del Eoceno inferior-medio, es decir pre-mustersenses, pertenecen a Cingulata, Dasypodoidea. Es altamente probable que este grupo esté representando la base desde la cual derivaron los restantes Xenarthra (Hoffstetter, 1982; Engelmann, 1985). Los actuales Dasypodidae están adaptados a hábitos fosoriales y de alimentación omnívoro-insectívora (Wetzel, 1982; Nowak, 1991). Las características morfológicas de las formas fósiles no difieren esencialmente (a excepción de los Pampaterinos que algunos incluyen en Dasypodidae) de los actuales, por lo que se pueden inferir similares particularidades ecológicas para estos (Mc Nab, 1985).

En el Mustersense (Eoceno medio, sensu Pascual y Ortiz-Jaureguizar, op.cit.) se registran los primeros restos de Glyptodontoida, formas muy acorazadas, herbívoras, estrechamente emparentadas con los armadillos. Los gliptodontes tienen abundante representación en el Terciario sudamericano y Pleistoceno de este continente (Patterson y Pascual, 1972) y de Norteamérica (Gillette y Ray, 1981).

Los perezosos (Tardigrada), actualmente confinados a zonas selváticas de América del sur y Central (Wetzel, 1985), tuvieron en el pasado una amplia diversidad y distribución en América y Antillas. Los primeros se registran indudablemente en el Deseadense de Patagonia (Oligoceno superior- Mioceno inferior, sensu Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990) y en el Eoceno medio de Antártida (Vizcaíno y Scillato-Yané (1995). En el Santacrucense (Mioceno inferior-medio), también de Patagonia, hay una gran variedad de géneros y especies (Scott, 1904). La información más relevante sobre este grupo proviene de la región sur de Sudamérica, pero los últimos datos paleontológicos indican que durante el lapso Chasiyuense-Huayqueriense (Mioceno medio y superior, sensu Pascual y Ortiz Jaureguizar op.cit.), los perezosos se diversifican mayormente en la región norte de Sudamérica (Hirschfeld, 1985; Frailey, 1986; Santos et al. 1993). La presencia de osículos dérmicos en algunos perezosos, los vincula a los Cingulata (Hoffstetter, 1954, 1956, Cartelle y Bohorquez, 1986).

Los "osos hormigueros" (Vermilingua), constituyen un grupo muy poco conocido desde el punto de vista paleontológico. Los principales restos corresponden a Sudamérica (Carlini et al., 1991): *Protamandua* (Ameghino, 1904), del Santacrucense, *Neotamandua* del Friasense de Colombia (Hirschfeld, 1976) y del Huayqueriense argentino (Rovereto, 1914). También de esta edad se describe *Paleomyrmidon* (Rovereto, op.cit.) y para el Montehermosense, *Myrmecophaga* (=Ñuñezia) (Kraglievich, 1934). *Myrmecophaga tridactyla* está representado por un metacarpiano hallado en el Pleistoceno inferior en la península de Florida (Shaw y Mc Donald, 1987). Actualmente existen tres géneros (*Cyclopes*, *Myrmecophaga* y *Tamandua*) con cuatro especies de distribución neotropical. El primero está vinculado a *Palaeomyrmidon* y los dos restantes a los demás géneros citados (sensu Hirschfeld, op.cit.). Un peculiar y discutible "oso hormiguero" es *Eurotamandua*, descrito para el Eoceno de Europa (Storch, 1981).

II.4. Registro fósil en el Uruguay

Los restos de Xenarthra del Uruguay, controlados estratigráficamente, provienen esencialmente de 3 grandes grupos sedimentarios (ver también capítulo III).

1) Formación Fray Bentos: incluye una paleomastofauna correspondiente en sentido amplio a la "Edad-Mamífero" Deseadense (Oligoceno-Mioceno inferior, Ubilla et al., 1994a). Los afloramientos de esta unidad se desarrollan fundamentalmente en la zona sur (Preciozzi et al., 1985), de donde proceden los principales datos paleontológicos, y litoral W del país.

2) Formación Camacho, parte cuspidal: constituida por depósitos parálcos de probable edad miocénica tardía de acuerdo a su mastofauna, aflorantes en el litoral de los Deptos. de San José y Colonia. Formación Raigón: suprayacente a la unidad mencionada en el Departamento de San José (Perea et al., 1994).

3) Depósitos pleistocénicos, fundamentalmente al N del país (Ubilla et al., 1994b), identificables como Formación Sopas y Formación Dolores. Gran parte de la información paleontológica sobre el Cuaternario del Uruguay es deficitaria en datos estratigráficos. Esto se cumple particularmente para depósitos del sur del país, integrables en sentido amplio al las Formaciones Libertad, Dolores y probablemente a parte de la Formación Raigón, definidas por Goso y Bossi (1966) y Goso (1972).

En las citadas unidades del Uruguay se han registrado representantes de todos los grandes grupos a excepción de Vermilingua. Entre las familias halladas están: Dasypodidae, Pamphathiidae y Glyptodontidae, representados en todos los depósitos referidos; Megatheriidae, Mylodontidae, Megalonychidae y Nothrotheriidae nov., provenientes de sedimentos neógenos y cuaternarios.

Las últimas campañas del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias han arrojado completa y novedosa información sobre la sistemática y bioestratigrafía de Xenarthra en el Uruguay, parte de la cual (Cingulata del Neógeno), fue analizada por Perea (1993 c).

II.5. Justificación y objetivos de esta tesis

Como se expresara en páginas precedentes, los Xenarthra fósiles del Uruguay constituyen un rico y variado objeto de estudio.

Los hallazgos efectuados últimamente posibilitan un análisis completo y detallado de diversos ejemplares colectados en el país.

Actualmente existe nueva información que es procesada en esta tesis. Dicha información proviene de todos los sedimentos citados en el capítulo previo. Se referirán con ubicación estratigráfica, todos los taxa de Xenarthra del Uruguay. Se describirán los materiales más completos de Pilosos fósiles del Uruguay: *Pronothrotherium mirabilis*, *Pliomorphus ameghinoi*, *Catonyx tarijensis* (= *Scelidodon capellini*), *Ranculus* aff. *scalabrinianus*, *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus*, *Megatherium americanum* y *Myloodon darwini*.

Se efectuará la revisión de ejemplares ya descritos que resulten problemáticos desde el punto de vista de su sistemática y bioestratigrafía: v. gr. complejo *Megatherium-Eremotherium*, las especies de *Lestodon* y *Glossotherium* y su asignación estratigráfica, la jerarquía taxonómica de los "Nothrotheriinae", entre otros.

Se pretende establecer el mejor control estratigráfico de la información sobre Xenarthra del Uruguay. Para ello se considerarán fundamentalmente los ejemplares con buena procedencia estratigráfica, es decir aquellos en que sea posible identificar en el campo los sedimentos de los cuales provienen. Las excepciones la constituyen los especímenes de importancia sistemática que pueden asignarse, por inferencia indirecta y con cierto grado de certeza a determinados depósitos, lo cual es aclarado expresamente en cada caso.

Algunos materiales revisados permitieron efectuar nuevas propuestas filogenéticas: "Nothrotheriinae", Mylodontinae y Scelidotheriinae.

Los Xenarthra aportan alrededor del 50% de la información sobre mamíferos fósiles del Uruguay según el catálogo de Mones y Francis (1973). Esto posibilita que buena parte de la bioestratigrafía y de las hipótesis geocronológicas y paleoambientales se fundamenten en Xenarthra. Como ejemplo de esto tenemos la propuesta de nuevas unidades bioestratigráficas tomando en cuenta los Xenarthra como fósiles característicos (Perea, 1993 c; Perea et al., 1994).

Necesariamente, se complementa la información geocronológica y bioestratigráfica proporcionada por Xenarthra, con datos de la fauna acompañante.

II.6. Metodologías específicas empleadas

Algunos enfoques sistemáticos se sustentaron en los postulados teóricos y metodológicos básicos propuestos por Hennig (1950), estableciendo la formación de grupos monofiléticos sobre estados de carácter derivados compartidos. A estos se agregan nuevas propuestas (ver Eldredge y Cracraft, 1980; Wiley, 1981 y Nelson y Platnick, 1981, entre otros). Los términos de sistemática cladística utilizados van de acuerdo con el glosario español de Sanchiz y Valdecasas (1980). Los datos para los análisis filogenéticos fueron tratados con el programa PAUP (Swofford, 1991).

La metodología y nomenclatura bioestratigráficas utilizados se basaron en Pascual et al. (1966), Hedberg (1976), Pascual y Ortiz Jaureguizar (1990) y Cione y Tonni (1995).

II.7. Estructuración de esta tesis

Gran parte de esta tesis está conformada básicamente por descripciones anatómicas y estratigráficas fundamentadas en los mejores restos de Pilosos del Uruguay y en todos los taxa de Xenarthra con buen control estratigráfico.

A partir de estas se plantean hipótesis y se extraen conclusiones sistemáticas, evolutivas y geocronológicas que aportan conclusiones regionales y continentales. Secundariamente se analiza la fauna acompañante para reforzar las propuestas cronológicas y paleoambientales.

Esta tesis se divide entonces en dos grandes partes. La primera dedicada a la bioestratigrafía, en la cual se efectuarán las caracterizaciones estratigráficas y sedimentológicas y los comentarios geocronológicos y paleoambientales que resulten de las mismas. En esta parte se hace referencia precisa a la ubicación de los taxones en cada unidad y a los especímenes asignados a cada taxa. La segunda, referente a los Tardigrada, incluirá, aparte de las descripciones, la discusión de aspectos sistemáticos y evolutivos particulares de cada grupo. Aquí se distinguirán con un número correlativo de ítem, cada taxón descrito tomando en cuenta los principales materiales. Para cada grupo de Tardigrada se efectuarán comentarios sistemáticos. La parte final está dedicada a puntualizar las principales conclusiones de la tesis.

Capítulo III: Estratigrafía



III. XENARTHRA DEL URUGUAY: EL CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO.

En este capítulo se desarrollarán las características lito y bioestratigráficas de las unidades portadoras de Xenarthros en el Uruguay. Se analizarán las principales localidades fosilíferas con buen control estratigráfico y su tafonomía. Se discutirá su correlación con unidades definidas para Argentina (Pascual et al, 1966; Marshall et al., 1983; 1984; Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Marshall y Cifelli, 1991; Flynn et al. 1991; Tonni et al., 1993; Cione y Tonni, 1995; Pascual et al. 1996). Se evaluarán las hipótesis sobre su cronología y ambientes de depositación inferidos de su fauna.

III.1. Formación Fray Bentos

Esta unidad, definida por Goso y Bossi (1966), aflora al sur y litoral Oeste del país. Está compuesta esencialmente por areniscas, limos arenosos y niveles lodolíticos, con presencia de abundante carbonato de calcio. Según Preciozzi et al. (1985) puede llegar a los 90 m de potencia. Recientemente, Veroslavsky et al. (1996) la caracterizan por areniscas finas y limolitas como litologías predominantes; fangolitas, areniscas váquicas, arcillitas y niveles de conglomerados matriz y clasto soportados que predominan hacia la base de la Formación. Por otro lado, es verificada la presencia de niveles de paleosuelos, a veces con concreciones carbonáticas o inclusive el desarrollo de pequeñas costras calcáreas. La unidad fue muy parcialmente afectada por procesos de silicificación. Caorsi y Goñi (1958) citan también la existencia de delgados niveles de cenizas volcánicas.

III.1.1. Paleontología

Los fósiles, principalmente mamíferos, provenientes de la Formación Fray Bentos son escasos y poco documentados geográfica y estratigráficamente. Entre ellos se pueden citar: *Uruguaytherium beaulieui* (Kraglievich, 1928a) ? *Scelidodon* sp. (Kraglievich, 1928b), *Dasypodon atavus*, *Doellotatus* sp. (Castellanos, 1937) *Fiandraia romeii*,? *Vasallia* sp. (Roselli, 1976), *Berthawyleeria* sp. y *Urotherium interundatum* (Castellanos, 1948), *Palmiramys waltheri* (Kraglievich, 1932), *Protypotherium* sp., *Propachyrucos schiaffinoi*, *Hegetotherium* sp. *Pseudohegetotherium palmirensense*, *Devincenzia gallinali* (Kraglievich, 1932), *Proterotherium berroi* (Kraglievich, 1930), *Proborhyaena* cf. *gigantea* (Mones y Ubilla, 1978), muchos dudosamente atribuidos a esta unidad. Francis (1975) establece para la Formación Fray Bentos la "Zona de Agrupamiento de Notoungulata". Mones (1979), propone cinco zonas de agrupamiento para esta formación, todas basadas en material único y holotípico, sin precedencia estratigráfica precisa.

Los restos mejor registrados proceden de La Fauna Local Paso del Cuello (Ubilla et al., 1994a), ubicada en la localidad del mismo nombre sobre el Río Santa Lucía, entre los Departamentos de Canelones y Florida (fig.1). Esta fauna coincide, por lo menos en parte, con la "Zona de Agrupamiento de *Propachyrucos schiaffinoi*" definida por Mones (1979). A esta Fauna Local se asignan los mamíferos más completos de la Formación Fray Bentos, algunos de ellos recientemente descritos, (Perea 1993a, 1994; Ubilla et al., 1994a). Los niveles fosilíferos de esta Fauna Local, están constituidos principalmente por litologías integrables a un sistema depositacional de tipo fluvial, con predominio de areniscas con estratificación horizontal y cruzada de bajo ángulo con intercalación de granulometrías groseras (fig.2). Los restos se encuentran desarticulados y en muchos casos con señales de transporte. Más al norte (por ejemplo alrededores de Nueva Palmira) los mamíferos fósiles, menos abundantes y peor preservados, provienen de litologías más finas constituyentes de paleosuelos.

III.1.2. Xenarthra

Los únicos representados hasta ahora en esta unidad son Cingulata, pero no se descarta el hallazgo de Pilosa, pues se registran en unidades isócronas de Patagonia (Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Pascual et al. 1996).

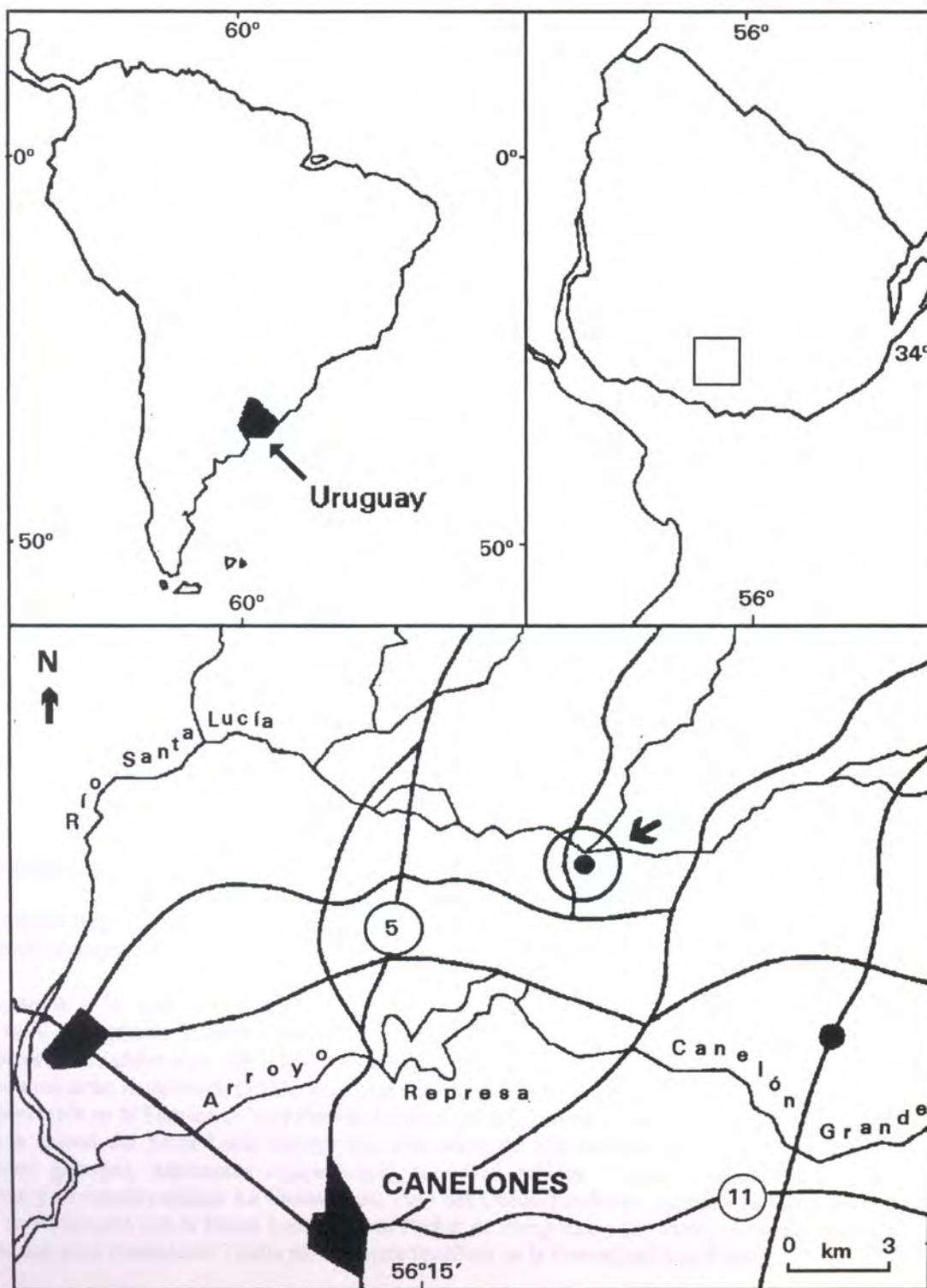


Fig.1: Ubicación geográfica del principal yacimiento fosilífero (Fauna Local Paso del Cuello) de la Formación Fray Bentos (Oligoceno superior- Mioceno inferior).

III.1.2.1. *Dasypodidae*

FC-DPV-650: *Meteutatus lageniformis*, una placa móvil. FC-DPV-687: Eutatini gen. et sp. indet., dos placas fijas unidas. Fauna Local Paso del Cuello. Parte de este material fue descrito por Perea (1993a). La placa móvil posee una figura central similar a *Proeutatus lagena*, *P. oenophorus* y *P. robustus*, pero es algo más robusta que el promedio de la homólogas de las citadas especies. El rango de variación referido por Ameghino (1897, 1902) para *M. lageniformis* incluye el tamaño y morfología observados en esta pieza. Las placas móviles corresponden a un individuo de menor tamaño pero muestran la característica diagnóstica de la tribu de poseer grandes forámenes dorsales sobre el margen posterior.

MNP-S/N. Eutatini gen. et sp. indet.: varias placas sueltas. Departamento de Colonia, Punta Gorda, Barranca de Los Loros, Puerto de Nueva Palmira. Estas placas fueron descritas y figuradas por Roselli (1976) quien las atribuye a *Dasypodon atavus*. El mismo taxón es citado por Castellanos (1948) para el "Palmirensis" de Barranca de los Loros, sin referir procedencia estratigráfica precisa. El holotipo de este taxón (Castellanos, 1925) tiene características que lo aproximan más a un Euphractini que a un Dasypodinae como lo considera este autor. Vizcaíno (1990), no lo incluye en su revisión de los Dasypodidae. Las placas descritas por Roselli (1976) se asemejan al ejemplar FC-DPV-687 de Paso del Cuello.

III.1.2.2. *Glyptodontidae*:

FC-DPV-652 y 686. Glyptodontidae gen. et sp. indet. de afinidad con Glyptatelinae-Propalaeohoplophorinae. 2 placas sueltas de diferentes individuos. Fauna Local Paso del Cuello (figs. 1 y 2). Estas placas son descritas por Perea (1994). Presentan su superficie lisa, las figuras convexas y surcos conformando ángulos agudos y a veces forámenes de gran tamaño como en los Glyptatelinae, pero poseen figuritas supernumerarias anteriores como en los Propalaeohoplophorinae.

III.1.2.3. *Observaciones*:

Castellanos (1948) cita también a *Doellotatus* sp. para el "Palmirensis" de Barranca de Los Loros, sin consignar repositorio del material.

III.1.3. Cronología

El estudio de la mastofauna de la Formación Fray Bentos permite postular una afinidad con la "Edad-Mamífero" Deseadense representada en Argentina y Bolivia (Pascual et al., 1966, Marshall et al., 1986).

El Deseadense es la "Edad-Mamífero" de mayor duración en Sudamérica. Se extiende desde 34 M.A. hasta 21 M.A. (Oligoceno inferior-Mioceno inferior). Esto se basa en datos paleomagnéticos y radioisotópicos (MacFadden et al. 1985; Marshall et al., 1986).

Algunos años atrás, Kraglievich (1932) reconoció una fauna correspondiente al piso "Deseadense" en Uruguay, contenida en la Formación Fray Bentos. De acuerdo con trabajos previos, los depósitos de esta unidad en la cuenca del Santa Lucía incluye una asociación de taxa característicos del Deseadense: *Proborhyaena gigantea*, *Meteutatus lageniformis*, *Scarrittia robusta*, *Propachyrukhos schiaffinoi*, Notohippinae y Archaeohyracidae. La Fauna Local Paso del Cuello puede ser asignada al Deseadense basándose en similitudes con la Fauna Local Scarritt Pocket de Patagonia, y por tanto, se puede inferir, en principio una edad Deseadense Tardío para la parte fosilífera de la Formación Fray Bentos.

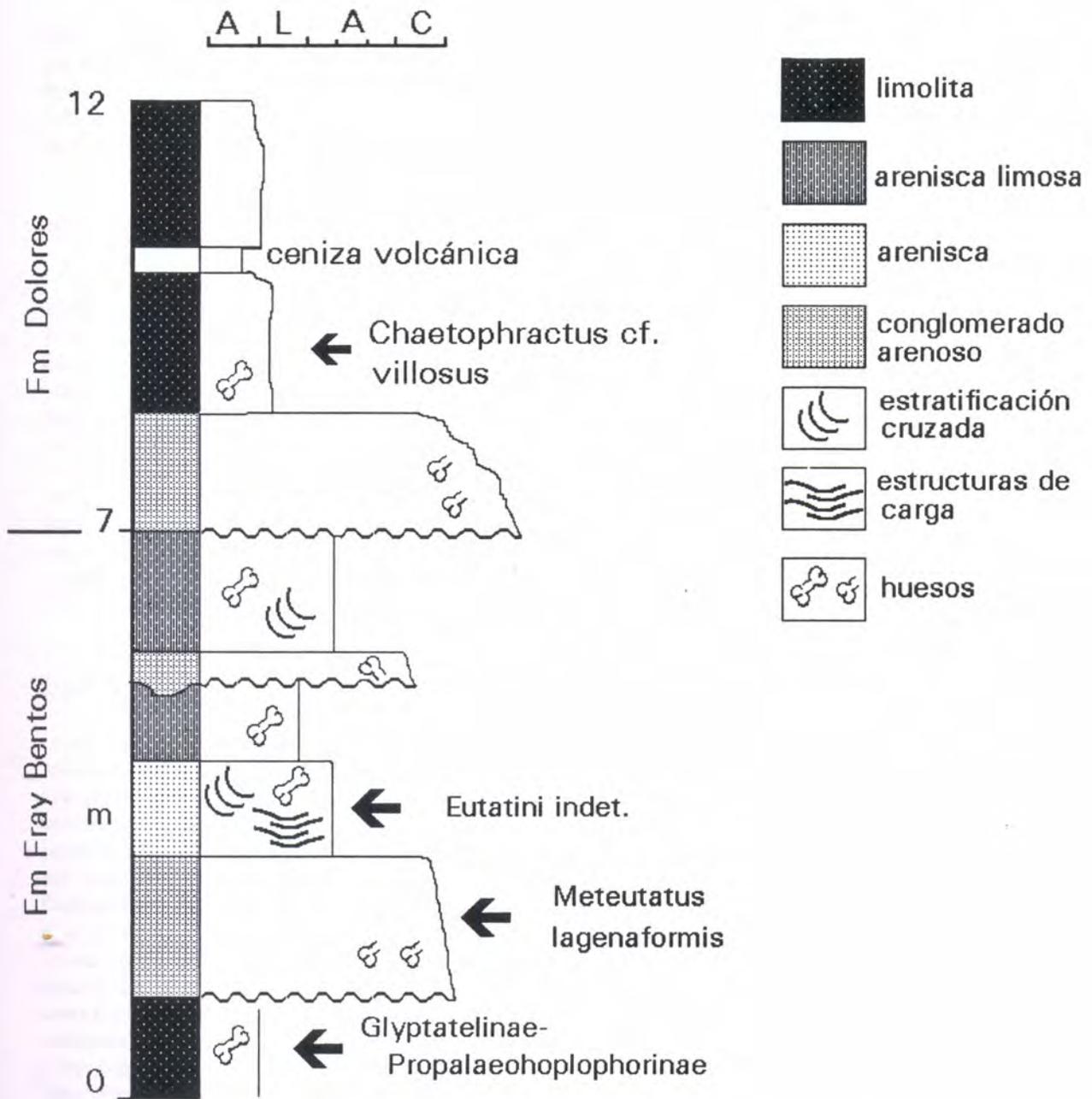


Fig.2: Columna estratigráfica esquemática y ubicación de los fósiles en Paso del Cuello

III.1.4. Ambientes de depositación

Con respecto a los ambientes de depositación de la Formación Fray Bentos existen variadas opiniones. Preciozzi et al. (1985), atribuyen a esta formación un ambiente continental de clima semiárido, con depositación eólica, con evidencia de transporte acuático y en forma de flujos de barro hacia la base. Bossi y Navarro (1991) proponen para estas condiciones generales de aridez, creciente hacia la cima.

Veroslavsky et al. (1996) expresan que las características texturales, sus estructuras sedimentarias y la geometría de los litosomas, permiten relacionar la génesis de estos depósitos a la actuación de procesos gravitacionales (flujos de barro y procesos de remoción en masa) y fluviales, a los que se intercalan episodios eólicos. Es difícil, al momento, dada la escasez de datos, proponer a base de la fauna de la Formación Fray Bentos un posible contexto paleoecológico. Se puede establecer, en principio, que la diversidad mastofaunística hasta ahora observada, no es coincidente con ambientes de extrema aridez.

III.2. Depósitos Neógenos y el "Ensenadense"

Los sedimentos infrayacentes a la Formación Libertad (ver III.3), y sobrepuestos a la Formación Fray Bentos (ver II.1.), portadores de *Xenarthra*, afloran principalmente en la región S-SE del Uruguay, Deptos. de San José y Colonia. Están compuestos por las siguientes unidades: 1) los sedimentos marinos de la Formación Camacho definida por Goso y Bossi (1966), de los cuales su parte cuspidal, de ambiente marginal, aflorante en el Departamento de San José, puede corresponder a la Formación Kiyú definida por Francis y Mones (1965) 2) depósitos fluviodeltaicos integrables a la Formación San José (Francis y Mones, 1965), equivalentes a la Formación Raigón (Goso y Bossi, 1966) y probablemente, por lo menos en parte a la Formación Maldonado (Francis y Mones, 1966b) o piso "Maldonadense" de Rusconi (1934). Parte de esta unidad puede integrarse al Pleistoceno inferior-medio ("Edad-Mamífero" Ensenadense, Pleistoceno inferior y medio). El conjunto fosilífero en cuestión, primeramente analizado por Kraglievich (1932) y Castellanos (1948), fue asignado al "Mesopotamiense" por estos autores. Goñi y Hoffstetter (1964) expresan que la fauna contenida en esos afloramientos se podría relacionar con el "Chasicense" argentino, pero abarcaría un intervalo mayor ya que contiene especies del "Hermosense".

III.2.1. Formación Camacho, parte cuspidal (=Formación Kiyú)

El límite entre la Formación Camacho y la suprayacente Formación San José (=Formación Raigón) aparenta ser transicional, existiendo una serie de litologías intermedias entre ambos sistemas depositacionales. Entre estas, se destacan los sedimentos de la Formación Kiyú (Francis y Mones, 1965), caracterizados por psamitas finas a muy finas, algo limosas de color gris oliva pálido algo amarillento (Bossi et al., 1975). Se trata de arenitas plagioclásicas con la fracción arcillosa formada especialmente por montmorillonita y escasa caolinita e illita (Andreis y Mazzoni, 1967). Estas litologías afloran en el Departamento de San José, principalmente en el balneario Kiyú y en Arazatí (figs. 3 y 4). De Santa Ana et al. (1988) describen los citados depósitos en un perfil para las barrancas de Arazatí como arcilla limosa algo arenosa, verde, masiva, que contiene un banco compuesto de ostras. Perea et al. (1994), caracterizan estas sedimentitas como pelitas más o menos arenosas, gris verdosas, masivas que afloran sobre la plataforma de abrasión y en la base de las barrancas costeras (Ver figs.). Esta unidad también se encuentra representada en la bahía de Colonia por dos paquetes sedimentarios, una arcilla verdosa basal y una arena gruesa blanquecina cuspidal, ambas fosilíferas (fig. 5) (Kraglievich, 1932; Verde y Perea, 1992, Perea et al., 1994). Francis (1975), Mones (1979) y Bossi y Navarro (1991) correlacionan la Formación Kiyú con la parte basal de la Formación Raigón. Da Silva (1990) y Pérez-Peirano (1990) integran los depósitos de la Formación Kiyú a la Formación Camacho, probablemente como una facies cuspidal de ésta.

III.2.1.1. Paleontología

La Formación Camacho en su expresión netamente marina, ha aportado abundantísimos restos de Moluscos (Martínez, 1994) algunos selacios (Perea y Ubilla, 1990) y muy escasos restos de mamíferos, la mayoría de ellos xenartros: P. Ej. *Megalonychops fontanai* (ver Kraglievich, 1926) *Gilsolaesia bayoi* (ver Roselli, 1976) y *Vassalia* sp. procedentes del Departamento de Colonia. Los dos primeros exhumados de la Cantera Camacho de un nivel de arena muy fina friable, correspondiente a la Zónula de Agrupamiento de *Megalonychops fontanai* (Mones, 1979). Son elementos óseos aislados, evidentemente alóctonos que deben haber tenido un importante grado de transporte. El último proveniente de pelitas verdosas basales de las Barrancas de San Pedro (Calcaterra, com. pers.), se presenta muy bien preservado y articulado.

Los depósitos parálícos cuspidales aflorantes en el Departamento de San José se distinguen por la presencia de bancos de *Ostrea patagonica* (especie dominante) asociados a una diversa fauna de mamíferos continentales entre los que se destaca *Stromaphoropsis*. Francis (1975) define para la Formación Kiyú la Zona de agrupamiento de *Kiyutherium orientalis* y Mones (1979) establece además, dos zonas de agrupamiento más para esta unidad. Perea et al. (1994) proponen la biozona de *Stromaphoropsis* para estos sedimentos, con una extensión horizontal que abarca la franja costera del Departamento de San José, entre Kiyú y Arazatí y probablemente parte del Departamento de Colonia. A esta biozona se asocia un conjunto paleomastofaunístico diverso, restos de selacios, una tortuga dulceacuicola, *Phrynops* aff. *geoffroanus* (ver Perea et al, 1996), un flamenco (ver Ubilla et al. 1990) y cetáceos (Kraglievich, 1932; Verde y Perea, 1992; Perea et al. 1994).

Los mamíferos provenientes de esta unidad se encuentran por lo general bien preservados y parcialmente articulados y evidencian, según De Santa Ana et al. (1988) un área de acumulación con diferente grado de transporte, aunque siempre escaso, denotando también condiciones de exposición subaérea previas a su sepultamiento definitivo.

III.2.1.1.1. Xenarthra

Abarcan una importante diversidad que refleja el contexto faunístico del grupo en diversas regiones del continente durante el Mioceno superior.

III.2.1.1.1.1. *Dasypodidae*:

FC-DPV-457: Euphractini gen. et sp. indet. Una placa fija, probablemente del lado derecho del escudo pélvico. FC-DPV-624: *Proeuphractus limpidus*. Gran parte del cráneo conteniendo el paladar con los últimos 6 molariformes izquierdos y los últimos 5 derechos, basiesfenoides y parte de la región frontal, escamosal y región auditiva derechos, ramas maxilares de los arcos cigomáticos; 37 placas articuladas correspondientes a 5 bandas móviles, 22 placas móviles sueltas y 9 fragmentos; 3 placas del escudo pelviano, dos de ellas marginales, 3 placas caudales; gran parte de la mano y diáfisis humeral izquierdas; vértebra compuesta. Ambos especímenes provienen de Puerto Arazatí. (fig. 3) y fueron descritos por Perea (1993a) y Perea y Scillato-Yané, (1995). El último representa la ampliación de diagnóstico a nivel craneano de la especie.

III.2.1.1.1.2. *Pampatheriidae*:

Kraglievichia paranense: FC-DPV-630, una placa del escudo escapular, un fragmento distal de placa móvil, 18 placas caudales y dos vértebras caudales. FC-DPV-632, una placa semimóvil, una del escudo escapular y un fragmento de placa similar a ésta, otra placa probablemente del escudo pélvico y un fragmento de placa similar a ésta. Proveniente de Puerto Arazatí. Ambos especímenes se hallaban muy cercanos, al mismo nivel, por lo que podría tratarse del mismo individuo, lo que se ve sustentado por la similitud en tamaño y morfología de las piezas. El tamaño y la presencia de dos surcos paralelos delimitando la figura central coinciden con *Kraglievichia*, descartándose otros géneros neógenos de la subfamilia que no poseen estos surcos: *Vassalia* y *Plaina* (Castellanos, 1937). Las placas de

Kraglievichia paranense, por ser menores y de relieve externo más acentuado, son diferenciables también del género típico de la subfamilia, *Pampatherium* del Pleistoceno sudamericano.

MRSC- S/N. *Vassalia maxima*. Gran parte de la coraza con cráneo adosado. Barrancas de San Pedro.

III.2.1.1.1.3. *Glyptodontidae*:

Complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis*: FC-DPV-475 y 595: cráneo, mandíbula, mitad posterior de la coraza y fragmento anterior de esta, tubo caudal, placas cefálicas, atlas y vértebra compuesta, húmero y mano izquierdos, algunas placas de anillos caudales, pelvis, vértebras sacras y caudales. Todo de un mismo individuo. FC-DPV-273: ocho placas y media y un pequeño fragmento. Tres de la zona lateral posterior y dos de la zona lumbar. FC-DPV-390: fragmento de coraza de la región lateral izquierda. FC-DPV-428: fragmentos de anillos y de vértebras caudales. FC-DPV-541:(figs. 18 a 21) tubo caudal casi completo. FC-DPV-583: Porción posterior de paladar con M7-M8 de ambos lados, fragmento craneano post-cigomático, mandíbula con m6-m8 bien preservados, atlas, vértebra compuesta y fragmento pequeño de coraza de la región lateral anterior. Procedentes de Puerto Arazatí (fig 3).

MMC-888: Tubo caudal completo, penúltimo anillo caudal suelto, fragmento del antepenúltimo anillo caudal, escudo cefálico incompleto, cráneo, gran parte del caparazón de las zonas lateral y central. (Holotipo de *Stromaphoropsis benvenutii*). MMC-880: Tubo caudal incompleto, escudo cefálico, húmero derecho, radio derecho, fémur izquierdo sin la parte proximal, extremo proximal del radio izquierdo, ulna derecha, astrágalo izquierdo, huesos del pie y de la mano, atlas, costillas, fragmentos de caparazón. (holotipo de *S.rebuffoi*). MPM-2189: fragmento de coraza y placas sueltas, fragmentos de mandíbula, hipapófisis caudal, una vértebra caudal y mitad posterior del maxilar superior con los M7 y M8 derechos y M6, M7 y M8 izquierdos (holotipo de *S.scavinoi*). MPM-2314: fragmento de 16 placas del caparazón dorsal, placas sueltas, húmero derecho sin la articulación proximal, ulna izquierda y articulación proximal de la derecha. MPM-2149: placas sueltas del caparazón dorsal, fragmentos de huesos largos y una pequeña porción de mandíbula. MPM-2166: una placa suelta. MPM-2313: placas dorsales, fragmentos de coraza, partes de anillos caudales (holotipo de *Berthawyleria gracilis*). MPM-2312,2143,2158,2306: 20 fragmentos de huesos largos, parte de una hipapófisis caudal, placas sueltas. IFR-265: Parte distal de tubo caudal (holotipo de *B.uncinata*). FC-DPV-5.(No. anterior 23.VIII.63.1): extremo distal de tubo caudal (holotipo de *Pseudoplohophorus francisi*). FC-DPV-49 (No.anterior 27-XI-64-5): fragmento de coraza con 23 placas articuladas de la zona anterior lateral. MPM-2257: fragmento de tubo caudal (holotipo de *Teisseiria berroi*). MPM-2741: fragmento distal de tubo caudal faltando parte del apex y de la cara inferior (holotipo de *T.compressa*) FC-DPV-55 (Nº anterior 27-XI-64-11): una placa de la zona medio lateral lumbar. FC-DPV-384: placa dorsal anterior, groseramente rómbica, figura central elíptica y 12 figuras periféricas. CAR-151: fragmento de la zona lateral de la coraza. CAR-337: placa media central posterior de escudo cefálico. Procedentes de las Barrancas. de San Gregorio (fig 4). MNHN-1248 (holotipo de *T.coloniensis*). Bahía de la ciudad de Colonia.

La descripción detallada de estos materiales puede verse en Castellanos (1940, 1954) y Perea (1993, Ms. Sc.).

A este complejo pertenece el holotipo de *Pseudoplohophorus orientalis*, un tubo caudal procedente de Paysandú.

Otros *Glyptodontidae* se atribuyen dudosamente a esta unidad: MNHN-111: holotipo de *Eleutherocercus vilardeboi*, extremo distal de tubo caudal; *Palaeodaedicurus* sp.(citado por Castellanos, 1931 y Kraglievich, 1932). Ambos de la bahía de Colonia.

III.2.1.1.1.4. *Nothrotheriidae* nov.

FCDPV-271: *P.mirabilis*, gran parte del cráneo y hemimandíbula izquierda. Puerto Arazatí.

III.2.1.1.1.6. *Megalonychidae*

MNHN-444: *Megalonychops fontanai* (holotipo), gran porción de húmero derecho carente de epífisis distal. MNP-322: *Gilsolaesia bayoi*, tibia derecha y gran parte del peroné Departamento de Colonia, Cantera Camacho. FCDPV-609: *Pliomorphus ameghinoi*, porción posterior craneana de la cual se conserva la bóveda y la región occipital, los escamosos, gran parte del basiesfenoides y restos del maxilar derecho con el M4. Bahía de la ciudad de Colonia.

III.2.1.1.1.7. *Myodontidae*

FCDPV-462: *Ranculus* aff. *R. scalabrinianus*, mandíbula sin dentición, con la rama derecha muy deteriorada. Puerto Arazatí. Col. Teisseire s/n: *Prolestodon atavus*, fragmento mandibular anterior (holotipo). Bahía de Colonia.

III.2.1.2. Cronología

La Formación Camacho corresponde al Mioceno. Esta unidad se correlaciona por su fauna de invertebrados con las Formaciones Paraná y Puerto Madryn de Argentina (Martínez, 1994).

Kraglievich (1928b; 1932) encontró afinidades de la fauna hallada en las barrancas de San Gregorio (Kiyú) con el "Mesopotamiense" argentino. Ese "piso" actualmente se corresponde con la Formación Ituzaingó, suprayacente a la Formación Paraná. La edad de esta formación resulta problemática ya que sus fósiles representan una mezcla de diferentes "Edades-Mamífero", incluyendo el Chasiquense (Mioceno medio), Huayqueriense (Mioceno superior) y Montehermosense (Plioceno inferior) (Pascual, 1970; Pascual y Bondesio, 1982). La paleomastofauna de la Formación Kiyú fue asignada por Francis y Mones (1965, 1966a) al Montehermosense, sobre la base de toda la mastofauna hallada, con o sin control estratigráfico, y al grado evolutivo del roedor *Kiyutherium orientalis*. Posteriormente *K. orientalis* es hallado en depósitos de Argentina y probablemente de Perú y Brasil asignables al Huayqueriense (Pascual y Bondesio, 1982; 1985; Frailey, 1986). Posteriormente, Perea et al. (1994) proponen, a base de la fauna indudablemente incluida en los depósitos de esta formación, una edad Huayqueriense. Es importante aclarar que gran parte de la mastofauna procedente de las barrancas de San Gregorio descrita por autores precedentes, corresponde a elementos hallados sueltos en la resaca de la playa. En las barrancas de las costas de San José se observan espesores que en algún caso superan los 30 m y varias unidades litoestratigráficas implicadas, abarcando un lapso de tiempo probablemente desde el Mioceno superior hasta el Pleistoceno inclusive. Esto hace que el material procedente de ellas, que no tenga un buen control estratigráfico, carezca de valor a los efectos de la datación relativa de los distintos restos que integran el mencionado paquete sedimentario. La amplitud de información procedente de diferentes niveles, producto de la consideración del material rodado, puede ser lo que llevó a proponer en principio una similitud con la fauna complejiva del "Mesopotamiense".

III.2.1.3. Ambientes de depositación

Los elementos faunísticos de la parte cuspidal de la Formación Camacho (=Formación Kiyú), con formas claramente autóctonas (banco de ostras), parautóctonas (selacios, cetáceos, tortugas dulceacuícolas) y alóctonas (mamíferos terrestres), permiten proponer un ambiente marginal para los depósitos implicados. Andreis y Mazzoni (1967), luego de un detallado análisis sedimentológico, proponen para la Formación Kiyú un ambiente depositacional litoral, posiblemente de playa frontal. De Santa Ana et al. (1988) interpretan que las evidencias litológicas y paleontológicas de los términos basales en los alrededores de Arazatí, indican un ámbito de sedimentación de llanura de marea con ligero aporte de aguas fluviales generando un sistema hiposalino de aguas someras, templadas y calmas, en concordancia con las condiciones necesarias para el desarrollo de un banco de ostras (Parodiz, 1948; Bianchi, 1969). El hecho de que los ejemplares de esta especie crezcan cementados unos con otros formando verdaderos bancos, hace que éstos se fosilicen *in situ*, siendo entonces las condiciones

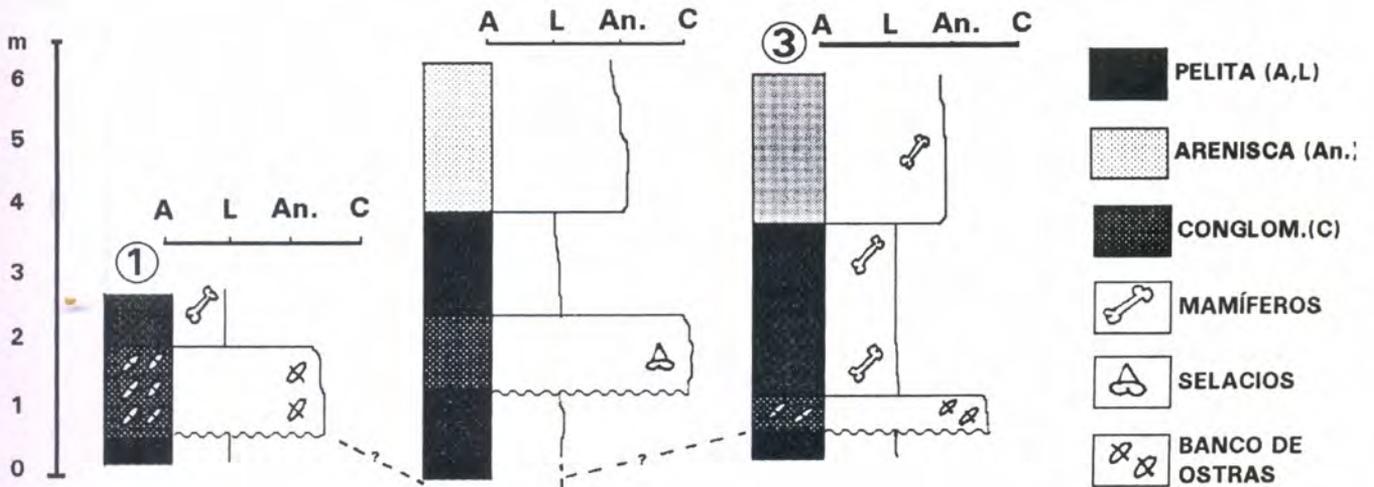
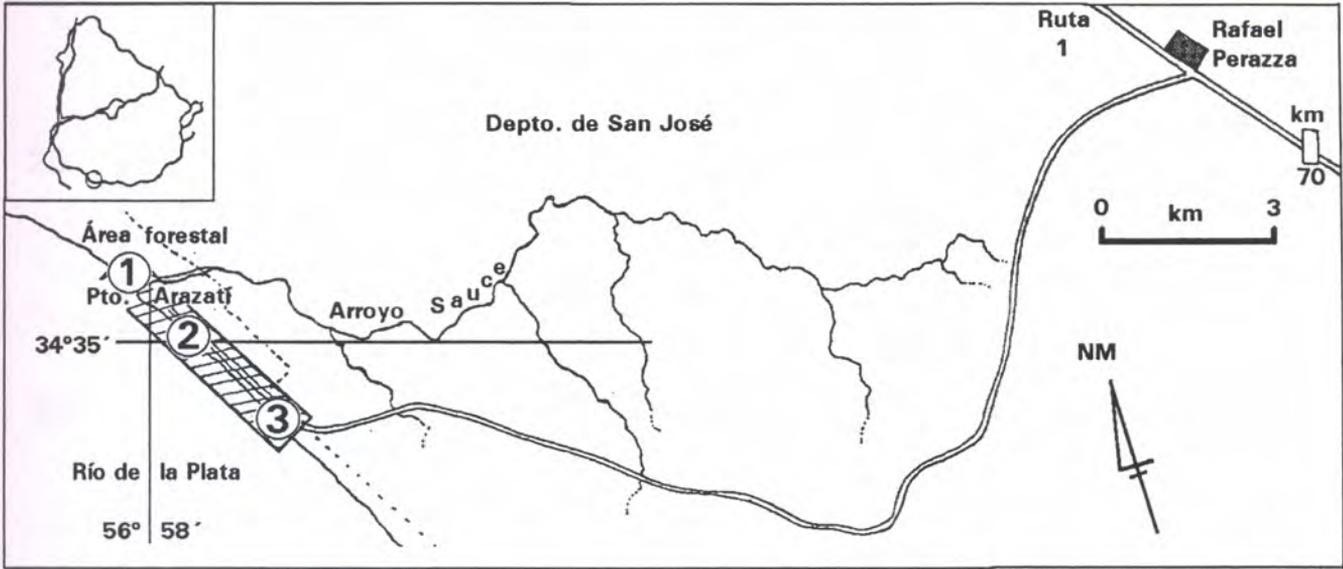


Fig.3: Procedencia geográfica y estratigráfica de los fósiles de Puerto Arazatí

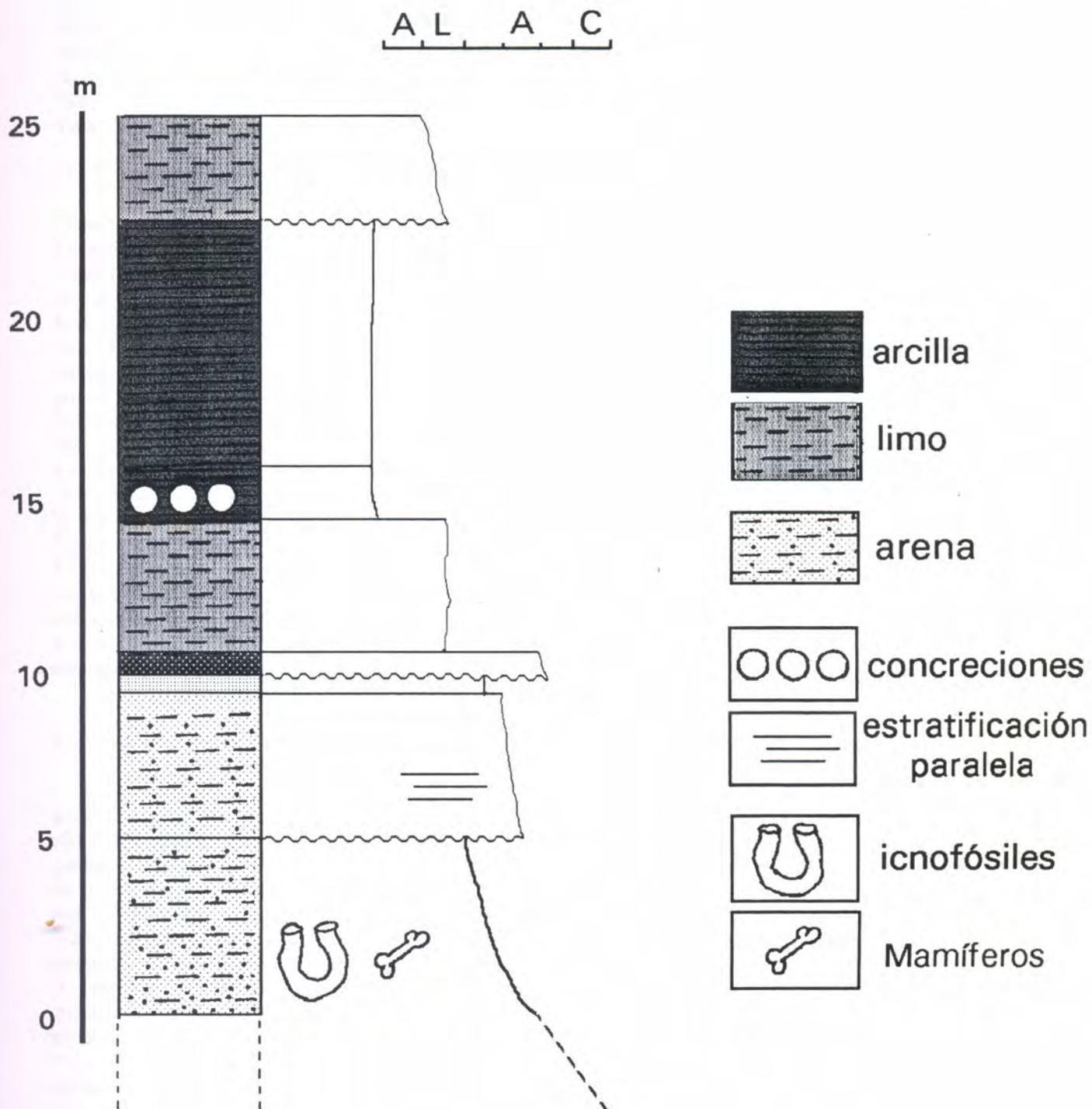


Fig. 4: Columna estratigráfica esquemática de la localidad de Kiyú, Departamento de San José.

ambientales inferidas válidas para el propio lugar del hallazgo (De Santa Ana et al. 1988). La presencia de individuos de pequeña, mediana y gran talla, también sustenta la autoctonía de este yacimiento. Los flamencos (Phoenicopteridae) sugieren en principio cuerpos de agua salinos o alcalinos de poca profundidad (Sibley et al. , 1969) a lo que se agrega la existencia de elementos propios de ambiente dulceacuícola como *Phrynos* (Gasparini et al. 1986). El reducido grado de transporte que muestran los elementos de mamíferos terrestres (ver más arriba), refleja una cercanía de su habitat con el ambiente de depositación, pudiendo haber llegado al mismo por arrastre fluvial. Algunos taxa (por ejemplo Nothrotheriinae) pueden estar marcando la presencia de áreas arboladas cercanas (Perea, 1989, Scillato-Yané et al. 1995).

III.2.2. Formación San José (=Formación Raigón)

Como se expresó (ver III.2.1.), su límite con la subyacente Formación Camacho aparenta ser transicional. Su mejor expresión se observa en Kiyú con espesores cercanos a los 25 m. De allí y de Arazatí provienen los restos fósiles mejor documentados para dicha unidad. Francis y Mones (1966a), dividen a la Formación San

José en dos secciones: a) la sección inferior, constituida por arcillas gris verdosas hasta gris amarillentas, limos y limos arenosos grises y gris amarillentos, y arenas amarillentas (hasta ocráceas) con estructuras entrecruzadas; b) la sección superior, conformada por areniscas de grano mediano a muy grueso, con niveles psefiticos intercalados, de reducido espesor, mostrando estructuras entrecruzadas fácilmente determinables. Las caracterizaciones litológicas de la Formación Raigón incluyen areniscas finas a gravilosas, areniscas conglomerádicas y conglomerados, niveles y lentes de arcillas masivas y areniscas arcillosas, con desarrollo de concreciones y estructuras paralelas y cruzadas (Goso y Bossi, 1966, Preciozzi et al, 1985; Bossi y Navarro, 1991). De Santa Ana et al (1988) integran estas litologías a la "Subsecuencia superior fluvial" de la secuencia Mio-Pliocena del SW del Uruguay. Francis (1975), Mones (1979) y Bossi y Navarro (1991), establecen una correspondencia entre la parte cuspidal de la Formación Raigón y La Formación San José. Los dos primeros la correlacionan también parcialmente con la Formación Maldonado. Los mayores espesores constatados para la Formación Raigón son del orden de los 70 m (Preciozzi et al. 1985). Pérez-Peirano (1990), considera los depósitos suprayacentes a la parte cuspidal de la Formación Camacho, aflorantes en la costa del Departamento de San José como correspondientes a la Formación Raigón.

III.2.2.1. Paleontología

No es posible distinguir con certeza la proveniencia del material fósil rodado colectado en las playas aledañas a las barrancas del Departamento de San José sobre el Río de la Plata, pues en esta localidad afloran a lo largo de la costa, por lo menos dos unidades litológicas y en muchos casos tres (Fig. 6). Solo pueden efectuarse débiles conjeturas a partir de su coloración o los restos de sedimento adherido. Entre las unidades mencionadas se destaca, por su importante espesor expuesto, la Formación San José. En esta se han hallado pocos fósiles indudablemente incluidos. Entre estos se destacan *Cardiatherium talicei* (ver Francis y Mones, 1966a), *Licaphrium* aff. *floweri* (ver Langguth y Langguth, 1975), para las barrancas de San Gregorio (Kiyú) y *Catonyx tarijensis* (Perea y McDonald, 1996), ? *Toxodon* sp., *Dynomyidae*, *Eumegamyini* indet. y *Glyptodon* sp. para las Barrancas de Arazatí. En esta última localidad los restos de mamíferos están asociados a dientes de selacios y niveles con acúmulos de bivalvos (fig. 6). Francis (1975), establece la Zona de Agrupamiento de *Cardiatherium talicei* para esta formación, extendiendo esta biozona a la Formación Maldonado. Mones (1979), define dos zonas de agrupamiento para esta unidad, cada una basada en los dos ejemplares hasta ese momento hallados en Kiyú, y además señala que probablemente proceda de estos depósitos el holotipo de *Artigasia magna*, encontrado rodado en la playa del mismo balneario. También rodados son el cráneo de *A. magna*, el tubo caudal de *Zaphilus larranagai*, el fragmento mandibular de *Pliomegatherium* sp. y el molariforme de *Plesiomegatherium* descritos por Mones (1988). En el citado trabajo, este autor describe restos muy fragmentarios de *Doedicurus* y *Palaeolama* que asigna con dudas a esta formación, provenientes de sedimentos aflorantes en el arroyo Tarariras, Departamento de Maldonado. Los restos indudablemente

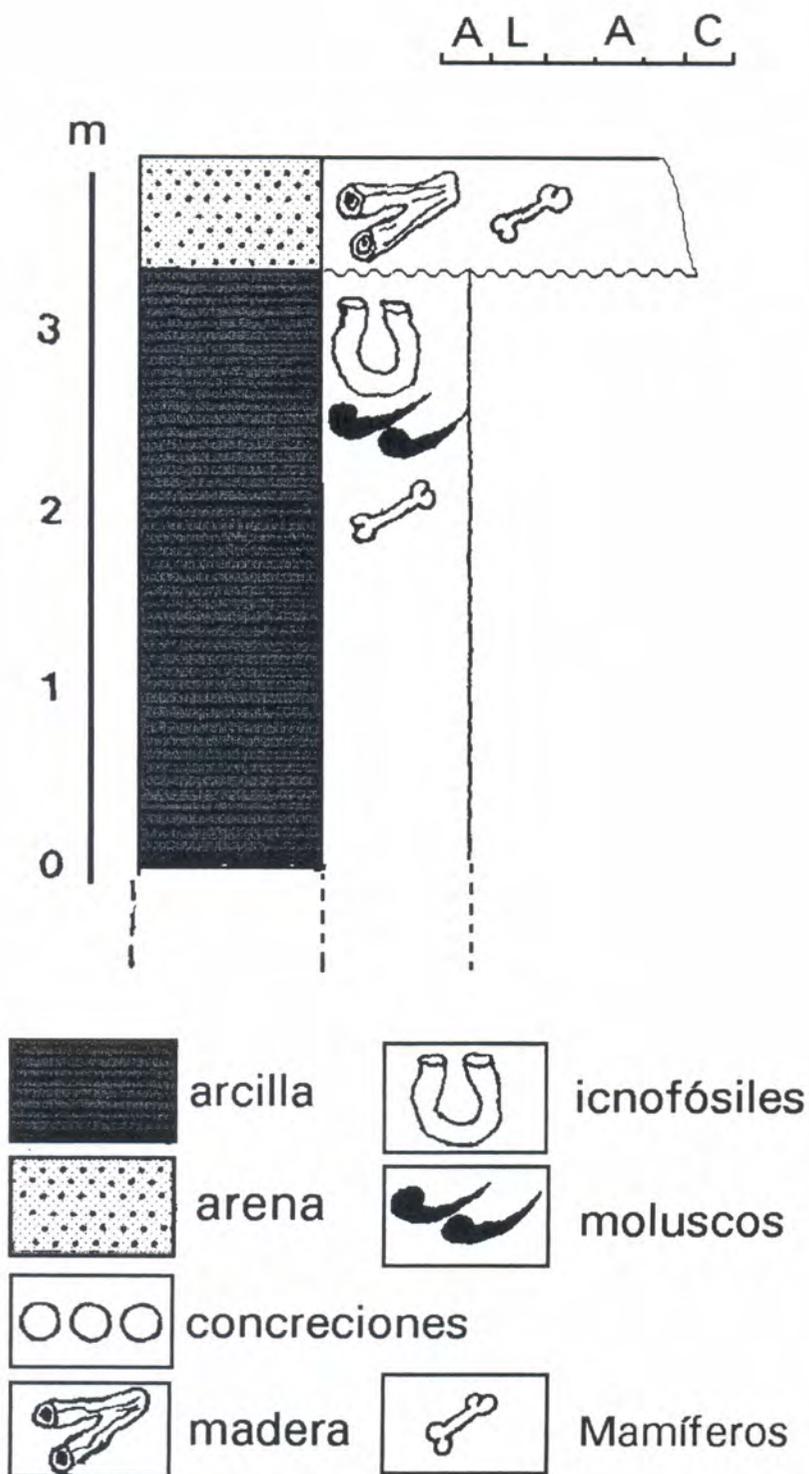


Fig.5: Perfil esquemático de la Bahía de Colonia del Sacramento.

procedentes de la Formación San José, hallados en el departamento homónimo, presentan diferentes tipos de conservación, relacionada con el grado de transporte sufrido. Los mamíferos, a excepción de *Glyptodon* sp. están articulados parcialmente y asociados a sedimentos finos. Las placas de *Glyptodon* y los dientes de selacios están relacionados con litologías más groseras y acúmulos de caparazones de bivalvos. De niveles similares parecen provenir los fósiles descritos por Mones (1988) para el Departamento de Maldonado.

III.2.2.1.1. Xenarthra

A pesar de haberse registrado pocos edentados en esta unidad, éstos constituyen los mamíferos mejor representados.

III.2.2.1.1.1. *Glyptodontidae*

FCDPV-74, 551, 690: *Glyptodon* sp., tres placas aisladas. Puerto Arazatí. Presentan el tamaño y morfología típicos del género, descartándose *Paraglyptodon* de menor tamaño y ornamentación menos acentuada.

III.2.2.1.1.2. Nothrotheriidae nov.

FCDPV-270: *Pronothrotherium figueirasi*, rama mandibular izquierda (holotipo). Puerto Arazatí (ver Perea, 1989).

III.2.2.1.1.3. Mylodontidae

FCDPV-850: *Catonyx tarijensis*, gran parte del cráneo y porción posterior de mandíbula. Puerto Arazatí. (ver Perea y McDonald, 1996).

III.2.2.1.1.4. Observaciones

Los Megatheriidae (*Eomegatherium nanum uruguayense*, *Pliomegatherium* y *Plesiomegatherium*) y Megalonychidae (*Pliomorphus* aff. *robustum* y *Menilaus berroi*), hallados rodados en las Barrancas de San Gregorio, pueden pertenecer a esta unidad o a la infrapuesta Formación Camacho.

III.2.2.2. Geocronología

La edad de la Formación San José resulta, a la luz de la evidencia disponible, un tanto problemática. Los mamíferos hallados son mayoritariamente indicadores del Cuaternario, y *Catonyx tarijensis* (= *Scelidodon capellini*) es fósil guía del Ensenadense (Scillato-Yané et al. 1995). La excepción la constituyen *Licaphrium* aff. *floweri* (ver Langguth y Langguth, 1975), el más arriba citado dinómido de Arazatí (probablemente *Artigasias magna*) y los elementos rodados citados precedentemente (ver II.2.2.1.). Con respecto a *L.* aff. *floweri*, se plantean serias dudas respecto de su determinación por parte de Langguth y Langguth (1975). En efecto, la pieza no muestra uno de los caracteres diagnósticos más claros para su indudable asignación al grupo *Licaphrium-Protherootherium*: la presencia de entocónido en el m3. La configuración de este molar en el ejemplar de Kiyú, carente, no por desgaste, de la mencionada estructura, lo aproxima más al grupo *Thoatherium-Diadiaphorus*. Langguth y Langguth (1975) observan que el "tercer lóbulo" del m3 no está presente en el ejemplar de Kiyú debido al desgaste. No se coincide en esta observación pues de los ejemplares analizados de diferentes períodos geológicos depositados en museos argentinos, resulta que aun en los más añosos pertenecientes al primer grupo citado, se aprecia claramente el entocónido en el m3. Al mismo tiempo, el resto de los caracteres analizados no son coincidentes con el segundo grupo por lo que probablemente se trate de una nueva entidad a nivel genérico o específico. El hecho de tener abundante cemento rodeando el esmalte de las coronas dentarias puede estar significando que se trata de una forma terminal afín a algún taxón chapadmalalense. La especie cuaternaria conocida, *Neolicaphrium recens*, se descarta por ser de mucho

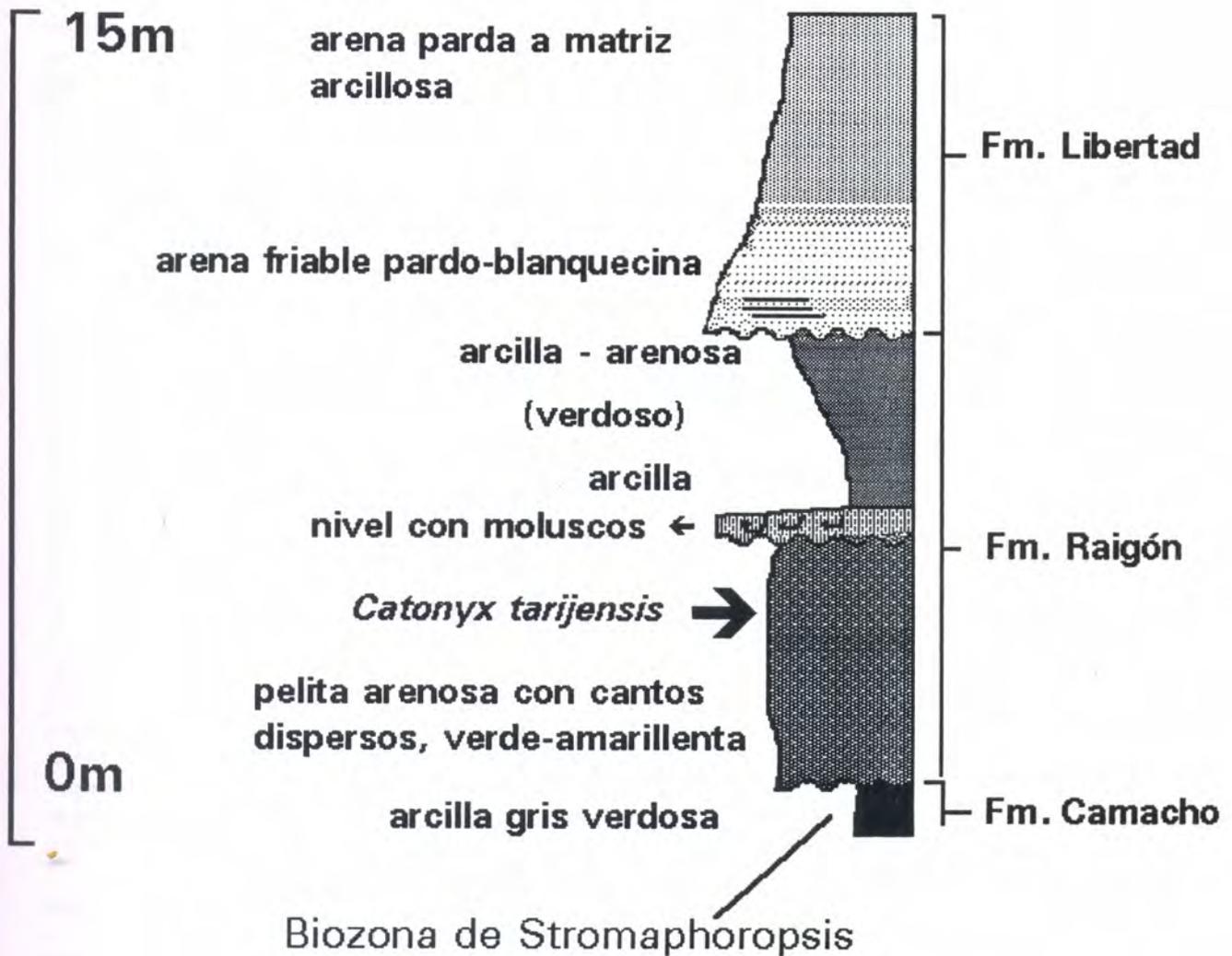


Fig. 6: Perfil esquemático de la localidad de Puerto Arazati.

menor tamaño y poseer un claro desarrollo del entocónido en m3. El dinómido afín a *A. magna* encontrado en Arazatí no se halló en estrecha asociación a los restos cuaternarios de la misma localidad, pero sí en niveles con litologías y ubicación similares. Los restos de este taxón encontrados en Kiyú, dada la cercanía geográfica, pueden ser referidos entonces con cierta propiedad a niveles similares a pesar de ser rodados. Esta especie es exclusiva del Uruguay, por lo que no es posible biocorrelacionar los estratos portadores en base a la misma, pero se puede decir que los Dynómidos tuvieron una gran diversidad durante el Mioceno superior (Pascual et al. 1996). Los restantes fósiles sin clara procedencia estratigráfica poco aportan a la discusión geocronológica: *Plesiomegatherium* tiene en Argentina un biocrón Chasiquense-Huayqueriense y dudosamente se lo cita para el Monterhermosense-Chapadmalalense (Marshall et al., 1983, Scillato-Yané et al., 1995); *Pliomegatherium* se basó en escasos restos provenientes del Friasense (Mioceno medio) y del "Mesopotamiense" argentinos (Kraglievich, 1930); *Zaphilus* es exclusivo del Uruguay, hecho que, sumado a su mala procedencia estratigráfica, limita sus propiedades para la correlación regional. Los escasos datos bioestratigráficos permiten al momento proponer una edad Chapadmalalense-Ensenadense para los citados depósitos. No se descarta que los potentes espesores de la Formación San José, puedan reflejar un lapso mayor de tiempo, concretamente el Montehermosense, por lo menos para los niveles de esta unidad más estrechamente asociados a la Formación Camacho.

III.2.2.3. Ambientes de depositación

Según Andreis y Mazzone (1967), la Formación San José refleja en su sección inferior un ambiente litoral de tipo "mud flat" y en parte quizás fluvial y su sección superior tiene su origen en un régimen continental de tipo fluvial.

Preciozzi et al. (1985) proponen para la Formación Raigón un ambiente depositacional fluvial con variaciones laterales y hacia la base a facies litorales, en condiciones de clima semiárido.

De Santa Ana et al. (1988), basándose en sedimentos de la Formación Raigón expresan que "los términos arenosos, canaliformes, dominantes en toda la sección aparecen discordantemente apoyados en delgadas capas pelíticas, seguramente restringidas a un ámbito de planicie de inundación del sistema fluvial. Las evidencias erosivas dentro de los mismos depósitos de canal y las variaciones granulométricas constantes dentro de la fracción arenosa, denotan cambios marcados en las condiciones de flujo que va desde moderado a alto. La alta relación arena-pelita, las estructuras entrecruzadas y de corte y relleno, así como las características hidráulicas del transporte, nos sugieren para esta subsecuencia depositacional, un subsistema fluvial de tipo entrelazado". La presencia de mamíferos continentales, asociados a peces y bivalvos (*Crassostrea*), hablan en favor de esta hipótesis y de la presencia de aguas salobres, por lo menos en algún momento, reflejado por los niveles portadores de este molusco. Esto puede estar relacionado con un estuario, delta o desembocadura de este sistema. Con respecto al clima reinante durante la depositación de estos sedimentos, la presencia de Scelidotheriinae es concomitante con la semiaridez propuesta precedentemente (McDonald, 1987; Scillato-Yané et al., 1995).

III.3. Depósitos pleistocénicos típicos

Están constituidos por la Formación Libertad, al S del país, su probable correlato al N, la Formación Sopas, y la Formación Dolores, aflorante en diferentes puntos en todo el país. En el S del país no es posible diferenciar litoestratigráficamente la Formación Libertad de la Formación Dolores. Los datos bioestratigráficos aún son imprecisos para establecer una distinción cronoestratigráfica entre ambas unidades. Los restos fósiles pleistocénicos del S pueden provenir de una u otra formación.

III.3.1. Formación Libertad

Definida por Goso y Bossi (1966), está compuesta esencialmente por lodolitas y loess de colores predominantemente pardos. Es abundante la presencia de carbonato de calcio expresado en muy diversas

formas: disperso, pulverulento, en concreciones ovoides huecas, en concreciones ramificadas, en concreciones ovoides con relleno parcial de arcillas (Bossi y Navarro, 1991). Son rocas friables, sin ninguna cohesión, por lo que se suelen desarrollar profundas cárcavas de erosión en su masa (Bossi y Navarro, op. cit.). Los espesores estimados no superan los 30 m (Preciozzi et al., 1985).

III.3.1.1. Paleontología de la Formaciones Libertad y Dolores.

Bossi y Navarro asignan a La Formación Libertad restos de mamíferos de los géneros *Toxodon*, *Tyotherium*, *Glyptodon*, *Macrauchenia* y *Panochthus*, pero no establecen datos más precisos de su procedencia ni citan fuentes de referencia.

Los mamíferos del S del país descritos antes de la definición de estas unidades, fueron referidos al "Pampeano" por lo que, con reservas, gran parte del material asignado a esta unidad informal puede provenir de las Formaciones Libertad o Dolores.

III.3.1.1.1. Xenarthra

Las Formaciones Libertad y Dolores han brindado una gran cantidad de xenartros, la gran mayoría muy mal documentados estratigráficamente.

III.3.1.1.1.1. *Dasypodidae*

FCDPV-638: *Chaetophractus* cf. *villosus*, placa móvil, Paso del Cuello (figs. 1 y 2) (ver Perea, 1993a). La placa coincide en forma y tamaño con los ejemplares de *C.villosus* descritos y figurados por Ameghino (1889). Es levemente más grande que el promedio de las respectivas placas de *Zaedyus pichiy*, del cual se diferencia también por tener los surcos longitudinales de esta placas menos marcados y las columnas laterales atravesadas por pequeños surcos transversales, carácter que permite diagnosticar a *Chaetophractus* (ver Scillato-Yané, 1975). MNHN-594: *Eutatus* cf. *seguini*, placa móvil, Arroyo Perico Flaco, Departamento Soriano. (Mones 1976).

III.3.1.1.1.2. *Pampatheriidae*

MRSC-897: *Pampatherium* sp., rama mandibular izquierda, Arroyo San Pedro, Departamento Colonia.

III.3.1.1.1.3. *Glyptodontidae*

MRSC-495: *Glyptodon reticulatus*, coraza casi completa con parte posterior reconstruida. 1869: *Glyptodon clavipes*, coraza sin los bordes y con pelvis adosada, Río San Juan, Departamento de Colonia. MMCs/n coraza casi completa, Arroyo Chileno de Víboras, Carmelo, Departamento de Colonia. MRSC-S/N *Panochthus tuberculatus*, coraza parcialmente reconstruida, Cda. del Baño, Martín Chico, Departamento de Colonia. MMC-1000: cráneo con casquete cefálico, dos extremidades anteriores y una posterior; FCDPV-394: *Doedicurus clavicaudatus*, 7 placas de la coraza, Arroyo Limetas (fig.7) . MRSC s/n: *Chlamydotherium oliverai*: gran parte de coraza dorsal, Arroyo Otazu, Departamento de Colonia. FC-DPV s/n: *Neuryurus rudis*, fragmentos de coraza, San Ramón, Depto. de Canelones. FC-DPV s/n: *Sclerocalyptus* sp., Arazatí, Depto. de San José.

III.3.1.1.1.4. *Megatheriidae*

MRSC-898: *Megatherium americanum*: fémur derecho, Arroyo San Pedro, Departamento de Colonia. MNHN-44: porción posterior craneana, Arroyo Vegigas, Departamento de Canelones. FCDPV-680: fémur y tibia izquierdos, fragmento de molariforme superior, Arroyo Víboras, Ombúes de Lavalle, Departamento de Colonia.



06243

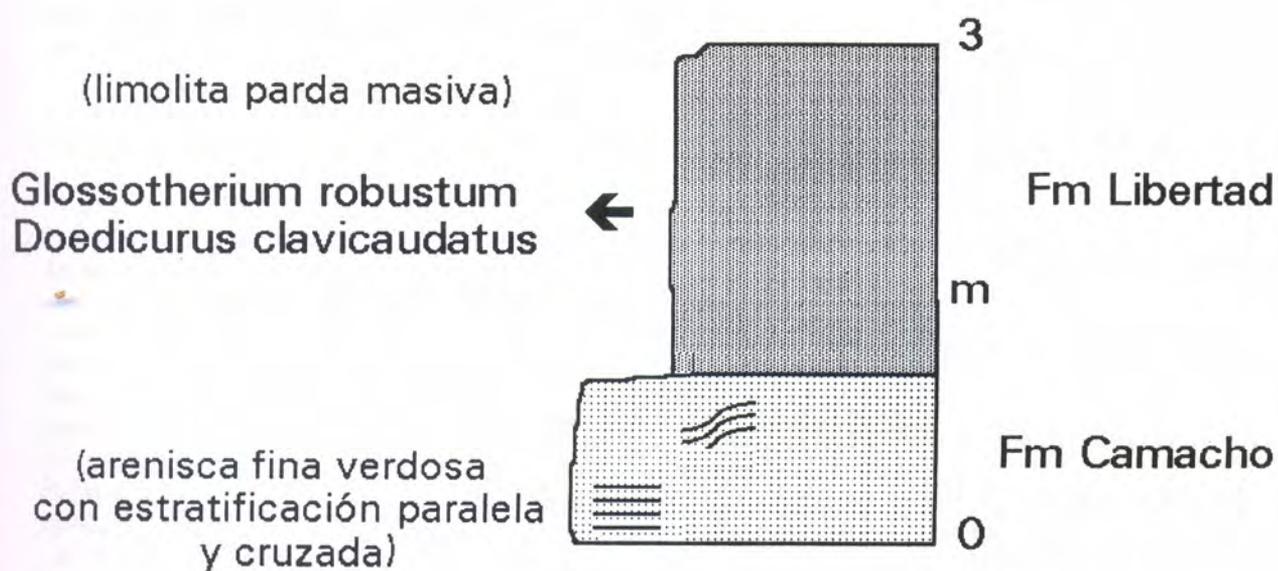
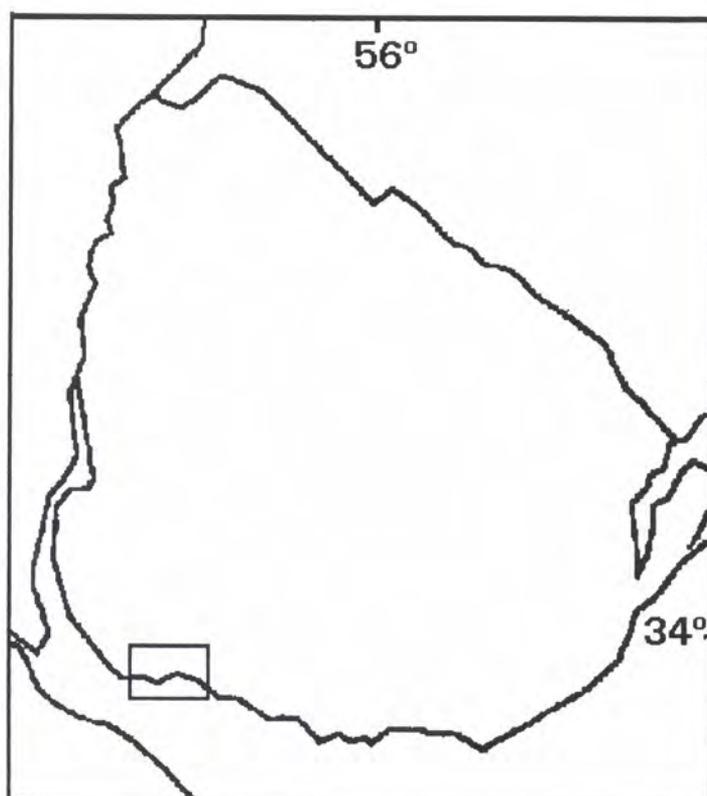


Fig.7: Ubicación geográfica y estratigráfica de Xenarthra cuaternarios del sur (Arroyo de la Limetas, Colonia).

III.3.1.1.1.5. *Mylodontidae*

Mylon darwini: MNP-Nºs. 133, 360, 472, 1191, 1575. Tres tibias, un astrágalo y una rama mandibular rodados, atribuidos con dudas por Roselli (1976) a su Formación Ventura (=Formación Dolores) y a la Formación Libertad.

Lestodon armatus: MMC s/n. Ejemplar casi completo, Bahía de Colonia. MNP-683: rama mandibular derecha, Polanco, Arroyo Árbol Solo; Departamento de Colonia.

Lestodon trigonidens: Col. Teisseire s/n. Gran parte de rama mandibular izquierda, una escápula, una tibia, vértebras y huesos del carpo y del tarso. Ciudad de Colonia. MRSC-807: cráneo completo. 1020: cráneo muy deteriorado y mandíbula. Procedentes de la Bahía de Colonia.

Glossotherium robustum: MNHN-1390: Cráneo casi completo Departamento de Colonia, Conchillas, Arroyo de las Limetas (fig. 7). FC-DPV-684: mandíbula casi completa, Departamento de Canelones, Villa Manuela, costa E del Arroyo Toledo (fig. 8). MRSC-920: cráneo, Arroyo San Juan; Departamento de Colonia.

III.3.1.2. Geocronología

A pesar de que Marshall et al. (1984) atribuyen La Formación Libertad a la "Edad-Mamífero" Ensenadense (Pleistoceno inferior y Medio sensu Tonni et al, 1993), pensamos que la información bioestratigráfica de la Formación Libertad, es muy pobre hasta el momento como para establecer diferenciaciones dentro del período Pleistoceno. Bossi y Navarro (1991) asignan a esta unidad una edad neo a mesopleistocena, por la posición estratigráfica que ocupa. El conjunto mastofaunístico proveniente de las Formaciones Libertad o Dolores es indudablemente Pleistocénico. Nuevos registros pueden propiciar una distinción cronoestratigráfica más precisa.

III.3.1.3. Ambientes de depositación

La Formación Libertad se asocia a un ambiente continental a clima semiárido con períodos de mayor humedad, que permiten acumulación de material fino por transporte eólico y su removilización junto a los mantos de alteración por escurrimiento y deslizamientos en masa y soliflucción (Preciozzi et al, 1985). Bossi y Navarro (1991: 928) expresan que "las características texturales y estructurales permiten concluir que las rocas limosas de la Formación Libertad fueron acumuladas en ambiente continental", lo que es corroborado por la fauna presente en esos momentos.

III.3.2. Formación Sopas s.l.

Esta unidad fue definida por Antón (1975) para denominar sedimentos aflorantes principalmente en los Deptos. de Artigas, Salto, Paysandú y Tacuarembó. El citado autor define para los mencionados depósitos dos unidades, la Formación Matajojo constituida por conglomerados de granulometría variable, con cantos hasta de 20 cms, subangulosos a subredondeados, poco alterados, con matriz arcillosa y calcárea y la Formación Sopas (s.str.) formada por limos de color pardo claro, masivos, localmente pueden haber limos arcillosos o arenosos, en la base puede haber cantos y en la cima carbonato de calcio como muñecos, concreciones o costras, de hasta 1.5 metros. La potencia oscila los 5 metros (fig. 9). Antón (op.cit.) considera dos momentos depositacionales diferentes para cada una de estas unidades. En este análisis, siguiendo a Ubilla (1996) se propone que ambas unidades, a las que llamaremos Formación Sopas s.l., no son más que diferentes manifestaciones de un mismo sistema en un mismo momento geológico. Panario (1988), adopta el mismo criterio unitario basado en consideraciones geomorfológicas. Las litologías y el color predominantes en esta formación, la hacen difícil de distinguir de los depósitos típicos de la Formación Libertad ubicada al S del país.



A L A C

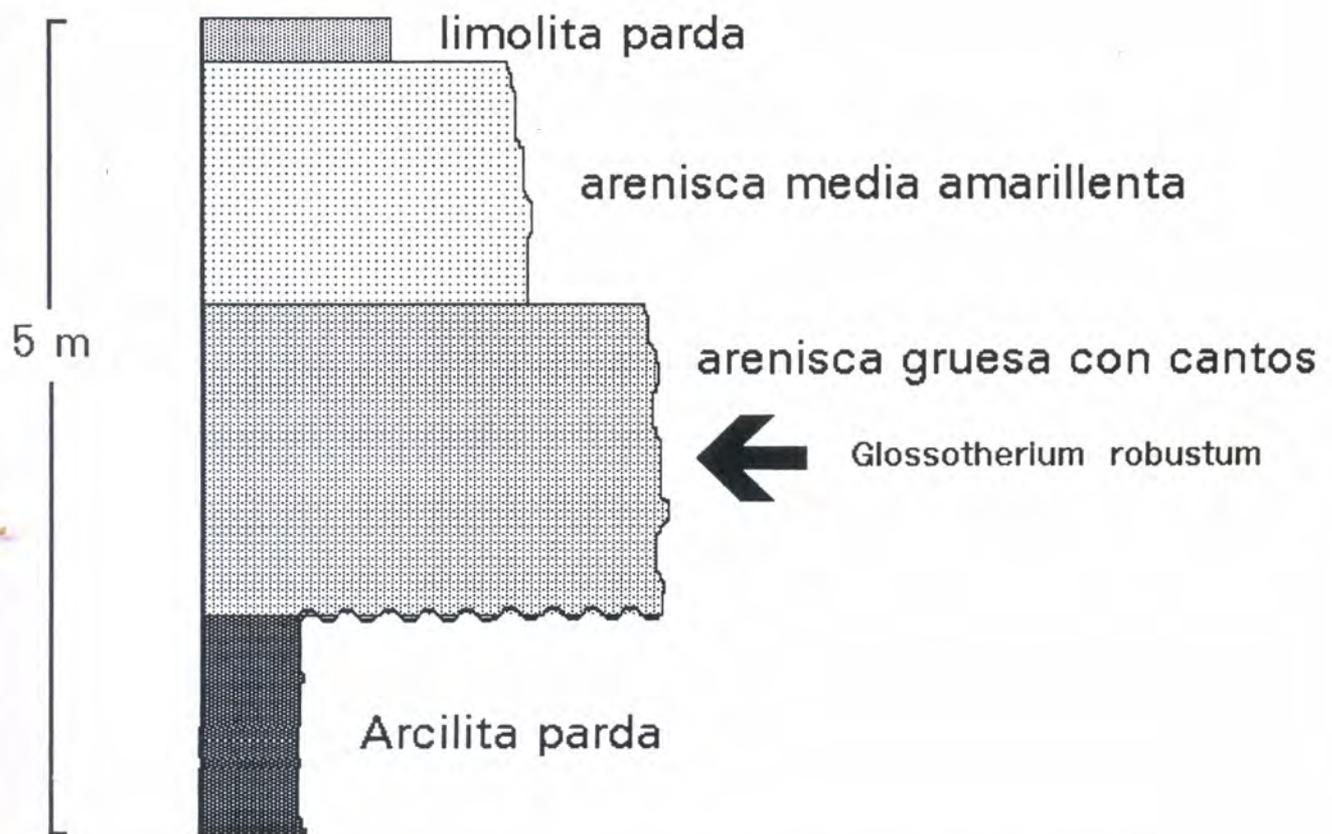


Fig.8: Ubicación geográfica y estratigráfica de Xenarthra cuaternarios del sur (Toledo, Depto.de Canelones).

III.3.2.1. Paleontología

Ubilla (1986) y Ubilla et al. (1994b), realizan un detallado estudio faunístico, ampliado por Ubilla (1996). Entre los fósiles procedentes de esta unidad predominan los mamíferos. Ubilla et al. (op.cit.) distinguen diferentes faunas locales asignables a la Formación Sopas s.l. (figs. 9-13). La Formación Sopas es una unidad muy fosilífera, caracterizada por la abundancia de mamíferos. También son frecuentes los moluscos dulceacuícolas en esta unidad (Perea & Martínez, 1989). Entre los mamíferos fósiles de la Formación Sopas figuran: *Dasyus* cf. *D. novemcinctus*; *Propraopus* sp.; *Pampatherium humboldti*; *Glyptodon clavipes*; *Glyptodon* sp.; *Panochthus tuberculatus*; *Neuryurus rudis*; *Neothoracophorus* sp.; *Megatherium americanum*; *Nothrotheriinae* g. et sp. indet.; *Glossotherium robustum*; *Lestodon armatus*; *Lestodon* sp.; cf. *Scelidotherium*; *Felis concolor*; *Felis (Puma)* sp.; *Panthera* cf. *P. onca*; *Smilodon populator*; *Dusicyon gymnocercus*; *Dusicyon* sp.; cf. *Dusicyon* sp.; *Lontra longicaudis*; *Reithrodon auritus*; *Lundomys molitor*; *Lundomys* sp.; *Coendu* cf. *C. magnus*; *Myocastor coypus*; *Cavia* sp.; *Galea* sp.; *Microcavia* sp.; *Hydrochoerus hydrochaeris*; *H.* cf. *H. hydrochaeris*; *Neochoerus* cf. *N. aesopi*; *Macrauchenia patachonica*; *Neolicaphrium recens*; *Toxodon* cf. *T. platensis*; *Toxodon* sp.; Gomphotheriidae; *Tapirus terrestris*; *Tapirus* sp.; *Equus (A.) neogeus*; *Hippidion principale*; *Catagonus* sp.; *Hemiauchenia paradoxa*; *Lama (Vicugna)* sp.; *Antifer ultra*; *Antifer* sp.; *Ozotoceros* cf. *O. bezoarticus*; *Morenelaphus brachyceros*; *Morenelaphus lujanensis*; *Morenelaphus* sp.; *Paraceros fragilis*.

El conjunto paleomastofaunístico listado proviene tanto de la fracción conglomerádica como de los depósitos finos de la Formación Sopas, aunque se observa una predominancia de fósiles procedente de los segundos. No se constata, en principio, diferencias mastofaunísticas entre ambas fracciones. Si se observa que los moluscos dulceacuícolas de mayor porte están asociados a las litologías más groseras. En algunas localidades, en particular el Arroyo Sopas, se desarrollan paleosuelos en asociación a los términos más finos cuspidales. En éstos se encuentran nidos de insectos y otros icnofósiles, además de huesos de mamíferos. Las características tafonómicas de los yacimientos son variables de acuerdo a las localidades implicadas. En donde abundan las litologías groseras (por ejemplo Fauna Local Arroyo Malo) los restos se encuentran desarticulados y en muchos casos fragmentados. En el otro extremo se encuentran las localidades (Por ejemplo Fauna Local Pintado-Urumbeba) en donde los niveles con granulometrías gruesas no están representados. En éstas se observan restos de vertebrados total o parcialmente articulados. Los moluscos, mucho más abundantes en el Arroyo Malo que en cualquier otra localidad, se hallan casi siempre desarticulados y presentan una biofábrica predominantemente desordenada, aunque en algunos niveles se observa una distribución de tipo convex-up de las valvas.

III.3.2.1.1. Xenarthra

De la riquísima mastofauna de la Formación Sopas, aproximadamente un tercio está constituida por xenartros y el 50% de su asociación típica está representada por especies de este grupo.

III.3.2.1.1.1. *Dasyopidae*

Dasyus aff. *D. novemcinctus*: FC-DPV-596: cráneo incompleto, Departamento de Salto, Fauna Local Sopas-Cañas (fig. 9) (ver Ubilla et al, 1994b). *Propraopus* sp.: MGT-575: dos placas de banda móvil; FC-DPV-733: fragmento de placa de banda móvil. Departamento de Tacuarembó, Fauna Local Curtina (figs. 10-11). MHDA-344: 38 placas desarticuladas y una placa de banda móvil, Departamento de Artigas, Fauna Local Pintado-Urumbeba; 345: 26 placas fijas articuladas y 2 placas del borde posterior del escudo pectoral, Departamento de Salto, Río Arapey Grande. FCDPV-618: 5 placas caudales, Departamento de Salto, Fauna Local Sopas-Cañas (fig.9).

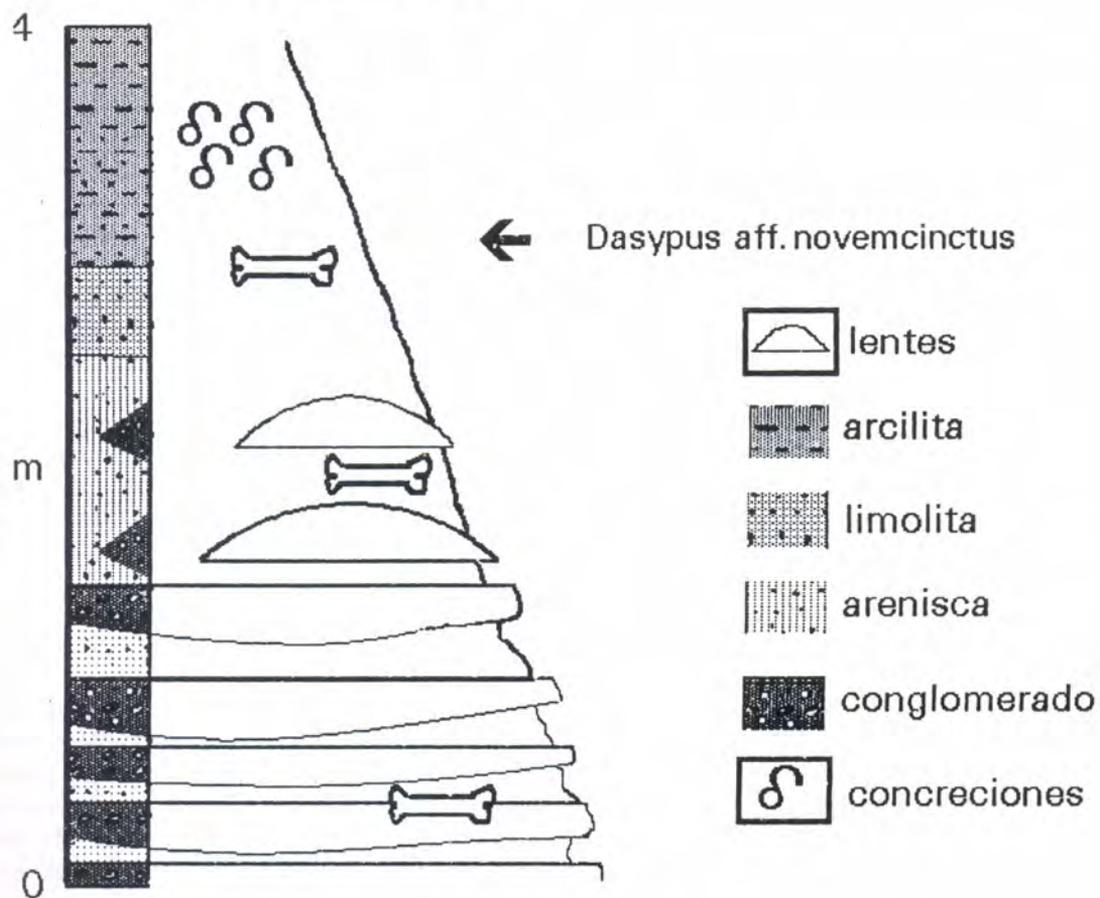
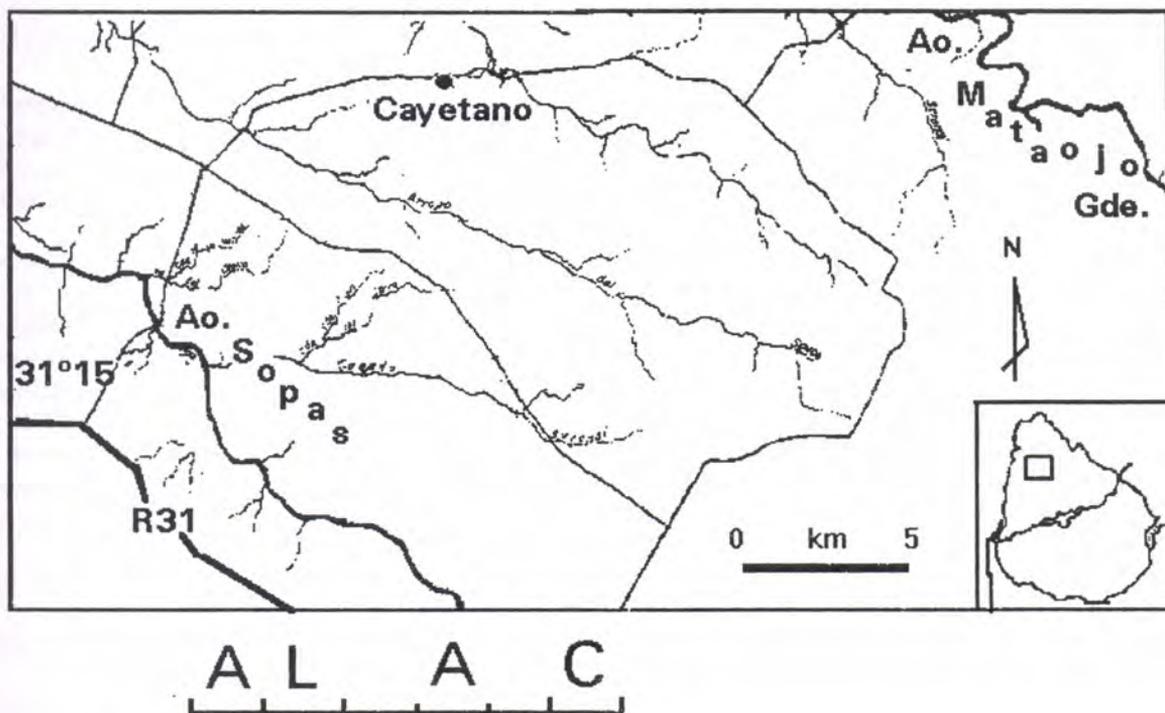


Fig.9: Localización geográfica y perfil esquemático en Arroyo Sopas, Salto.

III.3.2.1.1.2. *Pampatheriidae*

Pampatherium humboldti: MHDA-28, cráneo casi completo; Departamento de Artigas, Río Cuareim, Fauna Local Pintado Urumbeba. *Pampatherium* sp.: MGT-524, placa del escudo pélvico; FCDPV-724, 5 placas fijas anteriores del escudo pélvico, Departamento de Tacuarembó, Arroyo Malo, Fauna Local Curtina (figs.10-11).

III.3.2.1.1.3. *Glyptodontidae*

Glyptodon clavipes: MGT-437: fragmento de coraza, Departamento de Tacuarembó, Arroyo Malo, Fauna Local Curtina. MACNS-296: gran parte de coraza, Departamento de Salto, Río Arapey Grande. MHDA-318, fragmento de caparazón, Departamento de Artigas, Fauna Local Pintado-Urumbeba (figs.12-13). *Glyptodon* sp.: MHDA-71: fragmento de caparazón, Fauna Local Pintado Urumbeba (figs.12-13); *Chlamydotherium* sp.: MHDA-266, gran parte de coraza, Departamento de Artigas, Arroyo Yucutujá. *Neuryurus rudis*: MHDA s/n: pequeño fragmento de coraza; *Neothoracophorus* sp.: MHDA s/n: fragmento de coraza.

III.3.2.1.1.4. *Nothrotheriidae* nov.

Nothrotheriidae gen. et sp. indet.: MGCT-S/N: molariforme; Fauna Local Curtina (figs. 10-11)

III.3.2.1.1.5. *Megatheriidae*

Megatherium americanum: MGCT-435: molariforme inferior izquierdo, Fauna Local Curtina (Figs.10-11).

III.3.2.1.1.6. *Mylodontidae*

Glossotherium robustum: MNDA-317: mandíbula casi completa, con molariformes, cúbito derecho e izquierdo, húmero derecho, parte posterior de cráneo, atlas, huesos carpales, falanges, extremidad proximal de escápula, osículos dérmicos abundantes, dos falanges ungueales. MHDA-120: húmero izquierdo, cúbito derecho, tibia y astrágalo derechos, falange ungueal y restos de costillas, todos pertenecientes al mismo individuo. Fauna Local Pintado-Urumbeba (figs. 12-13). MHDA-181-207: fémur izquierdo, tibia derecha, astrágalo derecho, varios huesos tarsales, metatarsianos, falange, clavícula, ocho molariformes, huesos dérmicos; Departamento de Artigas, Arroyo Yucutujá, Paso del Infierno (Ubilla et al, 1994; Ubilla 1996). *Lestodon* cf. *L.armatus*: MHDA-89: fémur izquierdo, parcialmente conservado. Departamento de Artigas, Arroyo Cuaró Grande (ver Ubilla et al, 1994; Ubilla, Ms. Scr.). *Lestodon* sp.: MGCT-862, distal de fémur derecho, Departamento de Tacuarembó, Arroyo California. cf. *Scelidothierium leptcephalum*: MGCT-717, fragmento mandibular con molariformes; Fauna Local Curtina (figs. 10-11)(Ubilla et al., 1994b). FCDPV-S/N, fragmento de maxilar derecho con M1 a M3 y foramen infraorbitario; Departamento de Paysandú, cerca de Guichón, Arroyo Queguay.

III.3.2.2. Geocronología

El conjunto mastofaunístico de la Formación Sopas, con integrantes de abolengo autóctono y formas inmigrantes desde Norte América luego del intercambio Plio Pleistocénico, marca claramente una edad pleistocénica para los depósitos correspondientes a esta unidad. Desde comienzos de su estudio paleontológico se postuló para la Formación Sopas una "Edad-Mamífero" Lujanense (Ubilla, 1986). Recientemente (Ubilla et al, 1995) se han obtenido dataciones absolutas de diferentes localidades de la Formación Sopas. Estas confirman los resultados obtenidos a base del estudio paleomastofaunístico. De acuerdo a dichas dataciones, basadas en hueso, conchilla y madera, se estimó para la Formación Sopas una edad superior a los 40.000 años. Esto no contradice, en principio, la postulación de su pertenencia a una "Edad-Mamífero" Lujanense (Pascual et al. 1966), piso Lujanense (Tonni, 1990). Es posible

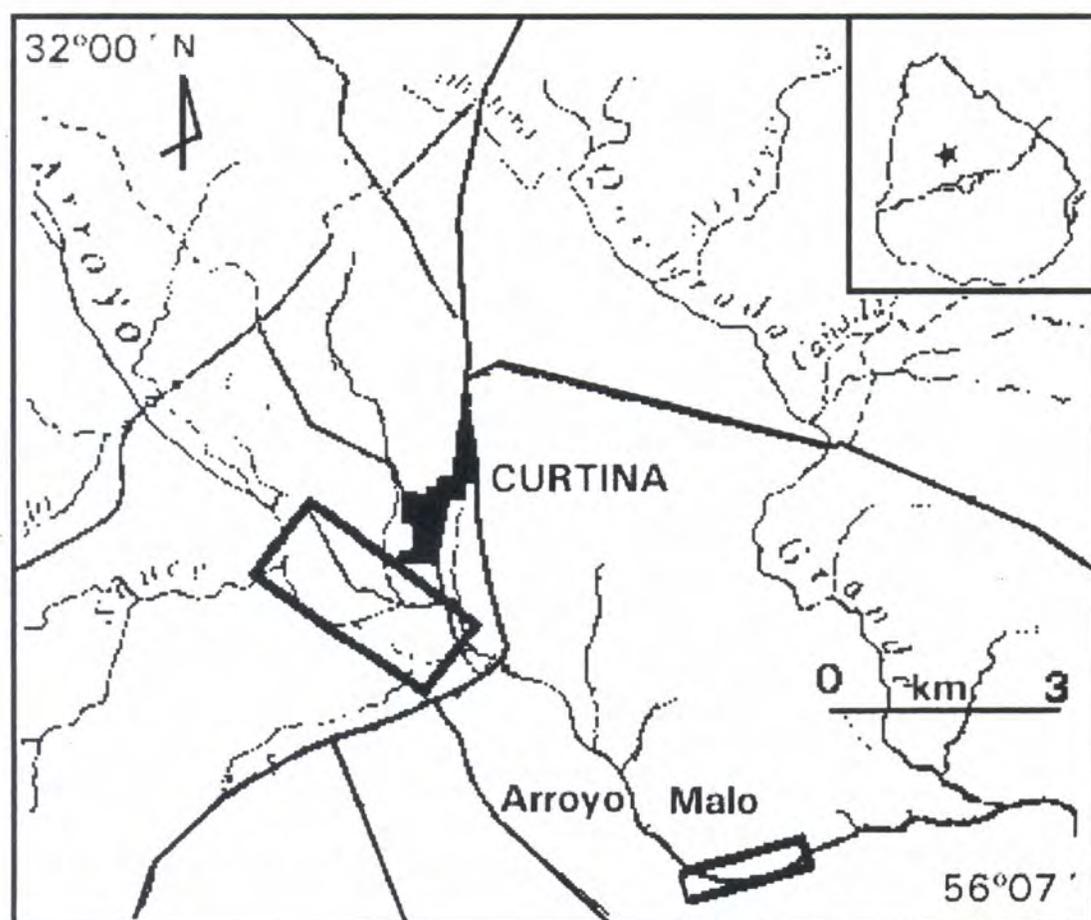


Fig.10: Fauna Local Curtina. Ubicación geográfica.

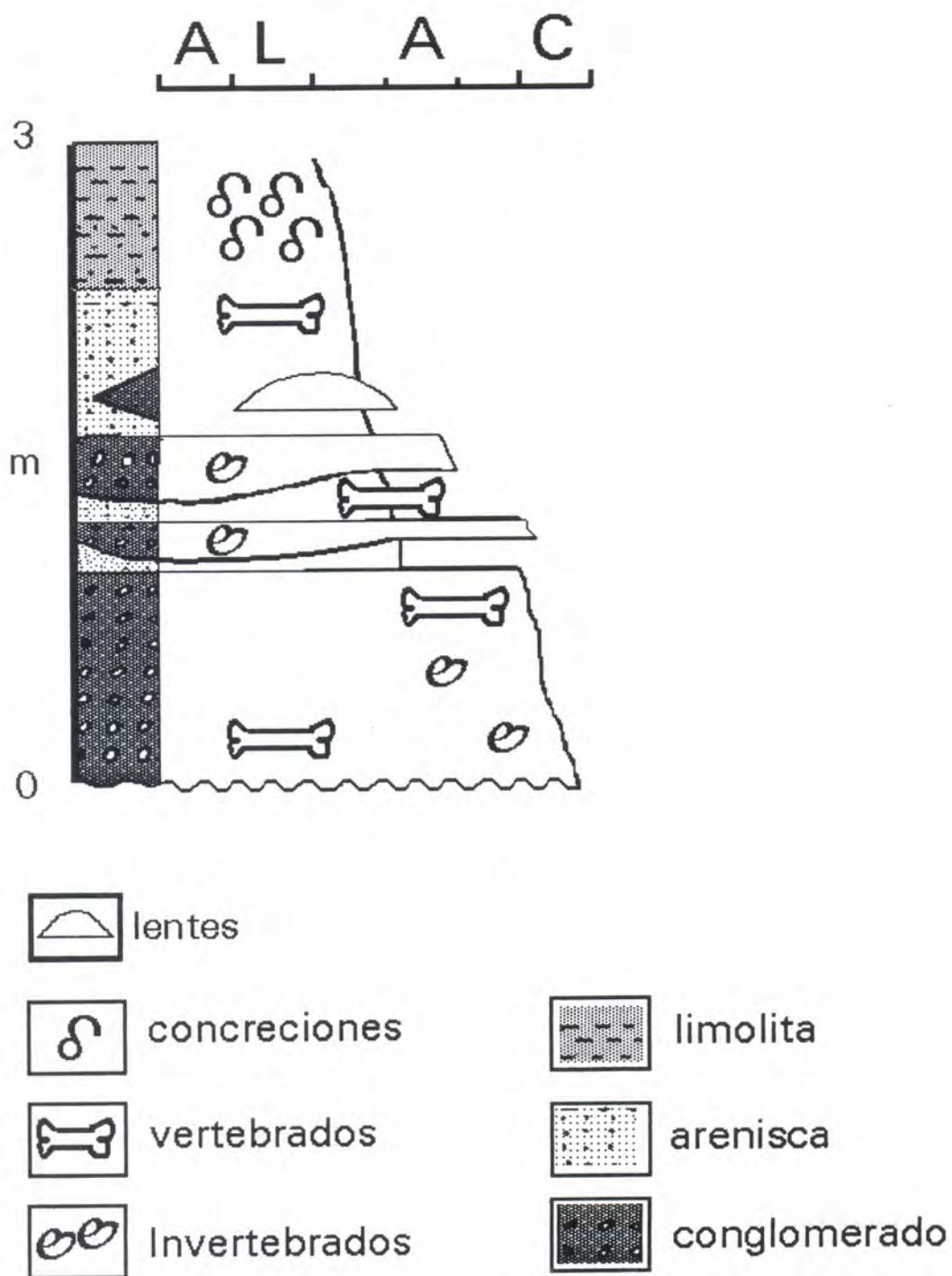


Fig.11: Perfil esquemático de la Formación Sopas en Arroyo Malo, Departamento de Tacuarembó. Se citan para este los siguientes taxa: *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Propaopus* sp., *Pampatherium* sp., *Megatherium americanum*, *Glossotherium robustum*, *Scelidotherium* cf. *S.leptocephalum*.

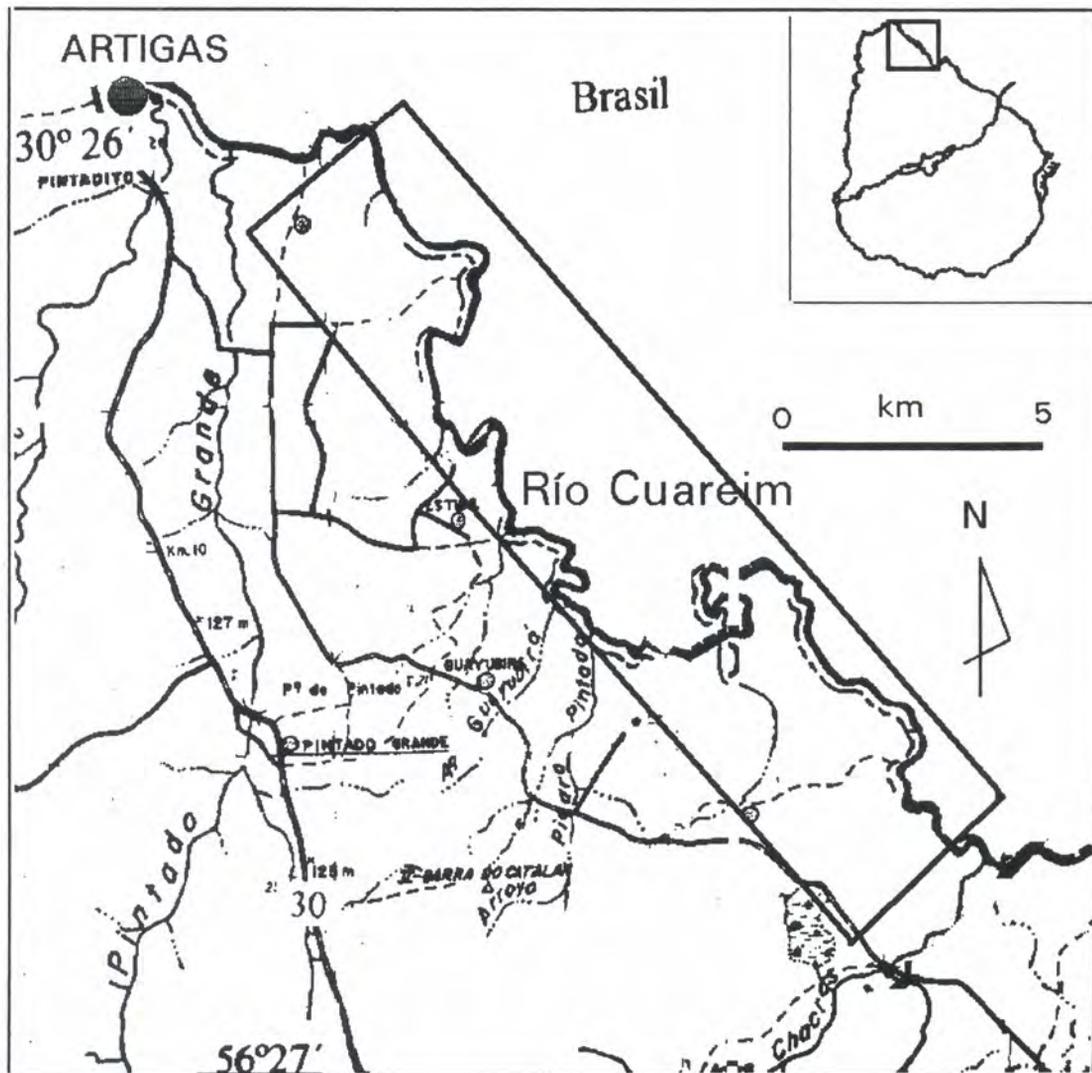


Fig.12: Ubicación geográfica de la Fauna Local Pintado-Urumbéa

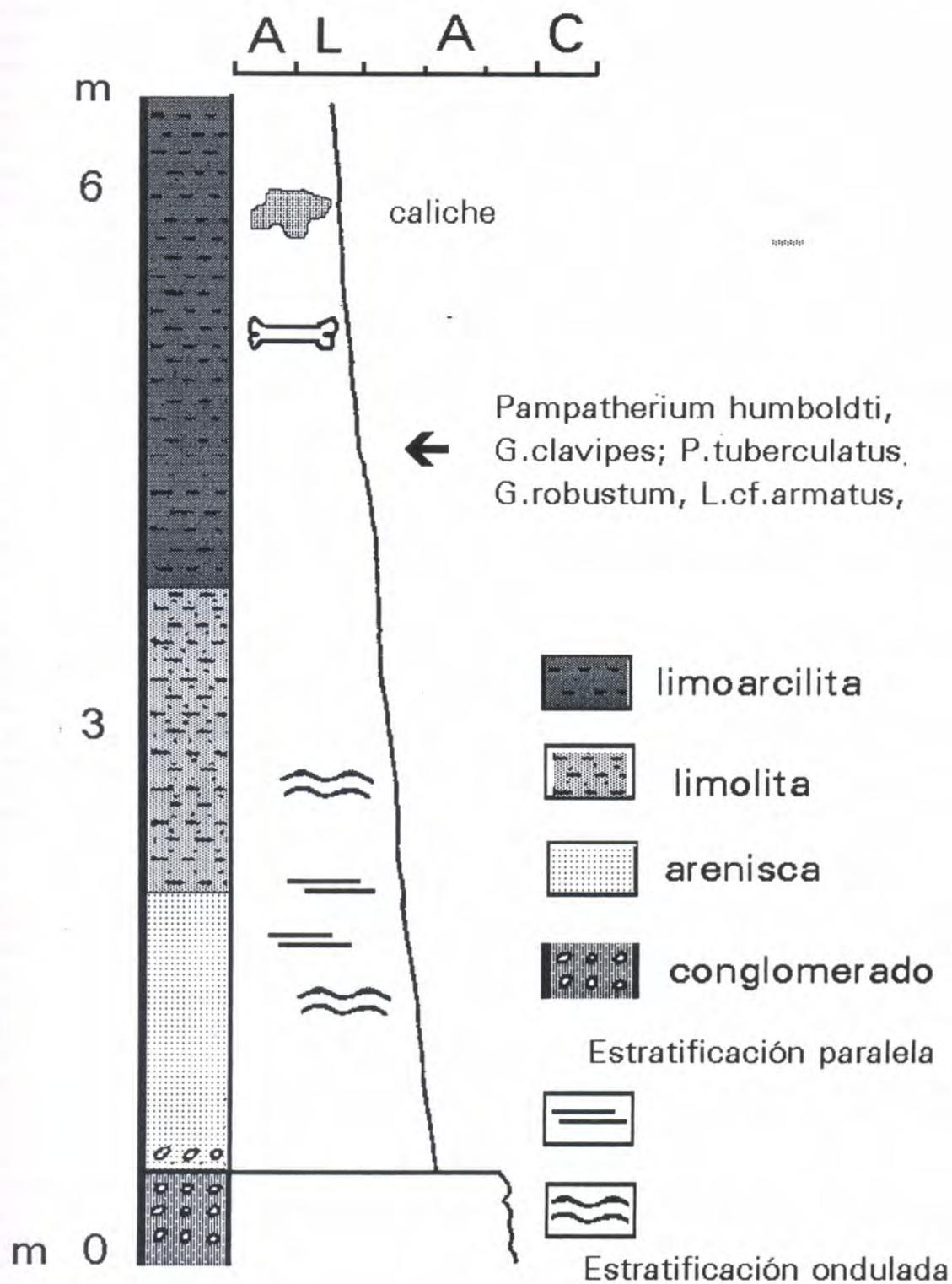


Fig.13: Perfil esquemático sobre el río Cuareim, Departamento de Artigas.

empero, descartar al Lujanense típico o correspondiente a la subedad Lujanense superior, caracterizado por la fauna del Miembro Guerrero de la Formación Luján y con radiocronologías que rondan los 28.000 años, Provincia de Buenos Aires (Tonni et al, 1993; Cione y Tonni, 1995). Los datos paleontológicos y radiométricos obtenidos hasta el momento, permiten postular una correspondencia cronológica con la subedad Lujanense inferior, informalmente "Bonaerense", también de la Provincia de Buenos Aires (Tonni et al; op.cit. Cione y Tonni, op. cit.). Existen dataciones absolutas más modernas para unidades correlacionables, por lo menos en parte, con la Formación Sopas. Tal el caso de la Formación Touro Passo de Rio Grande Do Sul, para la cual Bombin (1975; 1976) maneja edades absolutas francamente menores que las postuladas por Ubilla et al (1995) para la Formación Sopas. Dadas la cercanía geográfica y las similitudes litológicas, es altamente probable que la Formación Sopas y La Formación Touro Passo sean una misma entidad. Olazarri (1980) cita otras edades absolutas de la Formación Sopas, basadas en tres dataciones de Carbono 14, que la ubicarían más arriba en el Pleistoceno superior. Estas contradicciones pueden deberse a la existencia de diferentes niveles o más probablemente a problemas de muestreo (ver Ubilla, 1996). La asociación *Megatherium americanum*, *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus*, *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Macrauchenia patachonica*, *Equus neogeus*, *Hippidion principale*, *Toxodon platensis* y *Neochcerus aesopi* puede considerarse característica del mencionado piso Lujanense.

III.3.2.3. Ambientes de depositación

Las condiciones depositacionales de la Formación Sopas están asociadas a contextos fluviales y paleosuelos en relación con éstos. De acuerdo a las diferentes localidades, se infieren diversos grados de la energía en el régimen de flujo. Están así relacionados con un alto régimen de flujo las localidades donde son más abundantes los conglomerados (por ejemplo Arroyo Malo). Aquí las condiciones tafonómicas son coincidentes con la propuesta mencionada. Los restos esqueléticos están desarticulados y fragmentados, las valvas de moluscos desordenadas u orientadas convex-up. Esto último indica la presencia de corrientes hidráulicas de alta energía.

En el Arroyo Sopas, se halla representado un paleosuelo que incluye restos de características autóctono-parautóctonas, de aspecto maduro rojizo por oxidación, probablemente generado en planicies bien drenadas, con bioturbación y restos de vertebrados total a parcialmente articulados (Ubilla, 1996). Este autor propone para los depósitos de la Fauna Local Pintado-Urumbeba condiciones ambientales propias de una planicie de inundación con exposición subaérea y eventos subacuáticos respresentados por canales de menor expresión.

La fauna de la Formación Sopas está compuesta por formas de estirpe pampásica y brasilica (Ubilla et al, 1994b). Algunas de las especies registradas, en particular *Tapirus terrestris*, *Coendou* aff. *C. magnus*, *Dasyus novemcinctus* y los Hydrochoeridae, reflejan ambientes arbolados asociados a sistemas fluviales. Globalmente la fauna registrada da la noción de la existencia de contextos lóticos y lénticos, floresta riparia relativamente densa y de espacios abiertos, probablemente con desarrollo de vegetación arbustiva o en parches.

Las especies vinculadas con cuerpos de agua permanente son *Lontra longicaudis*, *Lundomys molitor*, *Myocastor coypus*, *Hydrochoerus hydrochaeris* y en menor medida *Tapirus terrestris*. Por su parte, varias especies de moluscos, habitan actualmente cuerpos de agua dulce de pequeño y gran caudal, siendo solamente *Biomphalaria tenagophila* una especie resistente a períodos de desecación.

La existencia de espacios abiertos con vegetación por lo menos arbustiva y herbácea está relacionada con la asociación de *R. auritus*, *Microcavia* sp. *Dusicyon gymnocercus*, *Cavia* sp., *D. novemcinctus*, *Galea*, *Ozotoceros bezoarticus*. Varios taxones extinguidos han sido vinculados a espacios abiertos y con desarrollo de vegetación arbustiva: *Megatherium americanum*, *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus*, *Glyptodon clavipes*, *Propraopus*, *Pampatherium humboldti*, *Macrauchenia patachonica*, *Toxodon platensis*, *Hemiauchenia paradoxa*, *Lama* (V.) sp. entre otros (Ubilla, 1996).

III.3.3. Formación Dolores

La Formación Dolores fue definida por Goso (1972) y Antón y Goso (1974) en informes de distribución restringida.

Las principales litologías que reúne esta unidad son limos, pelitas, pelitas arenosas, a veces gravillosas y areniscas con matriz arcillosa. A menudo, presentan cemento carbonático, pulverulento o concrecional diseminado en todo el perfil. La coloración predominante es marrón pardo o terroso, con variaciones, a veces fuertes, hacia el gris y gris-verdoso (Preciozzi et al., 1985; Bossi & Navarro, 1991).

Se extiende en diferentes partes del país, en especial hacia el sur, y su potencia oscila entre los 6 a los 9 metros (Preciozzi et al., op.cit.). Se apoya en discordancia erosiva sobre unidades cuaternarias o más antiguas: Formación Chuy, Formación Fray Bentos, Formación Asencio entre otras y subyace en discordancia a la Formación Vizcaíno (= Formación Villa Soriano). Las características litológicas de las formaciones Ventura y Nueva Palmira de Roselli (1976) las hacen indiferenciables de esta unidad.

III.3.3.1. Paleontología

Los fósiles mejor conocidos de la Formación Dolores provienen del litoral oeste, departamentos de Río Negro, Soriano y Colonia (Roselli, 1976; Perea y Martínez, 1984, Perea, 1993b). Se trata de asociaciones faunísticas caracterizadas por mamíferos, reptiles y moluscos descritos para los Arroyos Gutiérrez Grande y Chico en el Departamento de Río Negro (ver Perea, 1993b) y para diferentes localidades del Departamento de Soriano y Colonia (Roselli, 1976). Importantes restos de mamíferos procedentes de las mismas localidades y otras probablemente asignables a la Formación Dolores, se encuentran en la colección del Museo Paleontológico "A. Berro" de la ciudad de Mercedes. Entre la mastofauna destacable de esta unidad figuran: *Propraopus* sp., *Pampatherium* sp., *Glyptodon* sp., *G.clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Clamydotherium* sp., *Doedicurus* sp., *Myiodon darwini*, *Arctodus pamparus*, *Smilodon populator*, *Palaeolama weddelli*, y *Macrauchenia patachonica* entre otros. En los arroyos Gutiérrez Grande y Chico en general los fósiles se distribuyen en todo el perfil, pero los moluscos (gasterópodos y bivalvos) son más numerosos en los niveles de areniscas. Su preservación es buena y suelen estar completos. Los restos óseos, fragmentos y piezas aisladas, se vinculan mayormente a los niveles conglomerádicos y están bien representados los de tamaño grande y pequeño. Los de gran tamaño tienen buena preservación y a veces se hallan articulados (por ejemplo: cráneo-mandíbula).

III.3.3.1.1. Xenarthra

Se han encontrado representantes de cuatro familias. Algunas especies constituyen importantes eocuidadores. Todos los que se describen a continuación corresponden a la Fauna Local Young (fig.14) (ver Perea y Martínez, 1984, Perea, 1993b y Ubilla et al, 1994b), por ser los únicos con buen control estratigráfico.

III.3.3.1.1.1. *Dasypodidae*

Propraopus sp.: FCDPV-430: placa fija; Arroyo Gutiérrez Grande, Fauna Local Young.

III.3.3.1.1.2. *Pampatheriidae*

Pampatherium sp.: 802, 836, 845 y 846, varias placas sueltas; FCDPV-387, placa de la parte posterior del escudo escapular, fragmento de sinsacro.

III.3.3.1.1.3. *Glyptodontidae*

Glyptodon sp.: MNHN-814, 821, 839, 840 y 851. Varias placas sueltas. *Glyptodon clavipes*: MNHN-795, 815, 820, 822 a 824, 829, 830, 832 a 834, 842 a 844, placas sueltas; FCDPV-388, 16 placas de la coraza dorsal; 445: porción distal de fémur derecho, fragmento distal de tibia, placa dorsal. *Panochthus tuberculatus*: MNHN 826: dos placas unidas. *Neuryurus rudis*: MNP-596: dos porciones de coraza con 5 placas cada una.

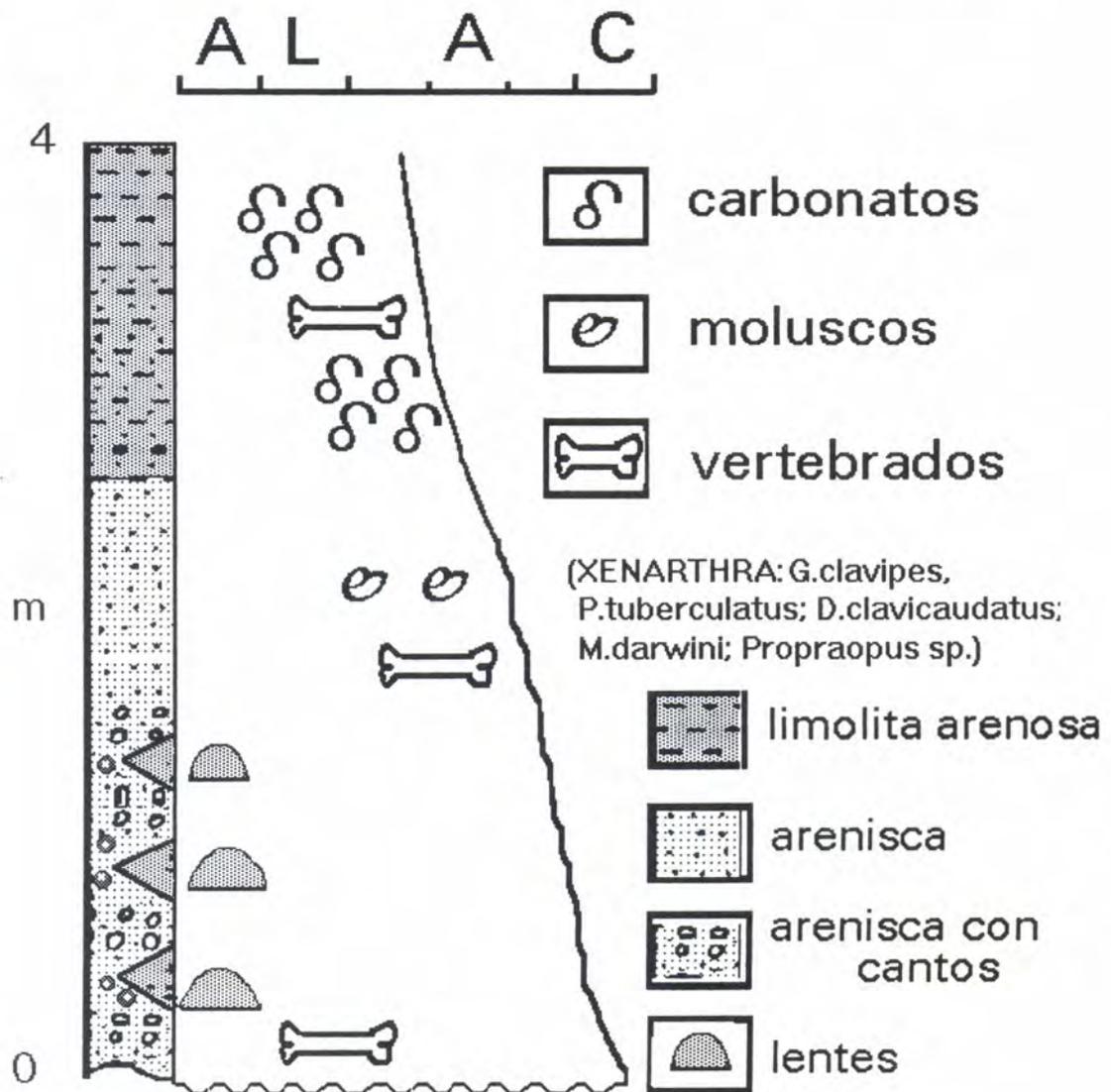
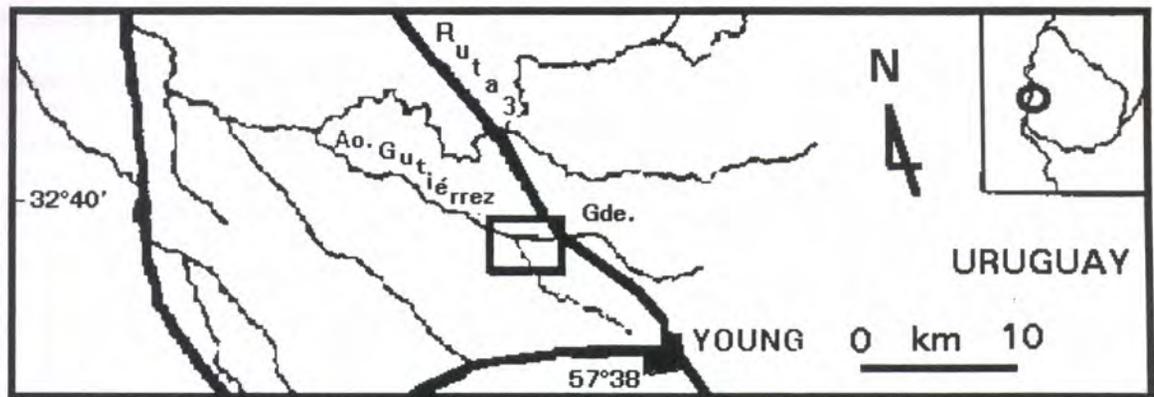


Fig. 14: Ubicación geográfica y estratigráfica de los Xenarthra de la Fauna Local Young.

III.3.3.1.1.4. *Mylodontidae*

Mylodon darwini: MNHN-790, rama mandibular derecha incompleta; presenta los cuatro alvéolos. Costilla. 791, Porción distal de fémur izquierdo. CHS-10: rama mandibular izquierda con los cuatro alvéolos dentarios..

III.3.3.2. Cronología

Esta unidad ha sido objeto de diferentes interpretaciones geocronológicas, pero la mayoría de las opiniones concuerdan en asignarla al Pleistoceno superior (Goso, op.cit., Tricart, 1972, Antón y Goso, 1974, Antón, 1975, Preciozzi et al., 1985., Bossi y Navarro, 1991, entre otros). Sin embargo, Prost (1982), la considera como del Pleistoceno medio. Contradictoriamente, en el mismo trabajo, la ubica entre los últimos 100.000 a 115.000 antes del presente, es decir Pleistoceno superior. Para Antón (op.cit.), la Formación Dolores y la Formación Sopas sensu stricto (ver arriba), son correlacionables en el tiempo. Sprechmann (1978; 1980), optó por no adherirse a criterios cronoestratigráficos propuestos hasta ese momento, por carencias de datos objetivos de datación. También señaló la inconveniencia de correlacionarla con eventos glaciales o interglaciales. Un análisis similar efectúan Bossi y Navarro (1991).

Los sedimentos que afloran en las proximidades de la ciudad de Young (Departamento de Río Negro), en particular en el Arroyo Gutiérrez Grande y Arroyo Gutiérrez Chico (fig. 14), fueron atribuidos a la Formación Dolores (Perea, 1993b; Ubilla et al., 1994b), basándose en las características litológicas y la información cartográfica de Preciozzi et al. (op.cit.) (ver capítulo anterior). Ubilla et al. (1995), brindan una datación de esta unidad basada en madera. De acuerdo a la misma (11.650 años) se puede postular que la Formación Dolores es más moderna que la Formación Sopas, contrariamente a lo que se propusiera desde un principio (Antón, 1975; Prost, 1982; Bossi & Navarro, 1991). La información paleomastozoológica global no contradice este dato. Los mamíferos son comunes con el Miembro Guerrero de la Formación Luján de la Provincia de Buenos Aires. En principio, se puede postular a base de los datos mencionados, la probable isocronía de la Formación Dolores con el Piso Lujanense, subedad Lujanense superior de la Provincia de Buenos Aires y por tanto que se trata de la unidad cuaternaria continental más moderna del Uruguay.

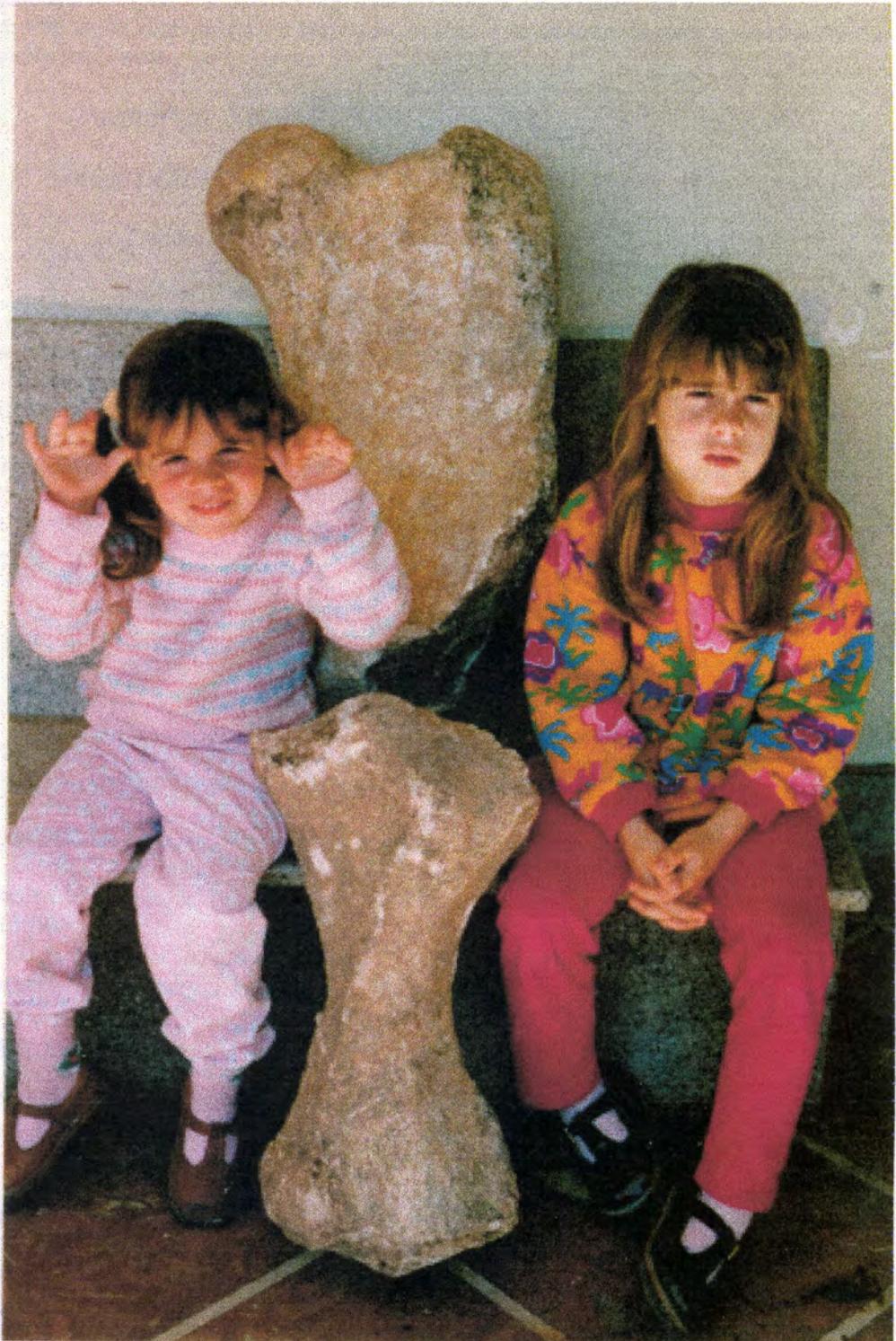
III.3.3.3. Ambientes de depositación

Los incipientes registros mastofaunísticos de la Formación Dolores muestran una afinidad pampásico-brasilica (Perea y Martínez, 1984, Perea, 1993b). En la Formación Dolores se registran mamíferos extinguidos probablemente habitantes de áreas abiertas (perezosos, gliptodontes, *Macrauchenia patachonica*) y algunos moluscos y reptiles (en especial quelonios), que indican la presencia de cuerpos de agua dulce.

Se destaca para esta unidad el registro de *Mylodon*, el perezoso que registra la distribución más austral. Cabe destacar que Oliveira (1992), refiere restos de *M. darwini* para sedimentos de la Formación Santa Vitoria del Pleistoceno más alto de Rio Grande do Sul, en principio litológicamente similar a la Formación Dolores de Uruguay. Para esta última unidad, existe un fechado de 11.650 C14 antes del presente. (Ubilla et al. , 1995), momento para el cual se postulan condiciones imperantes de frío y aridez:

UNIDADES LITOSTRATIGRÁFICAS			PISOS/EDADES	ÉPOCAS
Fm. Dolores (Goso, 1972)	Fm. Ventura (Roselli, 1976)	Fm. Nueva Palmira (Roselli, 1976)	Lujanense s.str. (Pascual et al., 1966)	Pleistoceno tardío
Fm. Libertad (Goso & Bossi, 1966)	Fm. Sopas (Antón, 1975), incluyendo Fm. Mataojo (Antón, op.cit.)		Lujanense s.l. Ensenadense (sensu Cione & Tonni, 1995)	Pleistoceno tardío Pleistoceno Medio y temprano
Fm. San José (Francis & Mones, 1965)	Fm. Raigón (Goso & Bossi, 1966; Pérez- Peirano, 1990)	Fm. Maldonado (Francis & Mones, 1966 b)	Ensenadense, Montehermosen se s.l. (Pascual et al. 1966).	Pleistoceno Medio y temprano Plioceno
Fm. Kiyú (Francis & Mones, 1965)	Fm. Camacho (Goso & Bossi, 1966)		Huayqueriense (Pascual et al. 1966)	Mioceno tardío
Fm. Fray Bentos (Goso & Bossi, 1966)			Deseadense (Pascual et al. 1966)	Mioceno temprano Oligoceno tardío
Cuadro sinóptico de correlación entre las unidades utilizadas				

Capítulo IV: Sistemática



IV. SISTEMÁTICA Y DESCRIPCIÓN DE TARDIGRADA FÓSILES DEL URUGUAY

Los tardígrados están representados en Uruguay por cuatro familias: Megalonychidae, Megatheriidae, Mylodontidae y Nothrotheriidae nov., procedentes de sedimentos neógenos y cuaternarios. De éstas, la mejor documentada es Mylodontidae, en especial Mylodontinae, con importantes restos craneanos y mandibulares.

A continuación se caracterizarán algunos taxones bien representados y se discutirán aspectos sistemáticos y filogenéticos de los grupos implicados.

Superorden *XENARTHRA* Cope, 1889

Orden *TARDIGRADA* Latham & Davies, 1795

Familia *NOTHROTHERIIDAE* nov.

Sinonimia: *Nothrotheriinae* Kragl. 1923

De acuerdo a las consideraciones referidas más adelante, se establece este nuevo rango taxonómico para incluir a las formas que se describen a continuación.

Este taxón está muy escasamente representado en el Uruguay, en depósitos neógenos y cuaternarios. Los mejores materiales provienen de sedimentitas pre-cuaternarias. En el Cuaternario, la distribución geográfica de los notroterinos abarcó básicamente el N de Sudamérica y S y W de Norteamérica (Cartelle y Fonseca, 1982; Mc Donald, 1985). En general las formas terminales se asocian a ambientes áridos (Martin et al., 1961), aunque algunos superespecializados como *Thalassocnus natans* De Muizon y Mc Donald, 1995, tenían hábitos anfíbios.

IV.1. *Nothrotheriidae* g. et. sp. indet.

MATERIAL: MGT-s/n. Molariforme.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Tacuarembó, Arroyo Malo, muy cerca de Curtina (figs. 10-11). Formación Sopas, Fauna Local Curtina.

DESCRIPCIÓN: es un molariforme pequeño y prismático, de sección subcuadrangular.

COMENTARIOS: se asigna a la familia, descartándose Megatheriidae, esencialmente por su reducido tamaño (ver Ubilla et al. 1994b).

→ Género *Pronothrotherium* Ameghino, 1907

Sinonimia: *Senetia* Kraglievich, 1925

Se distribuye en las "Edades-Mamífero" Huayqueriense y Montehermosense (Mioceno superior-Plioceno) de Argentina y Uruguay. De mucho menor tamaño que *Nothrotherium* y con el caniniforme anterior (M1/m1) pequeño.

IV.2. *Pronothrotherium mirabilis* Kraglievich, 1925 (fig. 15)

MATERIAL: FC-DPV-271: Gran parte del cráneo y hemimandíbula izquierda; un caniniforme y molariformes superiores, m1 (caniniforme), m2 y m4 izquierdos; fragmentos de escápula, pelvis y costillas.

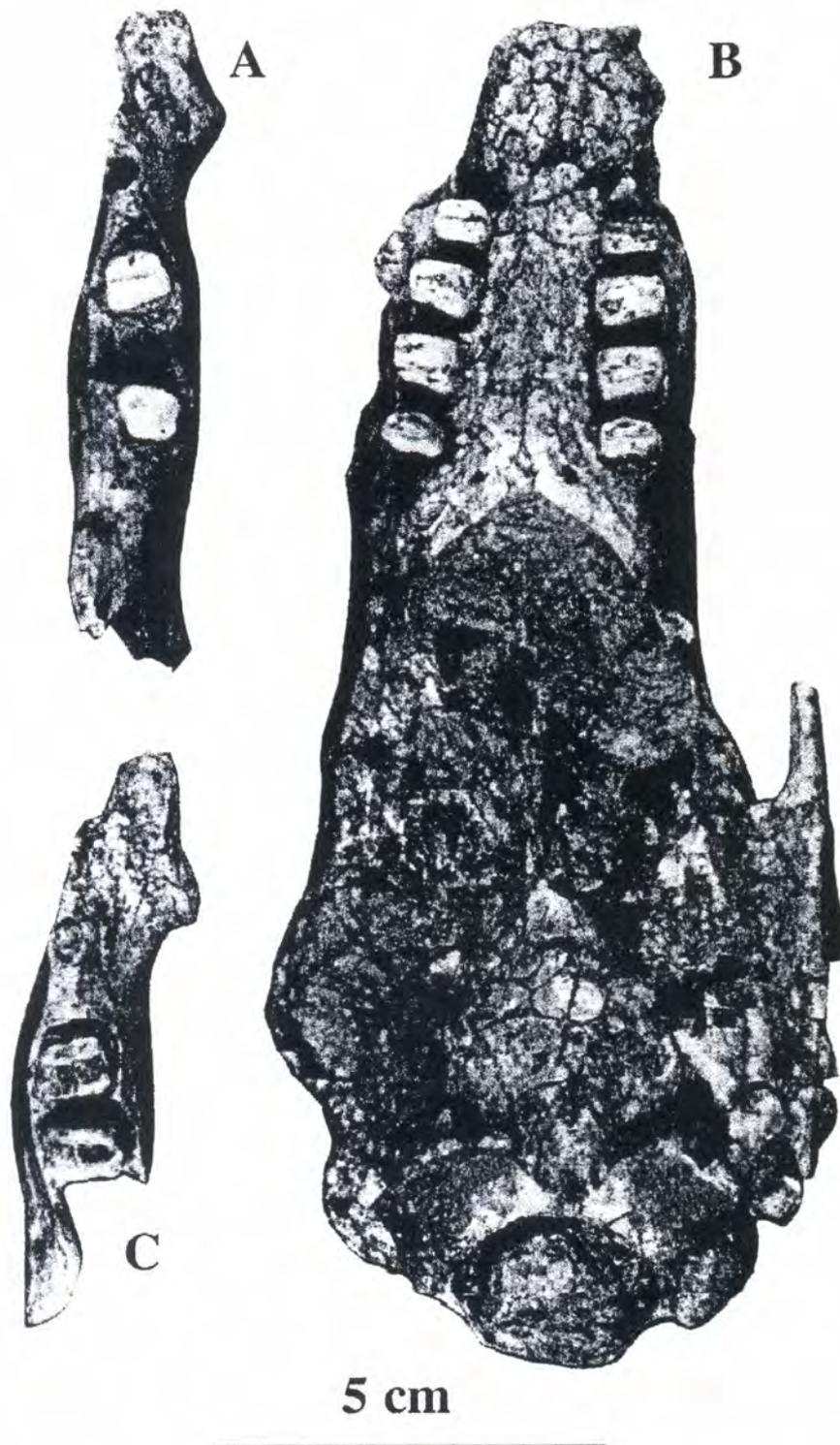


Fig. 15: A, mandíbula y B, cráneo de *Pronothrotherium mirabilis* (FC-DPV-271). C, mandíbula de *Pronothrotherium figueirasi* (FC-DPV-270).

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de San José, Arazatí, Km. 95,750 (fig.3). En limo pobremente seleccionado color gris oliva suave, aproximadamente a 0,5 m por encima de la plataforma de abrasión costera. Formación Camacho, parte cuspidal (fig.3) (ver Perea, 1989).

DIAGNOSIS: Tamaño algo mayor que *Hapalops longiceps* Scott, 1903 y menor que *Pronothrotherium typicum* Ameghino, 1907. Configuración general del cráneo y de la dentición superior similar a éste, aunque con elementos de la serie dentaria más separados entre sí y primer molariforme (M2) de sección subcuadrada y ángulos menos pronunciados. Mandíbula más grácil, con dientes relativamente más angostos que *P. typicum* y *P.figueirasi*; su borde inferior describe, a diferencia de éstos, una leve curvatura hacia la sínfisis.

DESCRIPCION (modificada de Perea, 1989): El cráneo está deformado por la presión de los sedimentos y carece de yugales, escamosal y región auditiva derechos, así como gran parte de la región rostral anterior al primer molariforme (M2). En vista lateral se observan abultamientos en frontales y parietales. Escamosal de contorno groseramente circular con apófisis cigomática estrecha. Crestas occipitales poco marcadas; cóndilos occipitales no totalmente osificados. Paladar ensanchado, con canal palatino corto y sobrepasando apenas al cuarto molariforme (M5) posteriormente. Ampollas auditivas grandes y adelantadas, conformadas por el timpánico, externamente y el entotimpánico, internamente. Sutura maxilo-palatina abovedada con borde anterior a nivel de la cara posterior del M4. Sutura parieto-occipital de la misma forma, con su borde anterior en vista dorsal a nivel de la apófisis mastoidea. Sutura parieto-frontal con su punto anterior (bregma), en vista dorsal, a nivel del borde posterior del escamosal. El foramen suborbitario es elíptico, de diámetro mayor vertical y ubicado a nivel del primer molariforme (M2); el oval, el redondo y el auditivo son equidistantes entre sí, los dos primeros de contorno subelíptico de diámetro mayor anteroposterior, el último soboval con el extremo agudo orientado hacia adelante y abajo. El foramen occipital es de contorno subcircular. El M1 es caniniforme, curvo, comprimido de sección elíptica. El M2, primer molariforme, de superficie oclusal subcuadrangular con caras labial y lingual convexas; carece de surco labial; cresta anterior mucho más elevada que la posterior; surco posterior apenas definido. M3: segundo molariforme, de superficie oclusal subrectangular, con caras lingual y anterior convexas y labial y posterior apenas marcado; crestas anterior y posterior aproximadamente de la misma altura. M4: tercer molariforme, muy similar al M3, aunque algo más pequeño. M5: el último y más pequeño de los molariformes superiores, de contorno oclusal subrectangular con ángulos posteriores más marcados que los anteriores; borde anterior sinuoso por la presencia, en la cara correspondiente, de un surco externo y una saliente interna; cara posterior cóncava y con un surco más pronunciado que los otros molariformes de la serie; cara lingual convexa; surco muy tenue en la cara labial; cresta anterior mal definida.

Mandíbula más grácil y con dientes relativamente más angostos que *P.typicum* y *P.figueirasi* Perea, 1989; su borde inferior describe, a diferencia de éstos, una leve curvatura hacia la sínfisis. Presenta el primero y último molariformes (m2 y m4) y parte de los alvéolos del caniniforme (m1) y del segundo molariforme (m3). Su estado de conservación no permite observar los procesos articular, angular, gran parte del coronoides ni el borde superior, desde la región sinfisaria hasta el alvéolo del m1 inclusive. Notoria concavidad, en vista lateral, del contorno inferior, inmediatamente posterior a la sínfisis. El borde inferior a esta altura se inclina levemente hacia la línea media. Reducida superficie de la sinartrosis sinfisaria. Concavidad digitiforme poco marcada en la parte externa a nivel del diastema. Foramen de la rama externa del canal dental de forma elíptica, alargado en sentido antero-posterior y ubicado sobre el nacimiento del borde de la rama ascendente, que es poco marcado. m2 de sección subtrapezoidal con base postero-interna; caras anterior, lingual y labial con surcos poco notorios; cara posterior ligeramente convexa; cresta posterior más elevada que la anterior. Tercer molariforme (m4) de sección subromboidal con ángulos anterior y posterior internos poco marcados; cara lingual muy convexa; cara anterior tenuemente convexa, caras labial y posterior planas, en la última presenta un surco apenas definido; cresta posterior más elevada que la anterior.

MEDIDAS(mm): Distancia palation-basion: 93,7; Distancia palation-condilion: 110,5; Distancia inion-opistion: 35; Distancia bregma-inion: 76,5; foramen anteorbitario: 6,4 x 4,7; foramen redondo: 5,9 x 3,8; canal palatino: 5,3 x 2,5; foramen oval: 6,2 x 3,4; foramen auditivo: 8,9 x 7; foramen occipital: 24,5 x 23,5;



Fig.16: Cráneo y mandíbula de *Pronothrotherium typicum* (FMNH-P-14503).

Ancho M2: 7,1; Longitud M2: 5,6; Ancho M3: 8,8; Longitud M3: 6,6; Ancho M4: 8,2; Longitud M4: 6,3; Ancho M5: 7,1; Longitud M5: 5; Espesor a nivel de m3: 16,6; diastema entre m1 y m2: 8,6; Altura de la ramamandibular debajo del m3: 29,2; Altura mínima post. m4: 23,3; Longitud m1-m4: 39,7; Longitud m2-m4: 26,9; foramen de la rama externa del canal dental: 3,8 x 2; Ancho máximo m2: 8,6; Ancho mínimo m2: 7; Longitud m2: 7,9; Ancho m4: 8,7; Longitud m4: 7,4.

COMENTARIOS: Este ejemplar permitió enmendar la diagnosis a nivel craneano de *Senetia mirabilis* Kraglievich, 1925 (ver Perea, 1989). El holotipo es una rama mandibular procedente del "Mesopotamiense" de Argentina (Kraglievich, 1925a). De la comparación de las mandíbulas del ejemplar de Uruguay y el holotipo MACN-1013, resultan muchas semejanzas (ver Kraglievich, op.cit., lám VII), a pesar de que el primer ejemplar es algo más pequeño y presenta el orificio de la rama externa del canal dental un poco más bajo. El tamaño más reducido de la pieza de Arazatí puede deberse a la edad, pues el escaso grado de osificación de los cóndilos indica, casi con seguridad, su condición juvenil. Ambos especímenes son más gráciles que *P.typicum*, lo que se aprecia sobre todo en el espesor mandibular y ancho relativo de los molariformes, diferencias más acentuadas aún si se comparan con *P. figueirasi*; además, en éstos el borde inferior describe una curvatura más pronunciada hacia la sínfisis. Kraglievich (1925b) observa íntimas afinidades entre las mandíbulas de *Senetia* y *Xyophorus* por la gracilidad, magnitud y situación relativas del primer diente; pero a su vez, vincula al primero con *Pronothrotherium* por la configuración de los molariformes restantes al m1 (Kraglievich, 1925a) y por semejanzas marcadas en la estructura general de la mandíbula (Kraglievich, 1925b). Por otra parte, la conformación del cráneo y la forma y disposición de los dientes acercan mucho el ejemplar FC.DPV-271 a los representantes de *Pronothrotherium* (MACN-8141; FMNH-14467 y 14503) y se diferencia de *Nothrotherium* (incluyendo *Nothrotheriops*) al igual que éstos por su menor tamaño y el mayor elongamiento del rostro portador de un caniniforme anterior. El ejemplar de Arazatí, si bien más pequeño, muestra una configuración craneana muy semejante a *P. typicum* (FMNH-14503), sobre todo en su contorno en vista lateral, con abultamientos en frontales y parietales. Comparado con los especímenes de *P.typicum* MACN-8141, FMNH-14467 (Patterson et al., 1992) y FMNH-14503 (fig. 16) se observan similitudes globales en la configuración craneana. Al igual que en los representantes de esta especie el cráneo es más abovedado y el rostro más elongado y estrecho que en *Nothrotherium* (Stock, 1925; Cartelle y Fonseca, 1982) y la región auditiva se ubica mucho más adelante por menor desarrollo de la región pterigoidea. *Pronothrotherium* también se diferencia de ambos géneros por poseer caniniformes tanto en la mandíbula como en los maxilares. La dentición es muy similar, sobre todo en M1, M3 y M4, al ejemplar MACN-8141, aunque los elementos de la serie dentaria se presentan más separados entre sí y el M2 difiere del de este ejemplar por tener una sección subcuadrada y ángulos menos pronunciados. El diagrama de proporciones (fig.17) expresa una distribución de los datos de mandíbulas medidas por Kraglievich (1925a), que muestra similitud en tamaño y proporciones entre *P.typicum* (3) y el tipo de *Senetia mirabilis* (2), sobre todo en los molariformes (fig. 17, caracteres f-l). La mayor diferencia entre ambos se presenta en el carácter e del diagrama (longitud del diastema). Este refleja un diferente desarrollo y ubicación del primer diente que puede deberse, como observaron Ameghino (1907) y Hoffstetter (1954) para el género *Nothropus*, a factores ontogenéticos, o inclusive a dimorfismo sexual (Frailey, 1986).

IV.3. *Pronothrotherium figueirasi* Perea, 1989 (Fig. 15)

MATERIAL: FC-DPV-270, holotipo. Hemimandíbula izquierda incompleta.

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de San José, Arazatí, km 95,750 (fig 3). Formación Raigón, en limo arenoso muy bien seleccionado, color gris amarillento a gris oliva suave, aproximadamente a 3 m de altura por encima de la plataforma de abrasión (fig. 3)(ver Perea, 1989).

DESCRIPCION (adaptada de Perea, 1989): Tamaño comparable a *Pronothrotherium mirabilis* (Kraglievich, 1925) e inferior a *P.typicum* Ameghino, 1907. Molariformes proporcionalmente mayores y más anchos que en éstos y menos separados entre sí. Foramen de la rama externa del canal dental pequeño, ubicado apenas por encima de la naciente de la rama ascendente y un poco por delante del ángulo posterior externo del último alvéolo. La mandíbula es corta y robusta. Su borde inferior, íntegro en la concavidad posterior a la

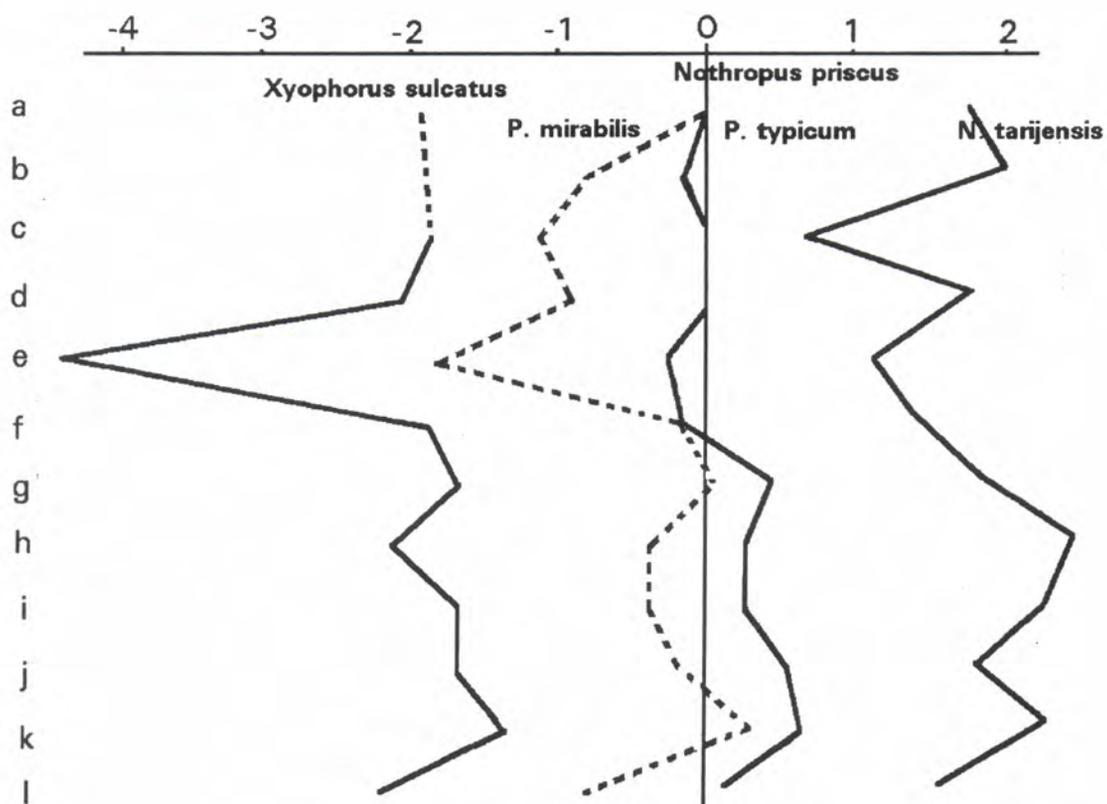


Fig. 17: Diagrama de proporciones de medidas mandibulares: a-Altura mand. sobre m3; b- Altura mín. post. m4; y- Ancho m4; j- Longitud m3; k- Ancho m3; l- Longitud m1-m4. Medidas tomadas de Kraglievich (1925b).

sínfisis, curvado bruscamente hacia ésta a partir del caniniforme (m1) que está fracturado a nivel del cuello. Presenta el primer y segundo molariformes (m2 y m3) completos y las paredes anterior y lateral externa del alvéolo del tercero (m4). Superficie basal de la sinartrosis sínfisaria de contorno "piriforme". Cara externa, a nivel del diastema con una pequeña pero bien marcada concavidad "digitiforme". Eje dorsoventral de m2 y sínfisis, curvado bruscamente hacia ésta a partir del caniniforme (m1) que está fracturado a nivel del cuello. Presenta el primer y segundo molariformes (m2 y m3) completos y las paredes anterior y lateral externa del m3 inclinado, de forma que las raíces se orientan hacia adelante. El caniniforme es de sección subelíptica con diámetro mayor ánteroposterior. El primer molariforme (m2) presenta la superficie oclusal subtrapezoidal a base posterior; su cara anterior es ligeramente cóncava; su cara posterior algo convexa y sus caras labial y lingual surcadas dorsoventralmente. El segundo molariforme (m3) posee la superficie oclusal subrectangular, con mayor desgaste en el ángulo anterior externo; su cresta anterior es inclinada y su cresta posterior horizontal, sus caras anterior y posterior son levemente convexas; sus surcos labial y lingual son similares a los del m2.

COMENTARIOS: esta mandíbula se asemeja a *P. typicum* por su gran espesor, sus proporciones dentarias y conformación de la región sínfisaria, pero presenta una dentición con elementos más cercanos entre sí y más anchos relativamente y su tamaño es apreciablemente menor. Comparte con *P. mirabilis* una similitud en tamaño y una idéntica ubicación del foramen de la rama externa del canal dental, aunque posee una dentición muy diferente en proporciones y en localización de los elementos y un mayor espesor mandibular.

→ Género *Nothrotherium* Lydekker, 1889

Se caracteriza por su tamaño mayor que los notroterinos pre-cuaternarios y menor que *Nothrotheriops* de Norte América. Posee el cráneo más globoso que este último, y al igual que éste, carece de caniniformes superiores e inferiores.

IV.4. *Nothrotherium* sp.

Este género está escasamente representado en el Uruguay por fragmentos óseos (col. Berro) y un fémur descrito por Roselli (1976), sobre el cual basa una nueva especie *Nothrotherium normarrocelli*; todos sin procedencia estratigráfica precisa. El último probablemente provenga de la Formación Nueva Palmira, definida por el mismo autor, unidad indiferenciable de la Formación Dolores (fig. 14). Este ejemplar tiene la particularidad de poseer el tercer trocánter femoral unido al epicóndilo como sucede en *Nothrotheriops* y en *Nothrotherium torresi* (ver Kraglievich, 1926) En el Museo Argentino de Ciencias Naturales existe un distal de húmero MACN-10848, perteneciente a este género, procedente del Cauce del Río Negro, asignado al "Pampeano".

Análisis filogenético

La ubicación taxonómica y las relaciones filogenéticas de los "Nothrotheriinae" son objeto de permanente discusión y se han efectuado diferentes propuestas.

Algunos autores incluyen dentro de este grupo (Nothrotheriinae s.l.) a las especies más antiguas, es decir del Oligoceno superior (Scillato-Yané, 1979; Paula Couto, 1979) mientras que otros agrupan bajo este término (Nothrotheriinae s.str.) solo a las formas finineógenas y pleistocénicas (De Muizon y McDonald, 1995). De acuerdo con Gaudin (1995), basado en un análisis filogenético de la región auditiva, los Nothrotheriinae s.l. constituyen un grupo parafilético. Este autor estima conveniente la consideración de un status familiar para este grupo como resultado de la ubicación de *Pronothrotherium* y *Nothrotheriops* al margen de otros pilosos en su cladograma.

Los Nothrotheriinae se han integrado a los Megalonychidae (Hoffstetter, 1958, Cartelle y Fonseca, 1982; Mones, 1986) o a los Megatheriidae (Patterson y Pascual, 1972; Paula Couto, 1971, 1979; Scillato-Yané et al., 1987; Patterson et al., 1992), o directamente se consideraron Megalonychinae (Stock, 1925).

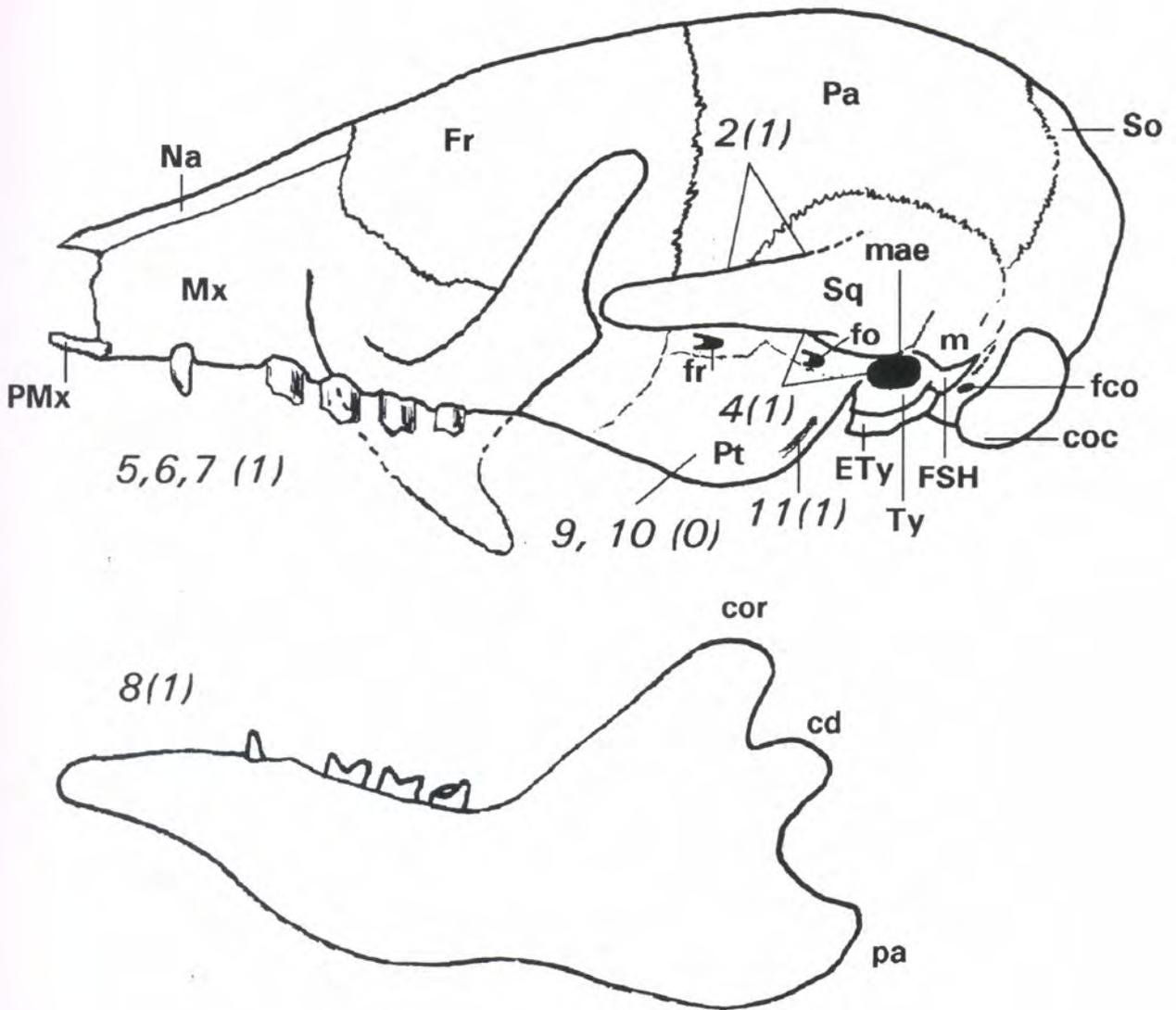


Fig.18: Esquema de cráneo y mandíbula de un Nothrotheriidae, señalando los caracteres utilizados para la polaridad.

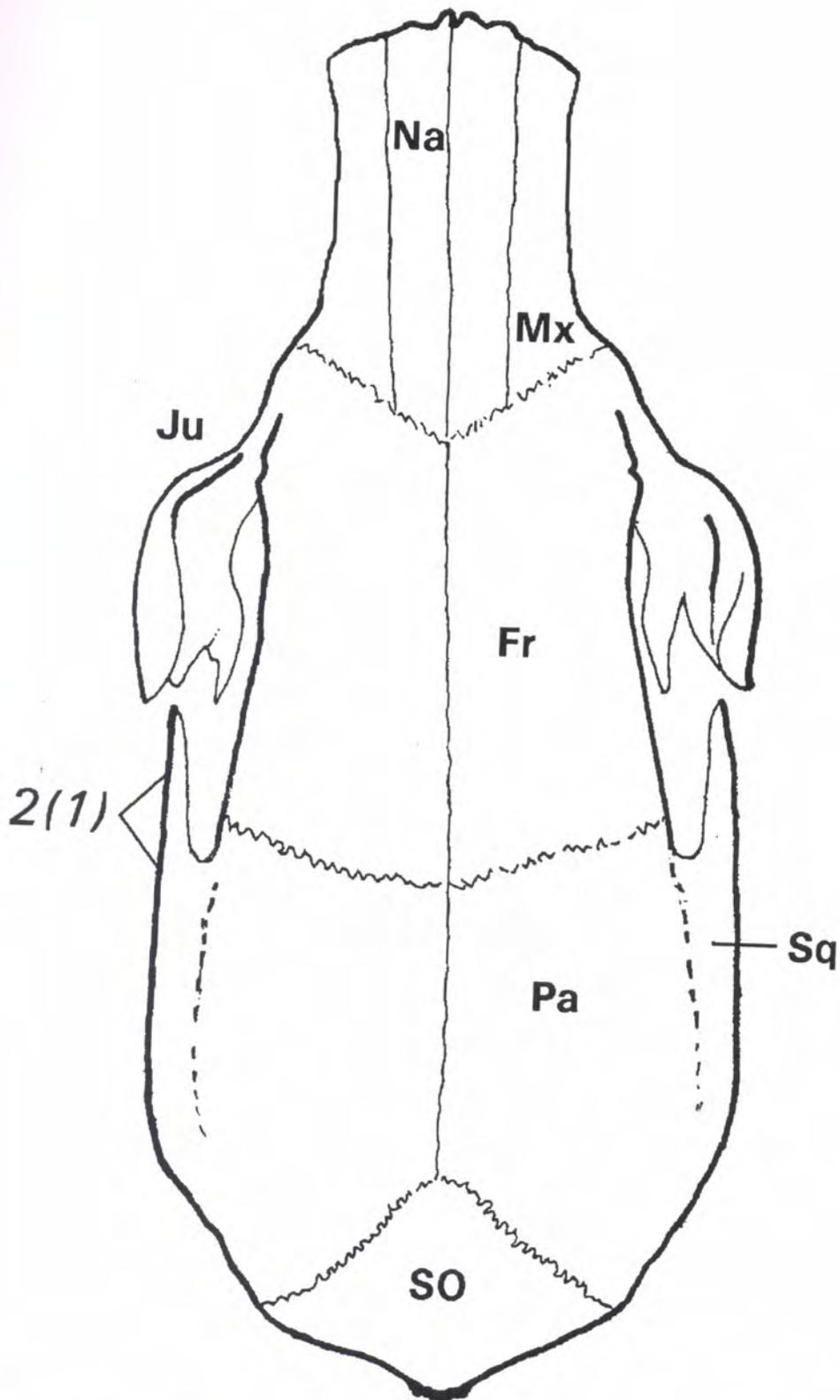


Fig. 19: Esquema del cráneo de un Nothrotheriidae señalando la polaridad de caracteres.

De acuerdo con De Iuliis (1994) las relaciones de este grupo con otros Pilosa no pueden ser resueltas a base de la interpretación de la evidencia morfológica conocida.

Para obtener una visión general de sus probables relaciones internas, a continuación se efectuará un análisis cladístico tomando como grupo externo a *Megalonychidae* s.str. e incluyendo los géneros santacruceses mejor conocidos junto con los *Nothrotheriinae* s.str.

La monofilia se fundamentó básicamente en tres caracteres: fosa glenoidea de ubicación dorsal respecto del meato auditivo, sínfisis mandibular elongada y la presencia de un surco pterigoideo lateral.

Se estableció la siguiente codificación de los estados de caracteres teniendo en cuenta 12 elementos del esqueleto cefálico y 2 del postcefálico:

- 1) contorno de la fosa para el stylohyal circular (0), alargado (1);
- 2) raíz del cigoma dirigida lateralmente (0) o anteriormente (1);
- 3) contorno de los molariformes suboval (0) o subcuadrangular (1);
- 4) ubicación de la fosa glenoidea respecto del meato auditivo externo ventral (0) o no (1);
- 5) presencia (0) o ausencia (1) de caniniforme;
- 6) caniniforme anterior (0) o a media distancia respecto del margen incisivo y del primer molariforme (1);
- 7) caniniforme igual o mayor que el menor de los restantes dientes (0) o más pequeño que estos (1);
- 8) sínfisis mandibular corta (0) o elongada (1);
- 9) pterigoide no abultado (0) o abultado (1);
- 10) pterigoide poco abultado (0) o muy abultado (1);
- 11) pterigoide sin surco lateral (0) o con esta estructura (1);
- 12) escotadura post-palatina a nivel de los últimos dientes (0) o algo por detrás (1);
- 13) proceso odontoideo astragalar ausente (0) o presente (1);
- 14) tercer trocánter femoral libre (0) o unido al epicóndilo (1);

Esta polaridad se resume en el cuadro que sigue y en las figuras 18 a 20. Los caracteres citados se analizaron mediante el programa PAUP (Swofford, 1991), utilizando una búsqueda exhaustiva.

	<i>Hapalops</i>	<i>Eucholoeops</i>	<i>Pronothrotherium</i>	<i>Nothropus</i>	<i>Thalassocnus</i>	<i>Nothrotherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>
1	0	0	1	1	1	1	1
2	1	0	1	1	1	1	1
3	0	0	1	1	1	1	1
4	1	1	1	1	1	1	1
5	0	0	0	0	1	1	1
6	0	0	1	1	1	1	1
7	0	0	1	1	1	1	1
8	1	1	1	1	1	1	1
9	0	0	0	0	0	1	1
10	0	0	0	1	1	1	1
11	1	1	1	1	1	1	1
12	0	0	1	1	1	1	1
13	0	0	1	?	?	1	1
14	0	0	?	?	0	0	1

Del análisis filogenético resultó un solo árbol con los siguientes valores: 14 de longitud, 1 de índice de consistencia, 1 de índice de retención y 0 de índice de homoplasia (fig. 21). En éste se observan relaciones congruentes con el registro fósil (con una secuencia casi perfecta de géneros antiguos en la base del cladograma y modernos hacia el tope) y con otros datos no utilizados en el presente análisis pero ya considerados para la filogenia del grupo (ver De Muizon y McDonald, 1995). En este sencillo esquema que representan las formas mejor conocidas se observa una mayor robustez de la hipótesis filogenética que sustenta el nodo 13 (*Nothrotheriinae* s.str.). La consideración restringida de los notroterinos resulta entonces bien fundamentada.

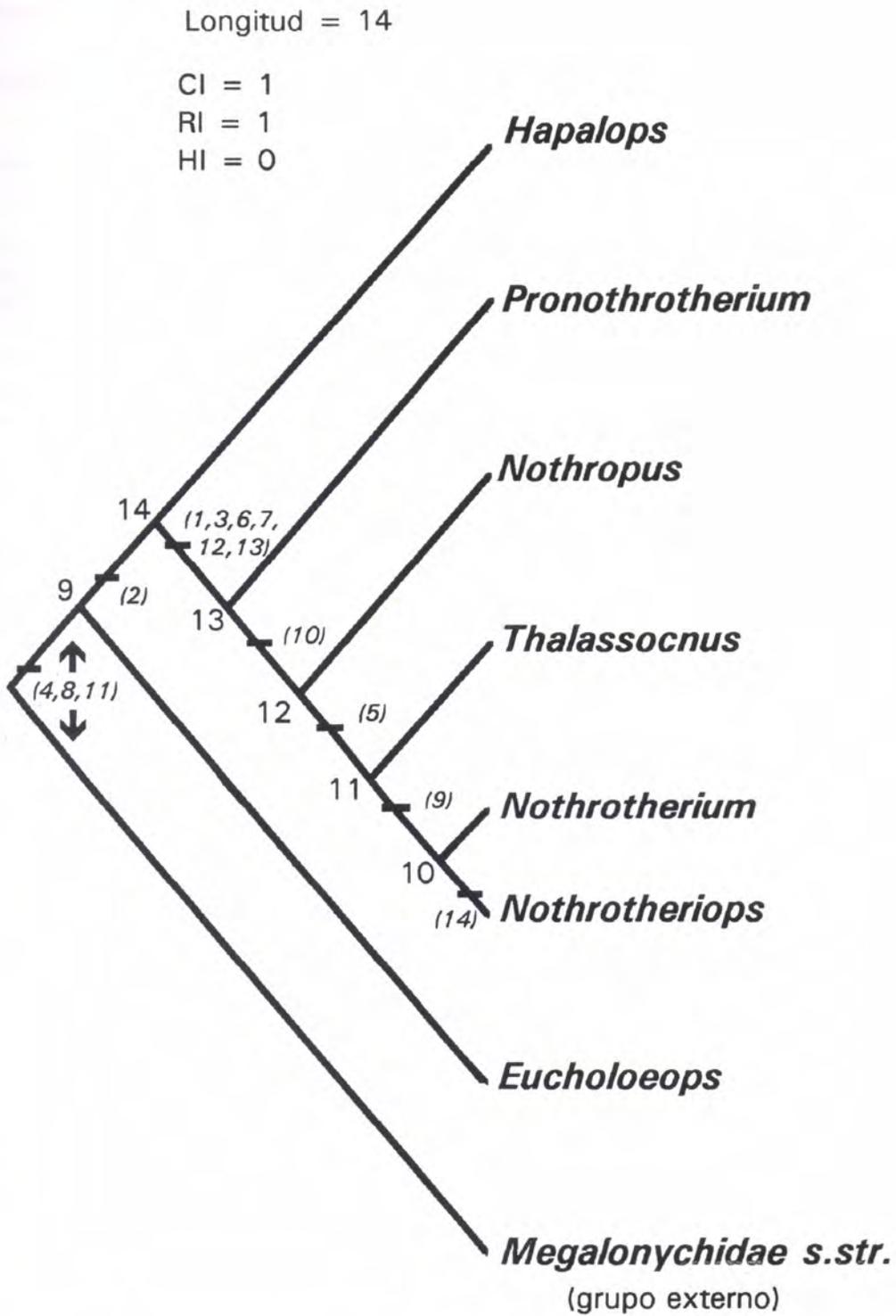


Fig. 21: Cladograma mostrando las relaciones entre los principales géneros de "Nothrotheriinae".

Dadas la homogeneidad y singularidad de características observadas para los Nothrotheriinae s.str., se propone un nuevo rango taxonómico, Nothrotheriidae nov. para abarcar en principio a las formas terminales mejor conocidas: *Pronothrotherium* Ameghino, *Nothropus* Burmeister, *Thalassocnus* De Muizon y McDonald, *Nothrotherium* Lydekker y *Nothrotheriops* Hoffstetter.

Relaciones de los Nothrotheriidae nov. con otros grupos

Al margen de este análisis, como se indicara precedentemente, las relaciones filogenéticas de los Nothrotheriidae nov. (=Nothrotheriinae s.str.) con otros pilosos resultan difíciles de establecer. Esto se debe a que poseen características que los asemejan a los Megatheriidae por un lado y a los Megalonychidae por otro. Entre las primeras se destacan el elongamiento de la región prementaria, y la tendencia de los molariformes a hacerse cuadrangulares y al desarrollo de una apófisis odontoidea en el astrágalo. Los principales caracteres que los aproximan a los Megalonychidae son la diferenciación de un primer diente caniniforme (que se pierde en algunos), separado de los molariformes por un diastema y la presencia de un tercer trocánter femoral.

El nexa morfológico entre Nothrotheriidae nov. y Megalonychidae lo constituyen las formas miocénicas, con un importante conjunto de características comunes con los segundos como se traduce del estudio de los caracteres aquí evaluados (figs. 18-20).

La similitud entre Nothrotheriidae nov. y Megatheriidae puede explicarse por homoplasia, debido a que también existe, como se expresó más arriba, un importante conjunto de características que los alejan.

Una vez más se cumple el fenómeno de que los taxa terminales y diferenciados no presentan dudas en cuanto a su agrupamiento sistemático. El problema se traslada reiteradamente a los grupos basales e indiferenciados (en este caso los "Nothrotheriinae" santacrucenses) por lo que la resolución de las principales interrogantes planteadas pasa por la recopilación de nuevos datos sobre los pilosos oligo-miocénicos.

Familia MEGATHERIIDAE Owen, 1843

Tradicionalmente, los megatéridos fueron considerados incluyendo dos subfamilias (Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1954). Los Planopinae=Prepotheriinae (Santacrucense, Mioceno inferior) incluyen solo dos géneros, *Planops* y *Prepothierium*. *Urumacotherium* fue asignado a los Planopinae por Bocquentin-Villanueva (1984), pero es un Mylodontidae (Santos y De Iuliis, 1993). Los Megatheriinae (Friasense a Lujanense de Sudamérica; Irvingtoniense a Rancholabrense de América central y del Norte, Pleistoceno Medio a superior) son generalmente más diversos e incluyen por lo menos *Megathericulus*, *Pyramidotherium*, *Plesiomegatherium*, *Eremotherium* y *Megatherium*. La Taxonomía de otros géneros de Megatheriinae parecen ser de validez cuestionable (por ejemplo *Pliomegatherium*, *Eomegatherium*: ver Simpson, 1945; Hoffstetter, 1958), pero se citan en literatura reciente (Mones, 1988).

Subfamilia Megatheriinae Gill, 1872

Los integrantes de esta subfamilia en Uruguay son exclusivamente neógenos y cuaternarios. Dentro de este taxón se hallan los más grandes Xenarthra conocidos. El mejor material procede de depósitos pleistocénicos y es asignable en su mayor parte al género *Megatherium*. Son muy pocos los especímenes con buena procedencia estratigráfica.

IV.5. Megatheriinae neógenos

Todos los restos probablemente neógenos de Megatheriinae fueron hallados rodados. Todos proceden de las barrancas de San Gregorio, Departamento de San José y en principio pueden provenir de la Formación Raigón. Entre los taxa descritos se halla *Eomegatherium nanum uruguayense* definido por Kraglievich en base a un fragmento de calcáneo. La validez de este taxón es cuestionada, dado lo fragmentario del material (Mones y Francis, 1973, Mones, 1988). Mones (op.cit.), describe restos mandibulares y un fémur que

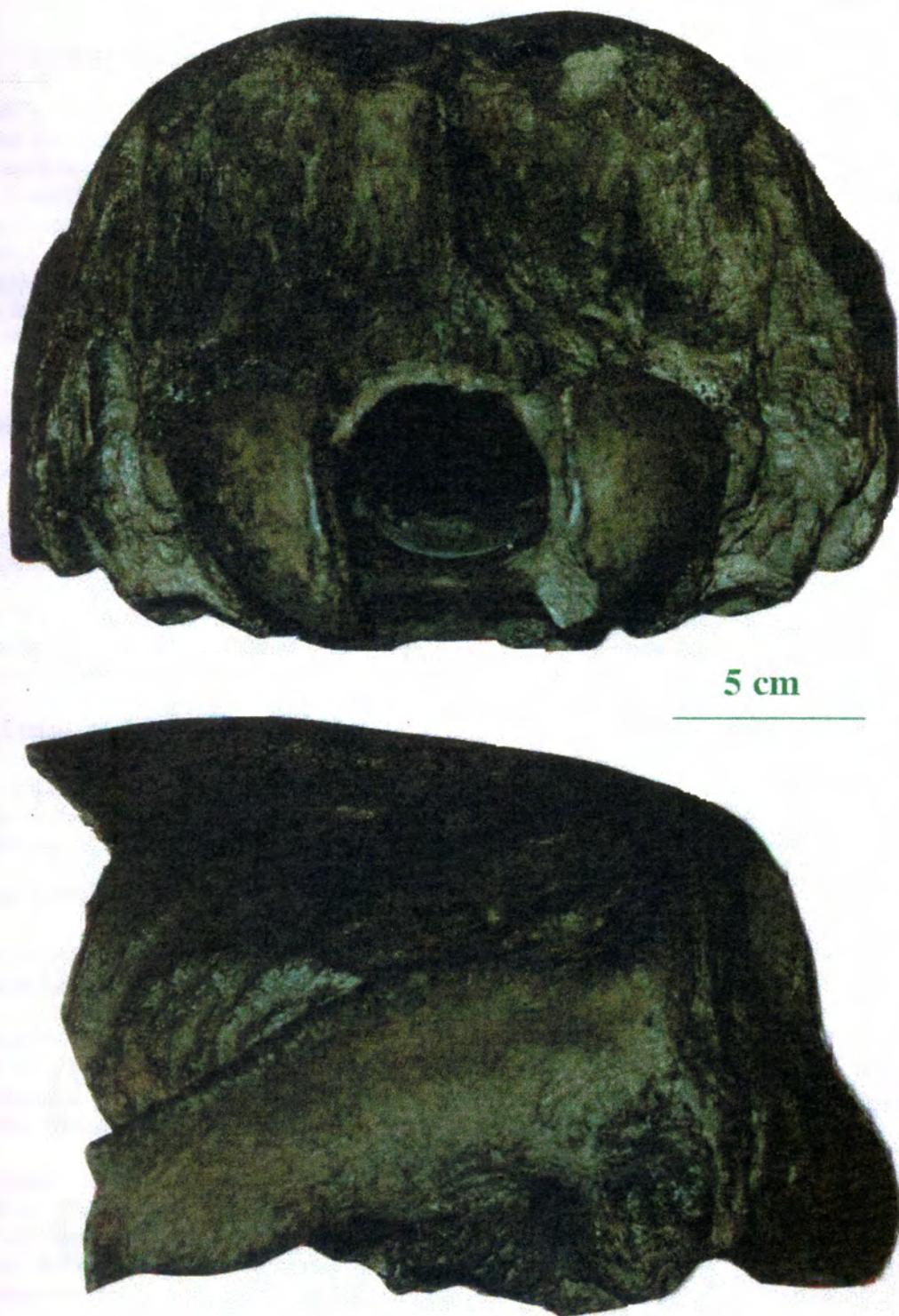


Fig. 22: Parte posterior craneana de *Megatherium americanum*. (A:MNHN-44).

determina como *Pliomegatherium* sp. y un diente de *Plesiomegatherium* cf. *P.hansmeyeri* Roth, 1911. Ambos taxa son asignados, con dudas, por este autor a la Formación San José (= Formación Raigón, en parte).

➔ Género **Megatherium** Cuvier, 1796.

Se trata, junto con *Eremotherium* del mayor representante del orden Xenarthra conocido. Se caracteriza por la gran altura del maxilar y la mandíbula. A este género se pueden atribuir la mayor parte de los especímenes de la familia para Uruguay. Sin dudas sobre su biocrón cuaternario, no hay, sin embargo buena información estratigráfica de la mayoría de ellos. Dado que el territorio de Uruguay constituye una probable zona de contacto entre este género y el muy afín *Eremotherium* (ver Mann de Toledo, 1989), ciertos restos fragmentarios o aislados considerados como *Megatherium* por diferentes autores, pueden corresponder en realidad a *Eremotherium*.

Dada la problemática planteada, se describirán a continuación los materiales que puedan atribuirse indudablemente al género *Megatherium*.

IV.6. *Megatherium americanum* Cuvier, 1800 (fig. 22)

MATERIAL 1: MNHN-44. Porción posterior craneana.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Canelones, vertiente W del Arroyo Vejigas. Formación Libertad.

DESCRIPCIÓN: Tamaño mediano para el género. Crestas sagital y lamdoideas bien marcadas. Foramen magnum subcircular; cóndilos occipitales sobresalientes. Superficie occipital y escamoso muy rugosos. Raíz del cigoma amplia y anillo timpánico muy espeso y rugoso.

MEDIDAS (mm): Ancho bicondilar: 145; Ancho bimastoideo: 230.

OBSERVACIONES: El ejemplar, a pesar de lo fragmentario de su estado y de los datos estratigráficos imprecisos, es uno de los pocos restos craneanos de *Megatherium* procedentes del Uruguay. El mismo material fue descrito sucintamente por Devincenzi (1927) y Kraglievich (1937).

MATERIAL 2: FCDPV-680: Fémur y tibia izquierdos, fragmento de molariforme superior (? M2 izquierdo).

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Colonia, Arroyo Víboras, cerca de Ombúes de Lavalle. En lodolita parda, Formación Libertad.

DESCRIPCIÓN: fémur robusto con articulación distal bastante destruida, fuertemente torsionado y con proyección del trocánter mayor hacia atrás. Tibia con evidencia de soldadura fibular distal. Molariforme típico, bilofodonte, de gran tamaño, con cresta anterior más desgastada que la posterior y de apreciable menor ancho. Vértice interno de ambas crestas mucho más pronunciado que el externo.

MEDIDAS (mm): fémur: Ancho máx. proximal : 365,6, Espesor caput: 201; Espesor trocánter mayor: 186; Ancho mínimo diáfisis: 274,5; Espesor mínimo diáfisis: 93,4; Longitud máx. (c): 710; Tibia: Longitud máx. (c): 560; Ancho máx. proximal (c): 291; Espesor máx. proximal (c): 170; Ancho mín. diáfisis: 122,3; Espesor mín. diáfisis: 95,3; Ancho máx. distal: 249,4; Espesor máx. distal: 177,3. Molariforme: diámetro anteroposterior: 44; Ancho cresta anterior: 32,8; Ancho cresta posterior: 41.

COMENTARIOS: las características mencionadas para fémur y tibia coinciden con los morfotipos de *Megatherium americanum*. Se diferencia de *Eremotherium* claramente por el grado de torsión y la proyección posterior del trocánter mayor. La tibia tiene señales de estar fusionada con la fibula a nivel proximal y distal.

MATERIAL 3: MGT-435: molariforme inferior izquierdo, probablemente segundo o tercero.

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de Tacuarembó, Arroyo. Malo, cerca de Curtina, Formación Sopas (ver Ubilla et al., 1994b).

DESCRIPCION: el molariforme está completo y su raíz es muy larga. Su cresta anterior es curva y la posterior recta.

MEDIDAS (mm): Ancho a nivel cresta posterior: 44; Ancho s/cresta anterior: 41; diámetro antero-post.: 40; Altura aprox.: 260.

COMENTARIOS: la gran altura del molariforme permite asignarlo sin dudas a *Megatherium*, descartando *Eremotherium* que tiene rama horizontal mandibular más baja.

Otros materiales atribuidos a la misma especie:

MNP-705, porción posterior craneana, Arroyo Las Flores, Colonia.

MRSC-898, fémur derecho, Arroyo San Pedro, Formaciones Libertad o Dolores.

IV.7. Género ? *Eremotherium* Spillman, 1948

Existen dos especímenes que pueden incluirse con dudas dentro de este género. El holotipo de *Perezfontanatherium fiandrai* Roselli, 1976 (ver Mann de Toledo, 1989) y el de *Megatherium lundii seijoi* (vide Kraglievich, 1931a), son considerados por Mann de Toledo (1989) como probables sinónimos de *Eremotherium*. La misma opinión tiene Roselli (1976) para el caso del segundo taxón. En efecto, las mandíbulas de ambos ejemplares se aproximan más a los morfotipos frecuentemente exhibidos por *Eremotherium*: las ramas mandibulares son menos convergentes hacia la sínfisis y más bajas a nivel de su rama horizontal que *Megatherium*.

→ El status taxonómico de *Eremotherium*

Gran parte de los últimos especialistas que han trabajado en el tema reconocen la existencia de dos Megatheriinae para el Cuaternario americano: *Megatherium* Cuvier, 1796 y *Eremotherium* Spillmann, 1948 (Hoffstetter, 1982, Cartelle y Bohorquez, 1982; Webb, 1984; Mann de Toledo, 1989). Ambos pertenecen sin duda a entidades taxonómicas independientes y adaptadas a diferentes condiciones climáticas. *Megatherium*, habitó la zona centro-sur de Sudamérica y *Eremotherium* se distribuye al norte de Sudamérica, Centroamérica y SE de Norteamérica. Schaub (1935) describe restos de lo que ahora se incluye en *Eremotherium*, ubicándolo como un subgénero de *Megatherium*. Simpson y Paula Couto (1981), consideran las diferencias entre ambos géneros como de nivel subgenérico. También Casamiquela y Sepúlveda (1974) discuten la validez de *Eremotherium* al analizar los ejemplares de *Megatherium medinae*, especie andina con caracteres aparentemente intermedios entre ambos géneros.

Considerando la gran variabilidad observada en especímenes de *Megatherium* de los museos argentinos (MLP, MACN) no parece, en principio, desacertada la opinión de los últimos autores citados acerca de la dudosa validez del género *Eremotherium*.

Hoffstetter (1986) considera la existencia de un tercer género cuaternario, *Pseudomegatherium*, afin a *Eremotherium*.

Familia MEGALONYCHIDAE Zittel, 1892

Son los Tardigrada menos representados en el Uruguay. Su registro en Sudamérica es principalmente Terciario Medio (excluyendo a los Nothrotheriinae, que algunos ubican dentro de esta familia). Están muy diversificados a finales del Terciario y durante el Cuaternario en Antillas y Norteamérica. Se caracterizan por una marcada reducción de las estructuras anteriores al primer caniniforme. En el cráneo, la reducción del premaxilar hace al caniniforme terminal y en la mandíbula, la proyección sinfisaria anterior a los caniniformes es estrecha y corta (Engelmann, 1985).

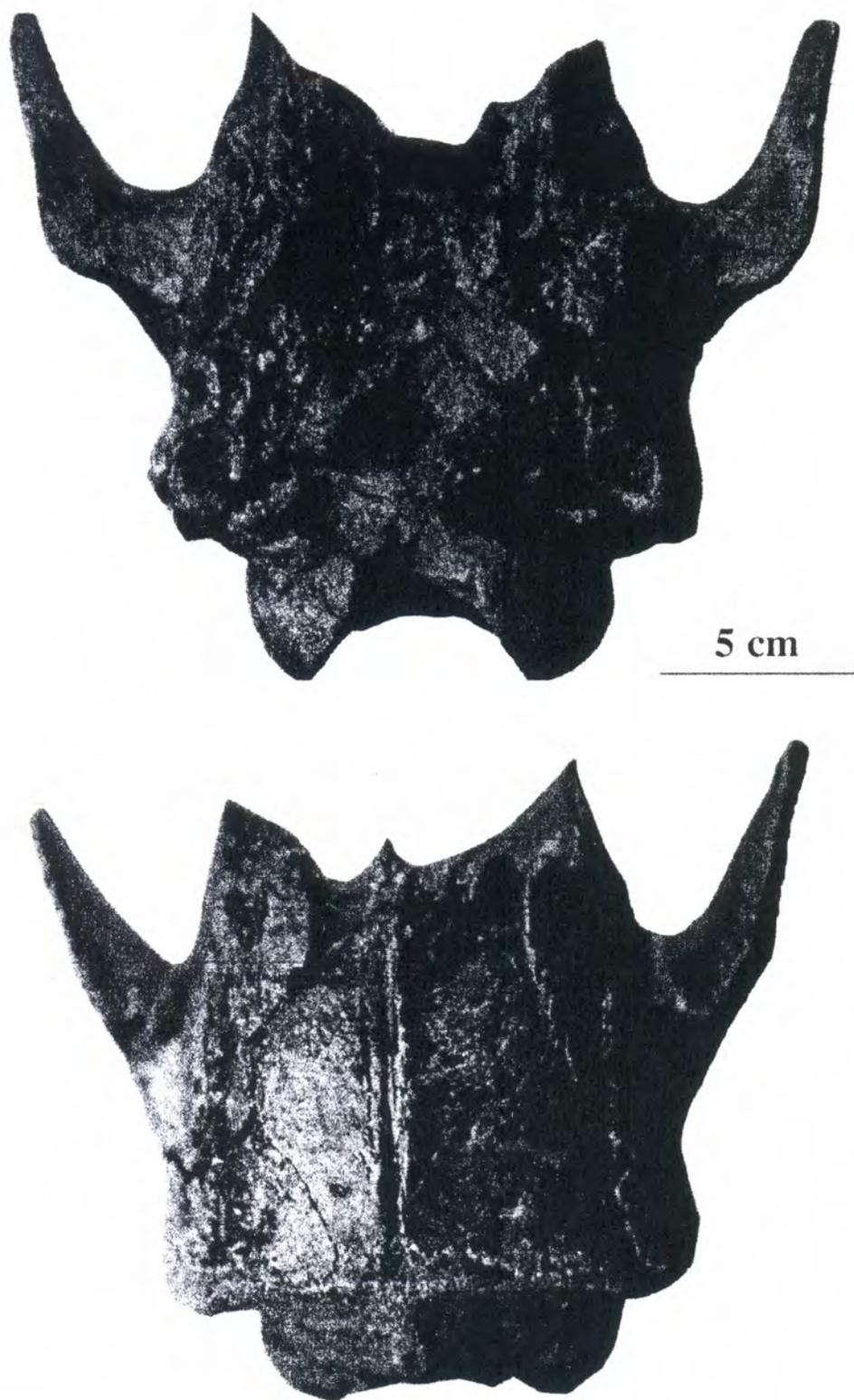


Fig. 23: Porción posterior craneana de *Pliomorphus ameghinoi* (FC-DPV-609).



Fig. 24: Fragmento maxilar izquierdo de *Pliomorphus ameghinoi* (FC-DPV-609).

Género *Pliomorphus* Ameghino, 1885

IV.8. *Pliomorphus* aff. *robustus* Ameghino, 1885

MATERIAL: MPM-2161. Fragmento anterior de mandíbula y 2254: sínfisis mandibular.

COMENTARIOS: este Megalonychido fué hallado "entre los materiales de la resaca del río de la Plata, frente a las barrancas de San Gregorio" (Kraglievich, 1932), Departamento de San José. La especie fué definida a base de un diente superior procedente del "Mesopotamiense", Provincia de Entre Ríos (Ameghino, 1885). La robustez del ejemplar de Uruguay hace proponer con dudas a Kraglievich (1932) la coespecificidad de éste comparado con su similar *P. mutilatus* Amegh. La fragilidad de los datos empíricos sobre los cuales se funda la especie y la escasa información estratigráfica que se posee, no permiten avanzar conclusiones ni deshechar las hipótesis planteadas sobre este material.

IV.9. *Pliomorphus ameghinoi* Kraglievich, 1923 (figs. 23-24)

MATERIAL: FCDPV-609. Porción posterior craneana de la cual se conserva la bóveda y la región occipital, los escamosales, gran parte del basiesfenoides y restos del maxilar derecho con el M4.

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de Colonia, bahía de Colonia del Sacramento, entre playa "Oreja de negro" y Balneario Municipal. En plataforma de abrasión reposando en arcilla gris verdosa basal muy plástica y relleno de arenisca gruesa (de grano redondeado y blanquecina, lo que indica su proveniencia de depósitos de la misma arenisca que suprayacen a la mencionada arcilla), Formación Camacho (ver Verde y Perea, 1992).

DESCRIPCION (adaptada de Verde y Perea, 1992): dimensiones muy similares a las de los ejemplares de *P. ameghinoi* descritos por Kraglievich (1923). Parece tratarse de un individuo adulto por el grado de osificación y suturación que presenta. Del maxilar quedan sólo los cuatro últimos alvéolos, incompletos en su cara lingual, y el M4 de sección subtrapezoidal con su cara mayor labial. Las ramas posteriores del proceso cigomático se proyectan desde la caja craneana en forma bastante abrupta (formando una angulación notoria) y divergente y tienen una altura y robustez considerables. Las crestas lambdoidea y occipitales son muy marcadas lo que hace que el margen occipital esté bien delimitado, configurando un borde groseramente semicircular. Los cóndilos occipitales son sobresalientes y el llano occipital inclinado hacia adelante. En el basicráneo llama la atención la sutura basioccipital-basiesfenoidea en forma de "V".

MEDIDAS (mm): canal infraorbital: 31; canal infraorbital: 7; Longitud arista superior proc. zigom.: 115; Altura máx. cara externa arco zigom.: 33; Longitud parte libre proc. zigom.: 59; Ancho for. magnum: 35; alto foramen magnum: 30; diám. máx. foramen precond.: 8; Longitud entotympanicum: 29; Longitud annulus tympanicum: 13; Altura annulus tympanicum: 8,2; Distancia borde post. fosa glenoidea- margen anterior orif. oído: 14,3; diám. for. oval: 9; profund. 2do. alvéolo: 43; prof. 3er. alvéolo: 52; prof. 4to. alvéolo: 56; profund. 5to. alvéolo: 42; Longitud basioccipital: 48; Espesor de cada cónd. occip.: 22; Altura desde inion al basioccipit.: 79; Ancho máx. entre bordes articul. ext. de ambos cónd. occipit.: 78; Distancia entre extrem. libres proc. zigom: 170; diám. bimaoid: 117; Longitud espacio 4 últimos alvéolos: 72. diám. anteropost. M4: 14,6; diám. transversal M4: 18,8.

COMENTARIOS: La asignación del material a *Pliomorphus ameghinoi* se fundamenta en el tamaño y en la configuración alveolar y dentaria. Los restos aquí descritos son muy afines al holotipo y paratipos (MACN-4999 y 5000), a pesar de que estos presentan la región occipital más baja y el foramen magnum más pequeño. Existen diferencias con éstos (forma y tamaño de forámenes y proporciones del foramen y cóndilos occipitales), que no justifican distinción específica de acuerdo con la diferenciación observada en el grupo. Puede ser descartada la asignación del material a otros Megalonychidae provenientes del "Mesopotamiense" y de otras unidades uruguayas probablemente isócronas. Tal es el caso de *P. robustus* y *P. mutilatus* de mayor tamaño y *P. brevis*, *Menilaus* y *Ortotherium*, más gráciles, todos ellos definidos a base a materiales

mandibulares o craneanos (Ameghino, 1885; 1891; Kraglievich, 1923, 1932). *Torcellia*, *Amphiocnus*, *Protomegalonyx* y *Megalonychops*, también "mesopotamienses", están basados en elementos postcraneanos, lo que dificulta su comparación con el espécimen de Uruguay, que por su tamaño podría corresponderse mejor con el primero (Kraglievich, 1922; 1926). *Diodomus* y *Pseudodiodomus* se fundan en material muy fragmentario de la parte anterior craneana por lo que no son comparables con este material (Paula Couto, 1979). Otro Megaloniquídeo del Uruguay, *Megalonychops fontanai*, del "Entrerriense" (Formación Camacho) (Kraglievich, 1926), es claramente diferenciable por estar definido en base a un húmero de enormes dimensiones, que refleja un notorio mayor tamaño que el estimado para el ejemplar ahora descrito. También *Gilsolaesia bayoi* Roselli, probablemente sinónimo de *Megalonychops primigenius* Kragl. se descarta por su inferido mayor tamaño.

Género *Menilaus* Ameghino, 1891

IV.10. *Menilaus berroi* Kraglievich, 1932

MATERIAL: MPM-2256 . Fragmento anterior de mandíbula.

COMENTARIOS: el material tiene la misma procedencia que el fragmento mandibular asignado por Kraglievich a *Pliomorphus* aff *robustus*, más arriba descrito. Kraglievich entiende que las diferencias entre el ejemplar de Uruguay y la especie tipo *M. affinis* Amegh. justifican la separación específica.

Género *Megalonychops* Kraglievich, 1926

Sinonimia: *Gilsolaesia* Roselli, 1976

IV.11. *Megalonychops fontanai* Kraglievich, 1926

MATERIAL: MNHN-444. Gran porción de húmero derecho carente de epífisis distal.

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de Colonia, cantera Camacho. Formación Camacho.

COMENTARIOS: Kraglievich (1926) calcula para este húmero una longitud total de 800 mm , lo que lo hace ubicarlo entre los mayores *Megalonychidae* conocidos, similar a los mayores *Megatheriidae*.

IV.12. *Megalonychops primigenius* Kraglievich, 1926.

Sinonimia: *Gilsolaesia bayoi* Roselli, 1976

MATERIAL: MNP-322. Tibia derecha y gran parte del peroné.

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de Colonia, Cantera de Camacho o Narbona. Formación Camacho.

COMENTARIOS: este ejemplar es descrito por Roselli (1976), quien define un nuevo género y especie *Gilsolaesia bayoi*. Procede de la misma localidad que *Megalonychops fontanai*, pero difiere de éste por su menor tamaño deducido de la más probable relación tibia-húmero que existe en diversos *Megalonychidae* (aprox. 0,8): *Acratocnus*, *Mesocnus*, *Megalocnus* (Matthew y Paula Couto, 1959) y *Megalonyx* (Stock, 1925).

De acuerdo a este relación, el húmero de *Gilsolaesia bayoi* debe de haber alcanzado unos 540 mm, bastante menor que la que calcula Kraglievich (1926) para *Megalonychops fontanai*.

Sus dimensiones se aproximan sin embargo a las de la tibia de *Megalonychops carlesi* Kragl. y a las inferidas para *M. primigenius* Kraglievich, teniendo en cuenta la misma relación. Este taxón se funda sobre una mitad de húmero para el cual Kraglievich (1926) calcula 600 mm de longitud, procedente del "Enterriense". *G. bayoi* difiere de *M. carlesi* por su tamaño algo mayor y su articulación para el astrágalo mucho más diferenciada; se distingue de *M. fontanai* por su tamaño mucho menor y se aproxima en dimensiones a las inferidas para *M. primigenius*. De acuerdo a estas consideraciones, habida cuenta de la variabilidad observada dentro del género *Megalonychops* y la procedencia estratigráfica de *M. primigenius*, el ejemplar No. 322 de Nueva Palmira podría pertenecer a esta especie. *Torcellia*, *Amphiocnus* y *Protomegalonyx*, descritos a base de fémures, se descartan por su menor tamaño.

→ Familia MYLODONTIDAE Ameghino, 1889

Son pilosos muy diversificados en Sudamérica a partir del Santacrucense. Algunos llegan a Norteamérica en el Mioceno superior (Webb, 1989) y permanecen en ambos continentes hasta fines del Pleistoceno. Poseen el margen inferior de la rama horizontal mandibular relativamente recto, el proceso angular algo profundo y el proceso coronoideo relativamente bajo.

Subfamilia Scelidotheriinae Ameghino, 1904

Constituyen un grupo de milodóntidos caracterizados por su elongamiento craneomandibular y consecuente compresión de la dentición. Presentan el fémur cuadrangular, con trocánter mayor más bajo que el caput y 3er. trocánter inexistente o apenas marcado. En todos, excepto *Catonyx cuvieri*, existe foramen entepicondiloideo en el húmero. El astrágalo posee una faceta cuboidal cóncava. En el Uruguay poseen muy escasa representación, sobre todo comparados con la otra subfamilia, Mylodontinae. Recientemente, Perea y McDonald (1996) describen restos craneanos muy completos de *Catonyx tarijensis* provenientes del Departamento de San José.

IV.13. Scelidotheriinae g. et sp. indet.

MATERIAL 1: Vértebras caudales.

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de Colonia, Punta Chaparro en "Formación Araucana Loessoide" (ver Kraglievich, 1928b, fig.7). Esta unidad informal es difícil de correlacionar, pero por la descripción que da el autor puede corresponder a depósitos de la Formación Libertad o Dolores. Kraglievich atribuye el material a ? *Scelidodon*.

COMENTARIOS: entendemos difícil, por el carácter de los restos en cuestión, una determinación taxonómica más precisa que Scelidotheriinae. Lamentablemente se desconoce su repositorio.

MATERIAL 2: Holotipo de *Scelidodon corderoi* Kragl. 1932. Porción distal de fémur izquierdo con ambos cóndilos y faceta rotuliana.

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de San José, Barrancas de San Gregorio. Rodado

MATERIAL 3: 2a-56 Col. Teisseire, astrágalo derecho casi completo referido a *S.aff. corderoi* por Kraglievich (1932).

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de Colonia, Bahía de Colonia ¿ rodado ?

COMENTARIOS: el material holotipo es muy fragmentario como para establecer conjeturas sistemáticas. Se agrega a este problema el hecho de no tener una procedencia estratigráfica precisa. Tanto este material como el astrágalo referido no tienen relevancia diagnóstica suficiente para trascender el nivel subfamiliar de determinación. Por su tamaño se aproximan a *Proscelidodon*.

Género *Catonyx* Ameghino, 1891

Sinonimia: *Scelidodon* Ameghino, 1881

De acuerdo con McDonald (1987), *Scelidodon* es un sinónimo junior de *Scelidothierium* y por tanto un nomen dubium. Ameghino funda el género *Scelidodon* para su especie *S. copei* en 1881, con una descripción muy breve. Los restos de *S. copei* son muy fragmentarios y corresponden mejor morfológicamente con *Scelidothierium*. Posteriormente (1889), el mismo autor establece una diagnosis de *Scelidodon*, en la cual incluye a la especie precuaternaria *S. patrius* y las especies *S. tarijensis* y *S. capellini*, estas últimas definidas sobre caracteres mandibulares y referidas al género *Scelidothierium* por Gervais y Ameghino (1880). Dicha diagnosis se basa en restos de *S. patrius*, considerado por McDonald (op.cit.), entre otros, como pertenecientes al género *Proscelidodon*. Ameghino, en 1891, funda el género *Catonyx* para incluir a la forma del Cuaternario de Brasil, considerada por McDonald (op.cit.) cogenérica con *S. tarijensis* y *S. capellini*, de Bolivia y Argentina respectivamente, y con la forma andina nominada por Lydekker *Scelidothierium chiliense*, a la que Hoffstetter (1954) considera válida. El criterio de McDonald es adoptado por De Iuliis (1994) y en este trabajo.

El género *Catonyx* se diferencia del otro género cuaternario, *Scelidothierium*, entre otras características, por poseer menor elongamiento del cráneo, los premaxilares más pequeños y puntiagudos, un marcado abultamiento rostral, una región prementaria más corta en relación a la serie dentaria, un surco palatal bien marcado, mayor tamaño de los dientes en relación al cráneo, sínfisis mandibular elevada y estrecha, y m4 con lóbulo posterior más curvo.

IV.14. *Catonyx tarijensis* Ameghino, 1991 (Figs. 25-26)

Sinonimia: *Scelidothierium capellini* Gervais & Ameghino, 1880; *Scelidothierium tarijensis* Gervais & Ameghino, 1880.

MATERIAL: FC-DPV-805. Gran parte del cráneo, exceptuando la región posterior y parte de la superior. Presenta M1, M5 y M2 o M3, suelto. Porción posterior de ambas ramas mandibulares conservando procesos coronoideo y articular.

PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de San José, Arazatí, aprox. 100m al NW del aserradero. En arenisca fina, limosa, con cantos dispersos, de color gris verdoso amarillento por debajo de un nivel con restos de *Crassostrea rhizophorae* y asociado a dientes de selacios. Formación Raigón.

DESCRIPCION: cráneo grande, de cerca de 50 cm de longitud calculada; región rostral muy abultada y región prementaria algo más larga que la serie dentaria y casi tanto como la longitud del paladar desde el primer diente hasta la escotadura post-palatina. El paladar es estrecho y con un surco medio bien marcado; los premaxilares se proyectan bastante hacia adelante, sobrepasando a los nasales; el contorno del paladar es curvo, con su máximo punto de convexidad a nivel del M1. Los pterigoides son muy grandes y forman una proyección en lámina hacia abajo. Las apófisis cigomáticas del maxilar sobresalen lateralmente apenas sobre los abultamientos laterales anteriores de estos huesos. Los premaxilares forman una proyección anterior triangular con una rama media en forma de "V". Los nasales también se proyectan en punta hacia adelante. Los maxilares tienen su borde anterior muy curvo de tal manera que el borde de las narinas presenta marcadas escotaduras a nivel de las articulaciones entre maxilar y premaxilar y maxilar y nasal. El foramen

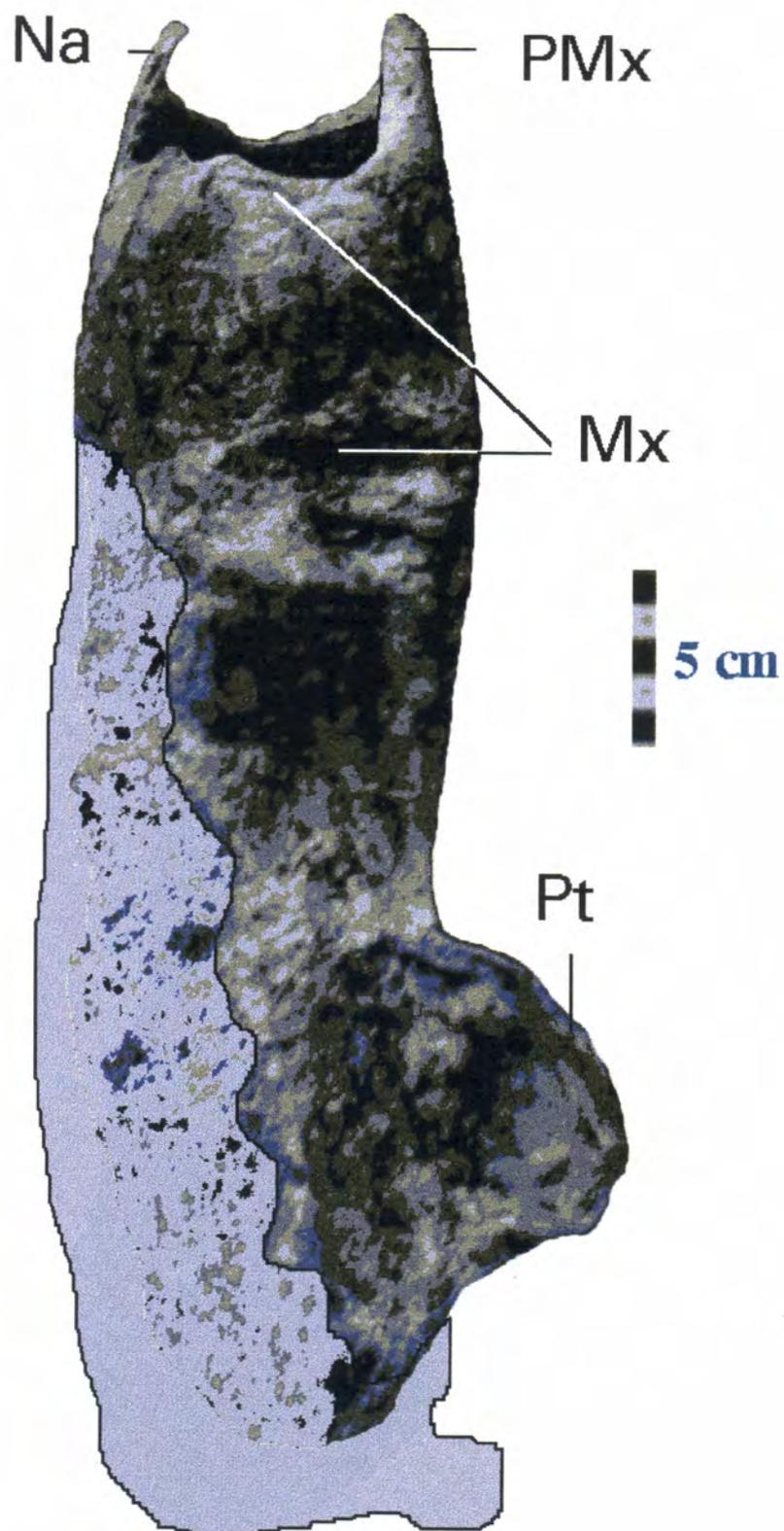


Fig. 25: cráneo de *Catonyx tarijensis* (FC-DPV-805) en vista lateral.



Fig. 26: cráneo de *Catonyx tarijensis* (FC-DPV-805) en vista ventral.

infraorbitario es pequeño (diámetro 1 cm) y dirigido hacia adelante y abajo, los procesos laterales del nasal no se extienden por delante del borde del maxilar. Cámara nasal abultada con altura y ancho subiguales. premaxilar triangular en vista lateral con un vértice superior mediano y afinándose abruptamente hacia la parte anterior. La apófisis coronoidea es relativamente baja y proyectada hacia atrás. El cóndilo mandibular es ancho y aplanado, se proyecta en punta exteriormente y hacia adentro se transforma en una superficie vertical, lisa y de contorno semicircular. La apófisis angular es pronunciada y forma una proyección hacia arriba. A este nivel y en el borde inferior, la mandíbula se presenta muy convexa externamente y muy cóncava internamente.

MEDIDAS (mm): Ancho palatal entre M1: 38; Longitud alveolar maxilar: 123; Ancho entre forámenes infraorbitarios : 87.5; Ancho palatal entre M5 : 37; Longitud desde el proceso premaxilar hasta M1: 84.5; Longitud desde la escotadura anterior a la posterior.: 202; Longitud desde el borde anterior de Mx hasta borde M1: 84.5; Ancho máx. M1: 15.3; Ancho mín M1: 7.3; Longitud M1: 27.5; Ancho de M2 o M3 (aislado): 20.4; Longitud M2 o M3 (aislado): 22.8; Ancho máx. M5: 11.8; Longitud máx. M5 : 19.4; Ancho alveolar máx M2: 22; Longitud alveolar máx. M2 : 28.5; Ancho máx. alveolar M3: 24; Longitud máx. alveolar M3: 30; Ancho máx. alveolar M4: 21.5; Longitud máx. alveolar M4: 28.
Mandíbula: Altura sobre el proceso coronoideo: 192; Altura sobre el cóndilo: 138.5; Ancho del cóndilo :51 Longitud del cóndilo: 27.5.

Las medidas dentarias fueron tomadas paralelas al eje del paladar (longitudes) o perpendiculares a este (anchos).

COMENTARIOS: El cráneo, tiene características que permiten incluirlo claramente en *Catonyx tarijensis*. Estas son su robustez, el gran abultamiento rostral, la forma y disposición de los premaxilares y nasales y su ubicación respecto de los maxilares, la presencia de un surco palatal y la relación entre la distancia pre dentaria y la serie dentaria entre otras. Se aproxima mucho morfológicamente al ejemplar de Mar del Plata (fig. 27) figurado por McDonald (1987).

El M1 es bilobado con el lóbulo anterior más ancho y un surco intermedio profundo. El M2 o M3 es groseramente triangular a vértice antero-externo; en la base presenta un surco bastante pronunciado y en la cara externa una concavidad. El M5 es el más pequeño de los dientes, de sección sub-semicircular con convexidad interna y un surco externo. Los alvéolos de M2 a M4 reflejan una morfología dental similar al diente suelto (M2 o M3 ?), elongados y con un surco interno y una concavidad postero-externa.

IV.15. *Catonyx* sp.

MATERIAL: MNP-302, gran parte de rama mandibular derecha con los cuatro molariformes.

COMENTARIOS: Roselli (1976) describe y brinda medidas de este ejemplar asignándolo al género *Scelidodon* con dudas. La curvatura del lóbulo posterior del m4 es acorde con *Catonyx*. El material tiene similitud con las formas más grandes del género, es decir *C. tarijensis* y los mayores ejemplares de *C. chiliense* y *C. cuvieri* (ver McDonald, 1987). Se aproxima más al primero en sus proporciones: longitud de la serie dentaria, altura de la rama mandibular y en la relación altura rama/longitud serie dentaria: 0,79. En caso de tratarse de esta especie, la asignación de los depósitos portadores al Lujanense (Formación Nueva Palmira= Formación Dolores) referida por Roselli (1976) resulta problemática.

MRSC-S/N: cráneo sin región rostral. Arroyo Chileno.

Género *Scelidotherium* Owen, 1838

IV.16. *Scelidotherium* cf. *S. leptcephalum* Owen, 1838

MATERIAL: MGT-717: fragmento mandibular con molariformes.

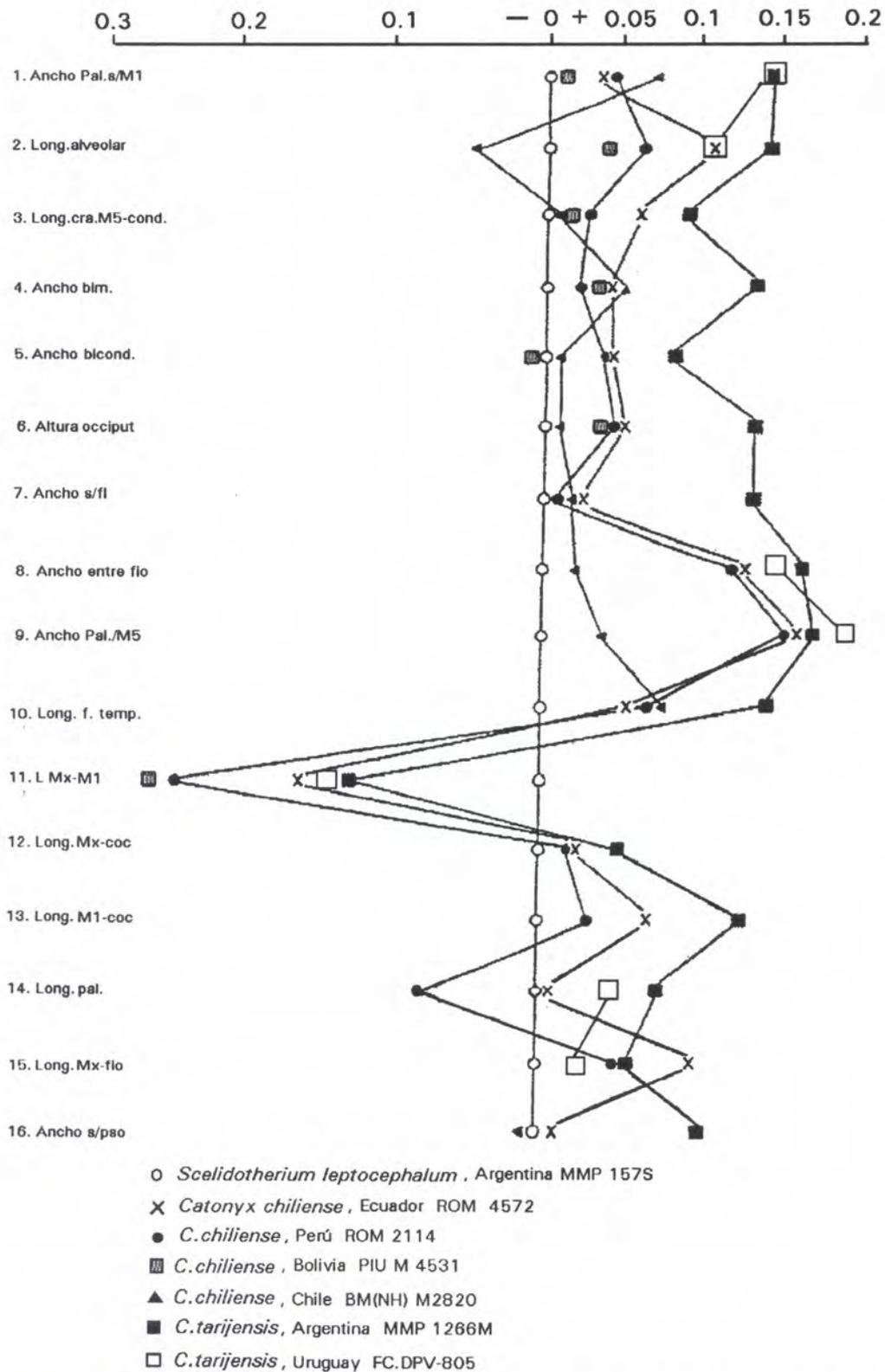


Fig. 27: Diagrama de proporciones para ejemplares de diferentes especies de Scelidotheriinae. Adaptado de Mc Donald, 1987.

MEDIDAS: Longitud m 1: 16.6, Ancho m1: 8.4, Longitud m2: 8.2, Ancho m2: 15, Longitud m3: 8, Ancho m3: 14,6, Longitud m4: 21.8, Ancho m4: 8.7, Altura s/m3: 56.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Tacuarembó, Arroyo Malo, Curtina. Formación Sopas. (Fauna Local Curtina).

MATERIAL: FC-DPV-S/N, fragmento de maxilar derecho con M1 a M3 y foramen infraorbitario.

COMENTARIOS: El M2 presenta un surco interno bastante pronunciado, el M1 parece tener un lóbulo anterior interno bastante marcado. El foramen infraorbitario está dirigido hacia adelante y es de tamaño grande.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Paysandú, cerca de Guichón, Arroyo Queguay. Probablemente Formación Sopas.

COMENTARIOS: Los restos descritos poseen afinidades globales con *S.leptocephalum*, aunque no exhiben características diagnósticas. Dada la fauna acompañante, de características lujanenses y teniendo en cuenta que las especies lujanenses de *Catonyx* se diferencian geográfica y morfológicamente de estos ejemplares, asignamos este material a la citada especie con reservas.

Filogenia de los Scelidotheriinae

La subfamilia Scelidotheriinae s.l. (incluyendo a los Nematheriinae *sensu* Scillato-Yané, 1977) se registra por primera vez en el Santacrucense (Mioceno) de Argentina y Chile. Esta línea es más conservadora que los Mylodontinae y nunca adquirió la diversidad de géneros y especies observada en la última. Los Scelidotheriinae se distinguen del resto de los Mylodontinae por un notorio elongamiento y compresión lateral del cráneo y la mandíbula, la forma cóncava de la faceta cuboidal del astrágalo y la particular morfología del tuber calcis calcaneal, más cuadrangular. Los géneros mejor conocidos de la subfamilia son *Nematherium*, el más antiguo; *Neonematherium*, representado en el Friasense de Argentina, Chile y Colombia; *Proscelidodon* del Huayqueriense (con dos especies *P.gracillimus* y *P. almagroi*), y Montehermosense a Chapadmalense (*P.patrius*) de Argentina; *Catonyx* (= *Scelidodon*), con tres especies, *C. chiliense*, conocido solo del Lujanense de la región andina, desde Chile a Ecuador, *C. tarijensis*, del Ensenadense de Argentina, Bolivia y Uruguay y *C. cuvieri* del Lujanense de Brasil; *Scelidotherium*, con una especie bien representada en el Pleistoceno del S de Sudamérica, *S. leptocephalum* y otra, *S. parodii*, poco conocida y probablemente ancestral a la primera.

Se estableció la siguiente polaridad de caracteres tomando a *Nematherium* como grupo externo:

- 1) Caja craneana abultada (0) o no (1);
- 2) Frontales no abultados (0) abultados (1);
- 3-4) Surco palatal ausente (0,0) parcial (0,1) total (1,1);
- 5-6) Curvatura del paladar: ausente (0,0), poca (0,1) o muy acentuada (1,1);
- 7) Cresta temporal: paralela (0) o no (1);
- 8) Porción pre dental: corta (0) o larga (1);
- 9) Sínfisis mandibular curvada hacia arriba (0) o no (1);
- 10) Cóndilo mandibular: por encima del nivel de la serie dentaria (0) o al mismo nivel (1);
- 11) Forma del M1: oval (0) subtriangular (1);
- 12) Axis del M1 curvado (0) recto (1);
- 13) Forma de los M2-M5: subtriangular (0) subelíptico (1);
- 14) Forma del m1: suboval (0) o elongada (1)
- 15) Superficie oclusal de los dientes con cresta transversal (0) o plana (1);
- 16) foramen entepicondiloideo: presente (0) ausente (1);
- 17) Falange ungueal I de la mano: presente (0), o ausente (1);
- 18) Falanges proximal y segunda del dedo 3 del pie sin fusionar (0) o fusionadas (1).

En las figuras 28 y 29 se esquematizan los caracteres analizados.

<i>Scelidotheriinae</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Nematherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neonematherium</i>	1	1	0	1	0	1	?	0	0	1	0	1	1	?	0	0	1	0
<i>P.gracillimus</i>	0	0	?	?	?	?	0	0	0	0	1	1	?	1	?	?	1	1
<i>P.patrius</i>	0	1	0	0	1	1	?	0	0	1	1	1	0	1	0	?	1	1
<i>P.rothi</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	?	?	1	1	0	1	0	?	1	1
<i>S.parodii</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	?	1	1
<i>S.leptocephalum</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>C.cuvieri</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>C.chiliense</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1
<i>C.tarijensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1

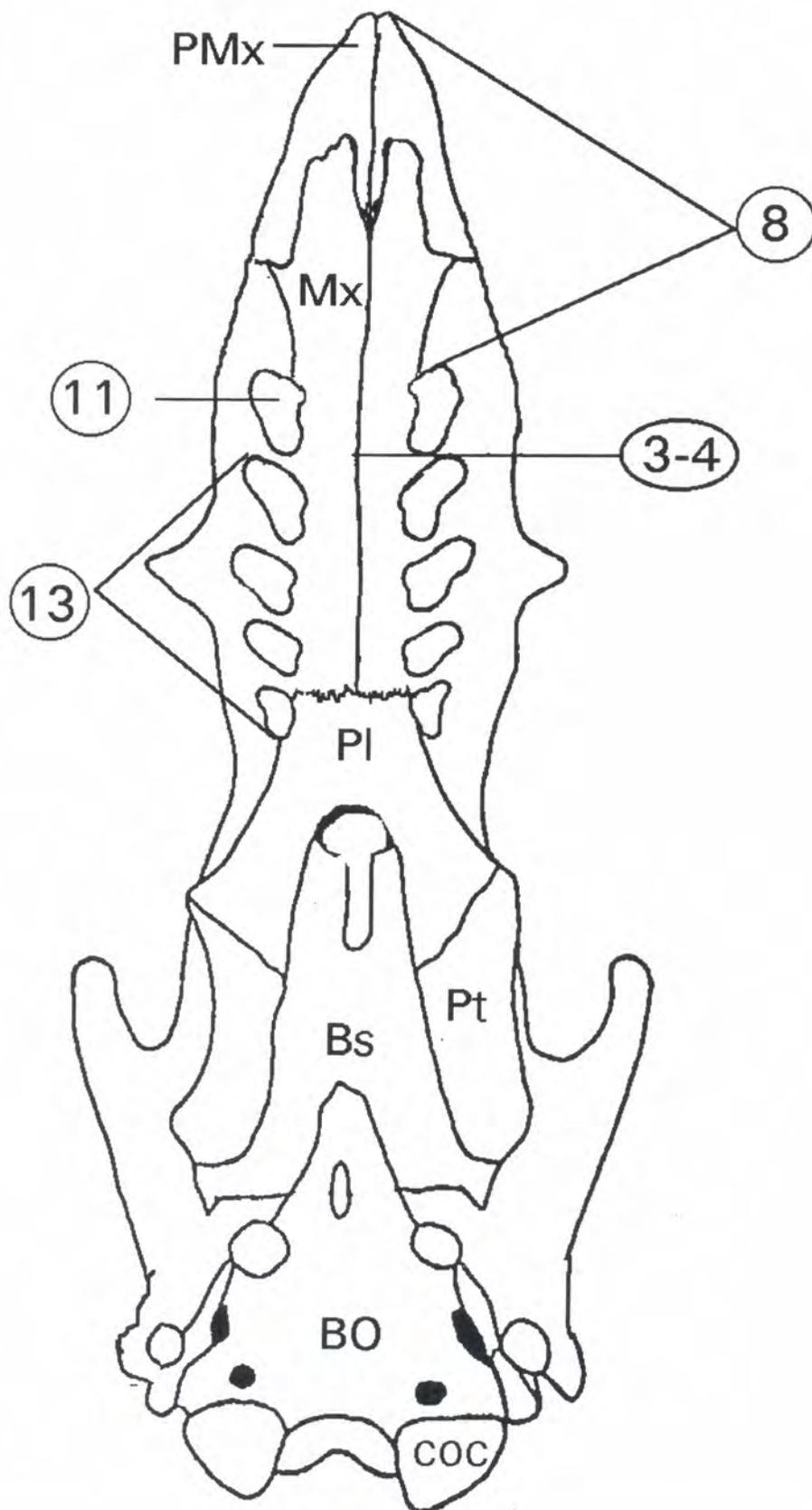


Fig. 28 : Cráneo de Scelidotheriinae señalando los caracteres utilizados para el análisis filogenético.

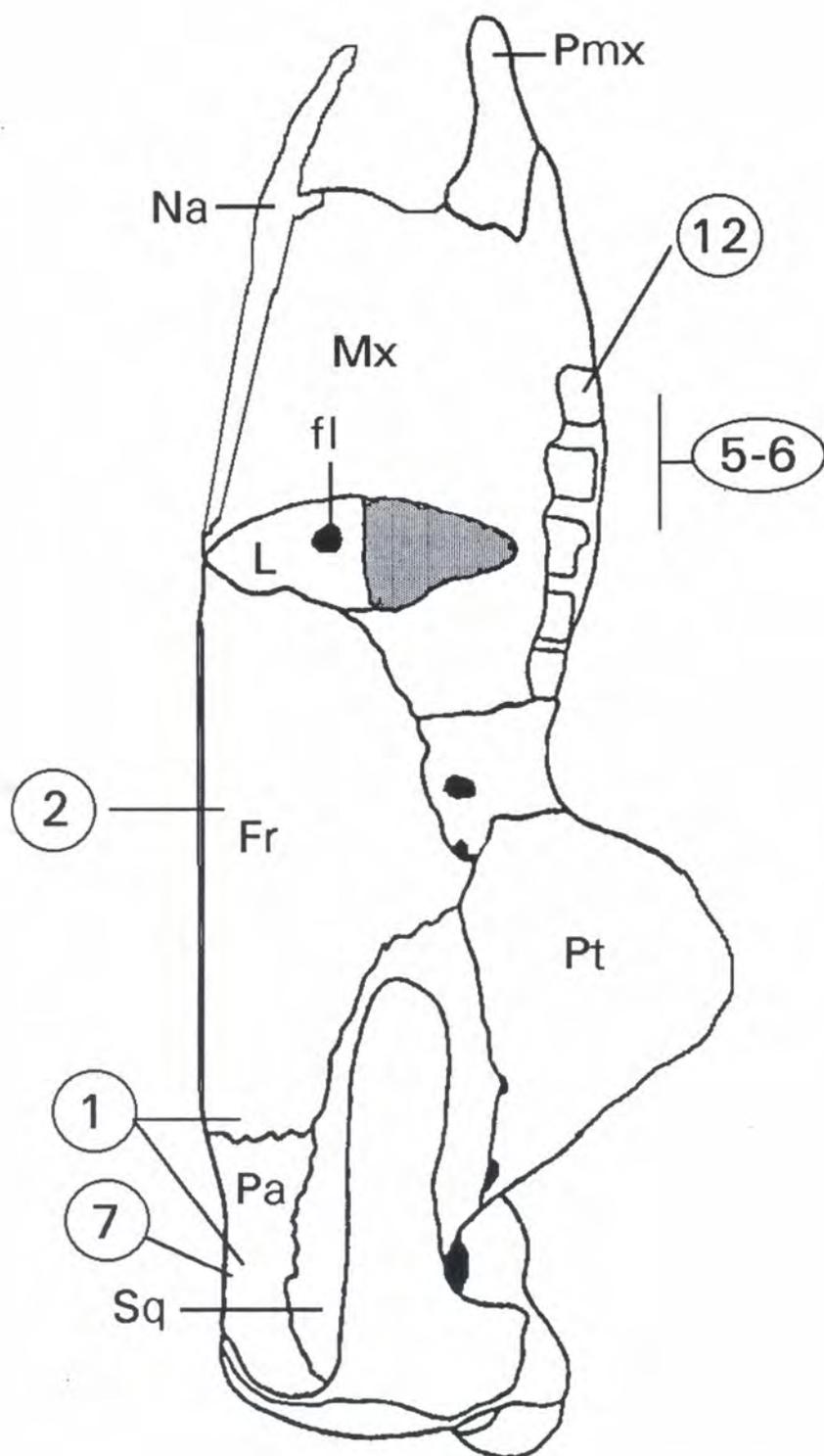
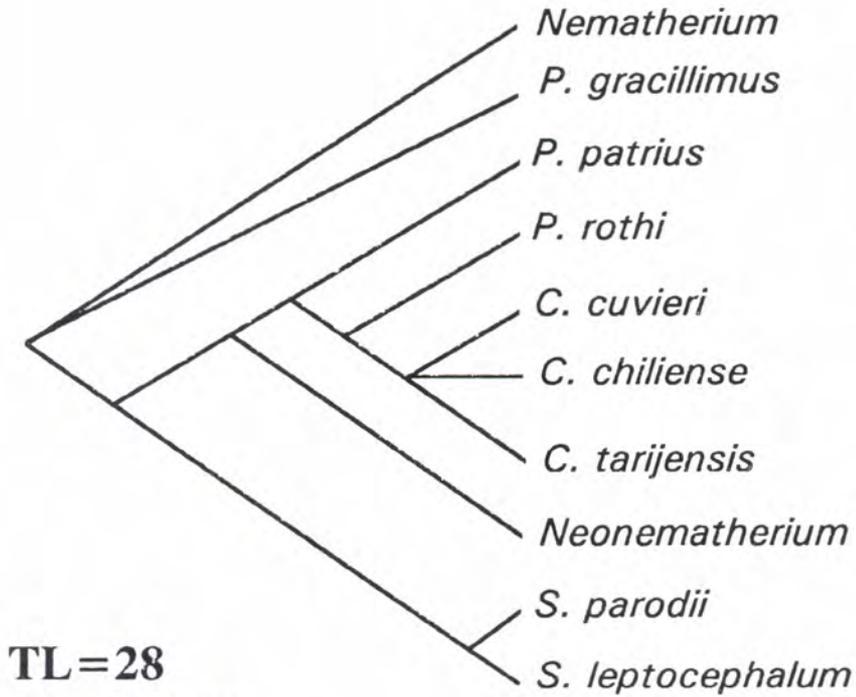


Fig. 29: Cráneo de Scelidotheriinae señalando los caracteres utilizados para el análisis filogenético.



TL=28

CI= 0.643

HI= 0.357

RI= 0.643

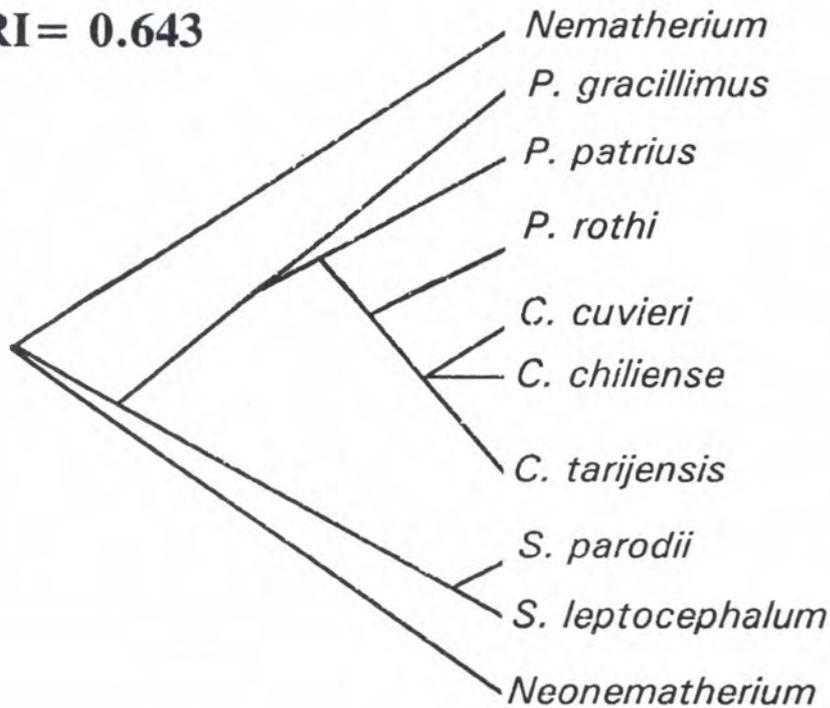


Fig. 30: Árboles obtenidos en el análisis filogenético de Scelidotheriinae.

Algunos de los árboles más parsimoniosos (fig. 30) muestran concordancia con el registro paleontológico de la subfamilia, ubicando a *Nematherium* en una posición basal y a los grupos *Proscelidodon-Catonyx* por un lado, y *Scelidotherium* por el otro, como más derivados. En otros, *P.gracillimus* es más plesiomórfico y *Neonematherium* se agrupa junto con las restantes especies de *Proscelidodon* y *Catonyx*. Ciertas características de *P.gracillimus* y la citada hipótesis filogenética, pueden llevar a una nueva propuesta taxonómica para esta especie.

Subfamilia Mylodontinae Gill, 1872

Son los milodóntidos más diversificados y ampliamente distribuidos geográfica y estratigráficamente. Poseen la región rostral ensanchada y carecen de foramen entepicondiloideo humeral.

Género *Ranculcus* Ameghino, 1891

DIAGNOSIS AMPLIADA: tamaño comparable a *Glossotherium robustum* Owen, aunque de constitución más grácil. Posee un gran diastema entre m1 y m2 al igual que *Lestodon*, pero su dentición posterior (m1-m4) se asemeja mucho estructuralmente a *Glossotherium* con m2 y m3 angulosos y m3 largo por la presencia de una constricción bien marcada entre sus dos lóbulos (fig.31).

IV.17 *Ranculcus* aff. *R. scalabrinianus* (fig. 31)

MATERIAL: FC-DPV-462; mandíbula carente de dentición, con su mitad izquierda bastante completa, exceptuando la región sinfisaria y las apófisis coronoide y angular. Presenta, bien conservados, todos los alvéolos de la hemimandíbula izquierda y el correspondiente al caniniforme de la derecha.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRAFICA: Departamento de San José, Arazatí, km 95. En limo arcilloso color gris oliva suave; sobre plataforma de abrasión: En depósitos asignables a la parte basal de la Formación Raigón (= Formación Kiyú) (fig.3)(ver Perea et al., 1994).

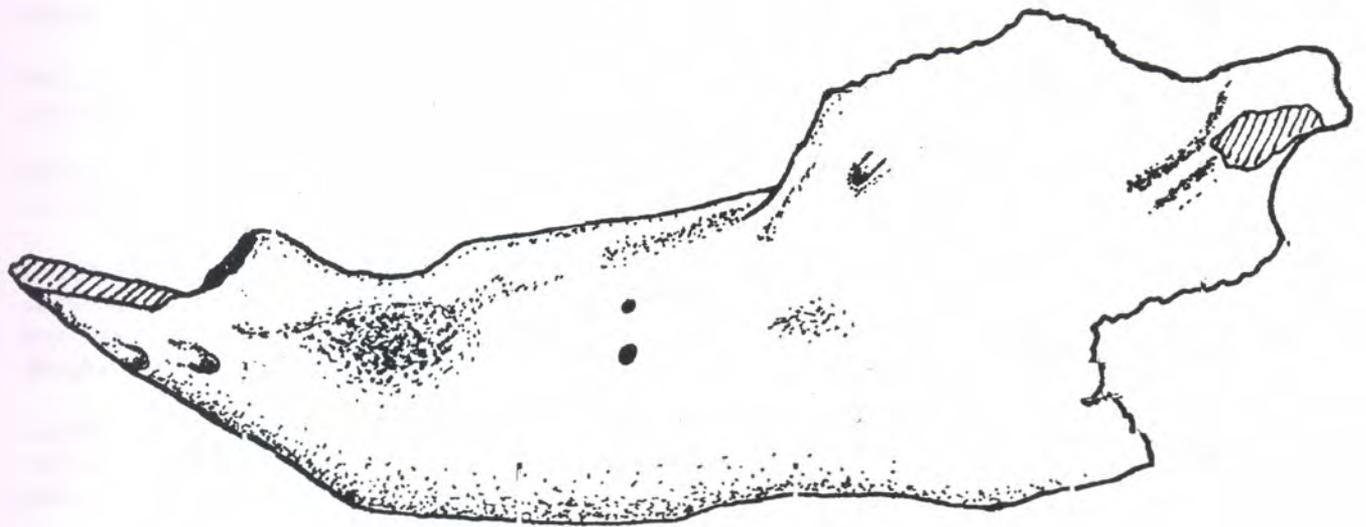
DESCRIPCION: Rama mandibular baja y robusta. Algo mayor que el holotipo de *Ranculcus scalabrinianus* Ameghino. Al igual que en este, el diastema es de longitud intermedia entre *Glossotherium* y *Lestodon*. Los caniniformes son sobresalientes hacia adelante y afuera. El margen incisivo es amplio y "espatuliforme".

MEDIDAS (mm): Longitud máx. cóndilo-borde ant.: 345; Longitud serie molariforme (m2-m4): 97,6; Altura a nivel de m1 (caniniforme): 67; Ancho máx. m1: 22,6; Longitud máx.m1: 28,9; Longitud diastema: 30,5; Altura a nivel m4: 76,4; Ancho máx.m2: 20,7; Longitud máx. m2: 22,9; Ancho máx. m3: 25; Longitud máx. m3: 20,2; Ancho ant. máx.m4: 28,6; Ancho post. máx. m4: 23,1; Longitud m4: 45,4.

COMENTARIOS: Este ejemplar es el segundo de *Ranculcus* que se describe. Probablemente se trate de la misma entidad específica que el espécimen tipo, pero es difícil con el material disponible al momento, establecer la incidencia del tamaño para la distinción específica. Los restos de *Ranculcus* son los mejor documentados de Mylodontidae pre-cuaternarios del Uruguay. Al ser más completos que el holotipo permiten ampliar la diagnosis a nivel genérico y aportar datos a la sistemática filogenética de la subfamilia.

Género *Myloodon* Owen, 1840.

Se distribuye en el sur de Sudamérica. Se caracteriza por el gran desarrollo de los premaxilares, el elongamiento y la compresión craneana lateral y la gran longitud de su región sinfisaria mandibular. Los molariformes a excepción del último tienden a ser simples, de contorno oclusal subelíptico, al igual que *Lestodon*. Para el límite norte de distribución del género existe una sola especie bien conocida, *M. darwini*. Se han definido algunas especies por documentadas (por ejemplo *M. zeballosi*, *M. insigne*), que puede que



10 cm

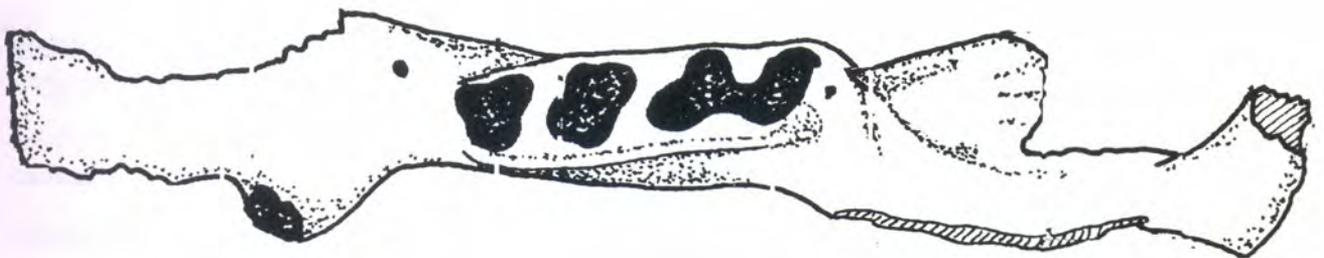


Fig. 31: Mandibula de *Ranculus* aff. *R. scalabrinianus* (FC-DPV-462).

se trate de variaciones intraespecíficas de *M.darwini*. Otra especie bien conocida es *M.listai*, de menor tamaño y de distribución patagónica (Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979). Un género muy afín, *Myloodonopsis* Cartelle, del norte de Brasil, se diferencia de *Myloodon* por poseer 5 dientes superiores en lugar de 4 (Cartelle, 1991).

IV.18 *Myloodon darwini* Owen, 1840 (fig.32)

MATERIAL 1: MNHN-790. Rama mandibular derecha incompleta; presenta los cuatro alvéolos. Costilla. MNHN-791: Porción distal de fémur izquierdo.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Río Negro, al norte de Young. Arroyo Gutiérrez Grande, Formación Dolores, Fauna Local Young (fig.14).

OBSERVACIONES: el fragmento de fémur MNHN-791 es muy probable que pertenezca al mismo ejemplar que MNHN-790 pues estaba en el lecho del arroyo a escasos metros de este último.

DESCRIPCION: la mandíbula muestra caracteres diagnósticos claros de *M.darwini*, tamaño grande, m1-m3 simples de sección subelíptica y sin diastemas, el m4 es bilobulado, corto y con la constricción interlobular poco marcada. Lo poco que se conserva de la región predentaria indica la presencia de una gotera sinfisaria elongada y estrecha.

COMENTARIOS: el fragmento femoral muestra una configuración similar a la de *Glossotherium* aunque es notoriamente mayor que el promedio de los homólogos de este género y presenta el ectepicóndilo algo más acusado.

MEDIDAS (mm): MNHN-790: Longitud serie alveolar: 133,4. Dimensiones alveolares: Longitud m1: 28,6; Ancho m1: 20; Longitud m2: 30,4; Ancho m2: 23,3; Longitud m3: 33,3; Ancho m3: 29; Longitud m4: 44,8; Ancho ant. m4: 23; Ancho post. m4: 37,8. MNHN-791: Ancho máx. entre cóndilos: 193; Ancho máx. distal: 248; Espesor máx. sobre cóndilo interno: 132; Espesor máx. sobre cóndilo externo: 92,8.

MATERIAL 2: Col. Arq. Saravia: No. 10: gran parte de rama mandibular derecha con los alvéolos correspondientes a los cuatro molariformes, el último muy deteriorado.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Treinta y Tres, Río Cebollatí. Formación Dolores.

MEDIDAS (mm): Longitud serie alveolar: 147. Dimensiones alveolares: Long m1: 28,9; Ancho m1: 17; Longitud m2: 30,8; Ancho m2: 20; Longitud m3: 33; Ancho m3: 23;

MNP-Nºs. 133, 360, 472, 1191, 1575. Tres tibias, un astrágalo y una rama mandibular rodados, atribuidos con dudas por Roselli (1976) a su Formación Ventura (=Formación Dolores) y a la Formación Libertad.

COMENTARIOS: las piezas descritas pueden considerarse el material mejor documentado de la especie para el Uruguay. Se trata de un taxon ecoindicador, asociado a ambientes secos y fríos, lo que es coincidente con las condiciones durante la depositación de los sedimentos que lo contenían (ver III). En la bibliografía se citan restos de *Myloodon* que en realidad corresponden a *Glossotherium*, debido a la confusión que durante muchos años existió entre estos dos géneros (ver más abajo). *M. darwini* fue citado para Uruguay por Ameghino (1881), Kraglievich (1928c) y Hoffstetter (1949) y su probable sinónimo *M. zeballosi* por Ameghino (op.cit.).

Género *Prolestodon* Kraglievich, 1932

IV.19. *Prolestodon atavus* Kraglievich, 1932

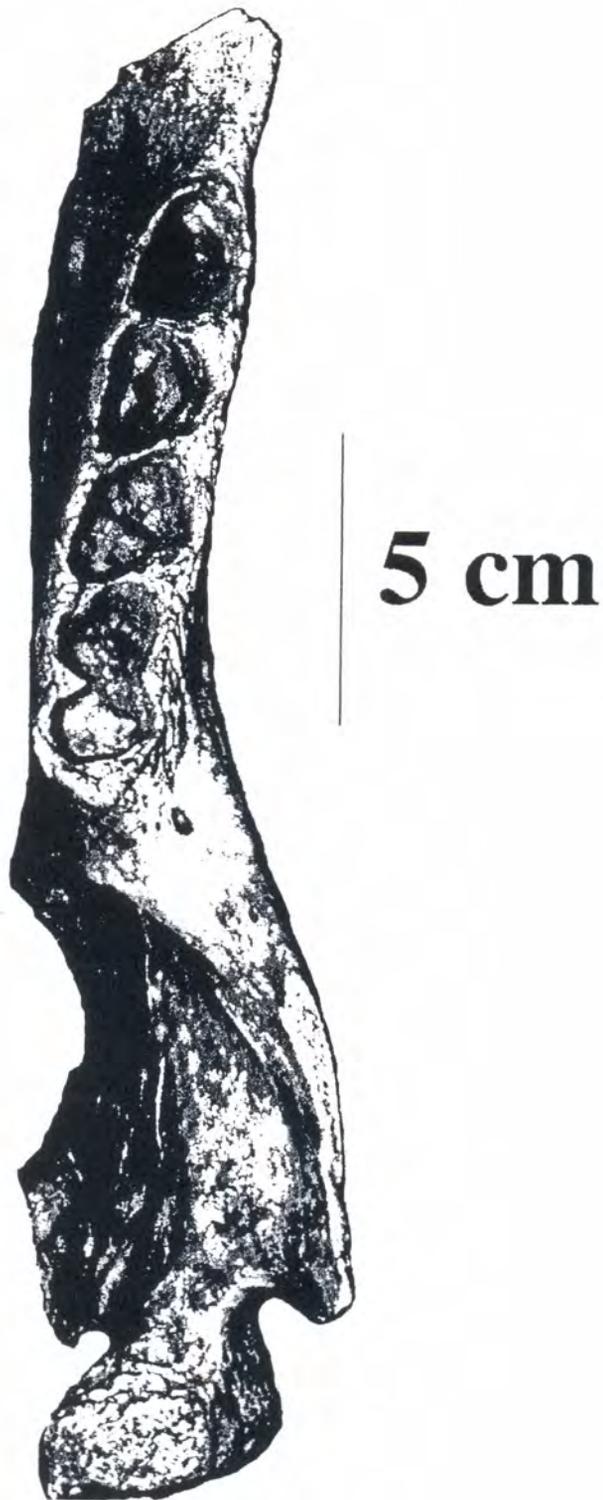


Fig. 32: Mandíbula de *Mylodon darwini* (MNHN-790).

MATERIAL: MNHN- 1014 Holotipo (Col. Teisseire) fragmento mandibular anterior derecho, con los alvéolos del m1, m2 y parte del m3.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Colonia, Bahía de la ciudad de Colonia. Rodado, probablemente Formación Camacho cuspidal (=Formación Kiyú) (ver Perea et al., 1994).

OBSERVACIONES: Es de destacar que Calcaterra (1977), plantea dudas en cuanto a la asignación estratigráfica de este ejemplar, proponiendo una procedencia cuaternaria para el mismo. Kraglievich (1932), al fundar esta especie define un subgénero dentro de *Lestodon*. El material, a pesar de lo fragmentario, tiene importantes diferencias con este género, en particular la menor longitud del diastema y la forma triangular-elíptica del contorno del m2.

Género *Lestodon* Gervais, 1855

Sinonimia: *Lestodontidion* Roselli, 1976

Se caracteriza por incluir los mayores representantes de la familia. Poseen el rostro extremadamente ensanchado, un amplio diastema entre el primer y segundo diente y los primeros dientes de la serie, caniniformes de gran tamaño, desarrollados como defensas. Exclusivamente sudamericano, sus mejores registros provienen de la parte sur de este continente. Calcaterra (1977), en su revisión del género, distingue varias especies, entre las cuales las mejor conocidas son *L.armatus* y *L.trigonidens*. Paula Couto (1979), lo considera un género monotípico, con la especie *L.armatus*, del Pleistoceno, frecuente en el Lujanense.

IV.20 *Lestodon armatus* Gervais, 1855. (figs. 33-36)

Según Calcaterra (1977) se diferencia de *L. trigonidens* por su menor porte, por su fémur más plano anteriormente en su diáfisis, y de menor espesor anteroposterior, por su omóplato más cuadrangular, el llano occipital más inclinado y la mandíbula más baja. Se distingue también de la citada especie por sus caniniformes más pequeños y menos desviados hacia afuera.

MATERIAL: MMC- s/n. Ejemplar casi completo, con el cráneo bastante reconstruido, montado para exhibición.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Colonia, Bahía de Colonia del Sacramento, próximo al Balneario Municipal. Formaciones Libertad o Dolores.

DESCRIPCIÓN: Ejemplar de mediano tamaño para el género. El cráneo es muy estrecho en su zona media, entre la región occipital y los forámenes infra-orbitarios, carece de yugales y la parte superior y anterior están muy reconstruidas. Se destaca la gran amplitud rostral, que conjuntamente con la parte posterior constituyen ensanchamientos terminales que le dan al cráneo un aspecto de "reloj de arena" en norma superior. La cresta sagital es levemente marcada, el llano occipital es inclinado y rugoso con una cresta media pronunciada. Los cóndilos son sobresalientes. Carece de anillos timpánicos soldados al cráneo. El foramen condiloideo y el rasgado posterior, de similar tamaño, están cercanos entre sí e inmediatamente por detrás de la pars petrosa del periótico. El entotimpánico desarrolla hacia adentro y atrás una superficie plana y sobresaliente. Las crestas lambdoideas son características del género, bien desarrolladas y a este nivel el cráneo es algo deprimido. La caja craneana es poco abultada. El contorno superior craneano es sinuoso con un leve abultamiento a nivel de los frontales y una concavidad marcada a nivel de los forámenes infraorbitarios, antes del ensanchamiento. El paladar es muy estrecho a nivel de la serie molariforme, sobresale bastante por encima de la línea alveolar y posee un surco medio muy pronunciado. Las alas de los pterigoides están rotas; en su base, a nivel de las amplias fosas glenoideas se observa un pequeño foramen rasgado anterior y redondo. El foramen de la trompa de Eustaquio y el rasgado medio se unen en un surco groseramente semicircular ubicado por delante de la pars petrosa del periótico. La fosa para el proceso hioideo es profunda y pequeña. El foramen magnum es subcircular. A nivel del meato auditivo externo hay

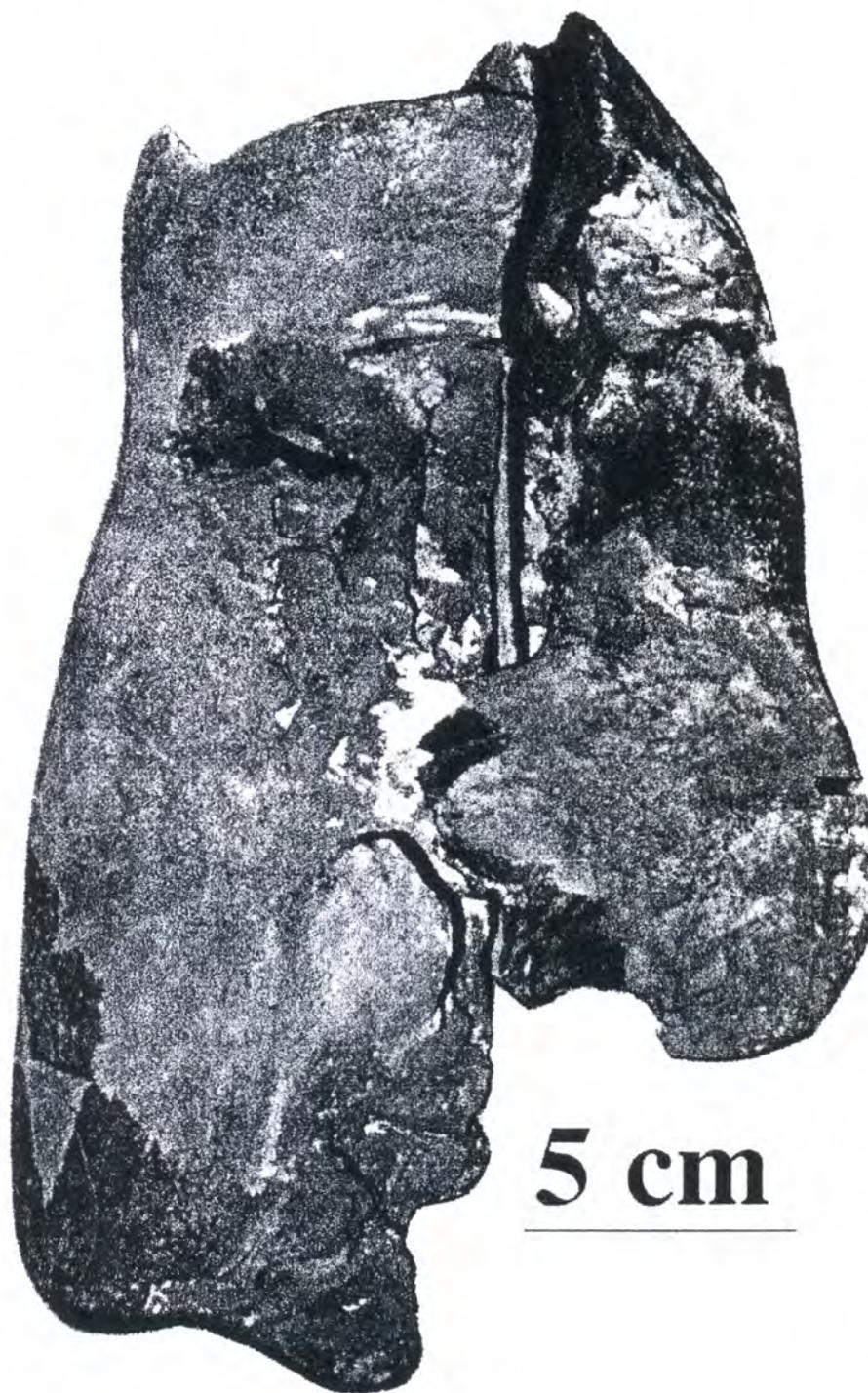


Fig. 33: Cráneo y mandíbula del ejemplar de *Lestodon armatus* (MMC-s/n), montado para exhibición en el Museo de la Plaza Mayor de Colonia.

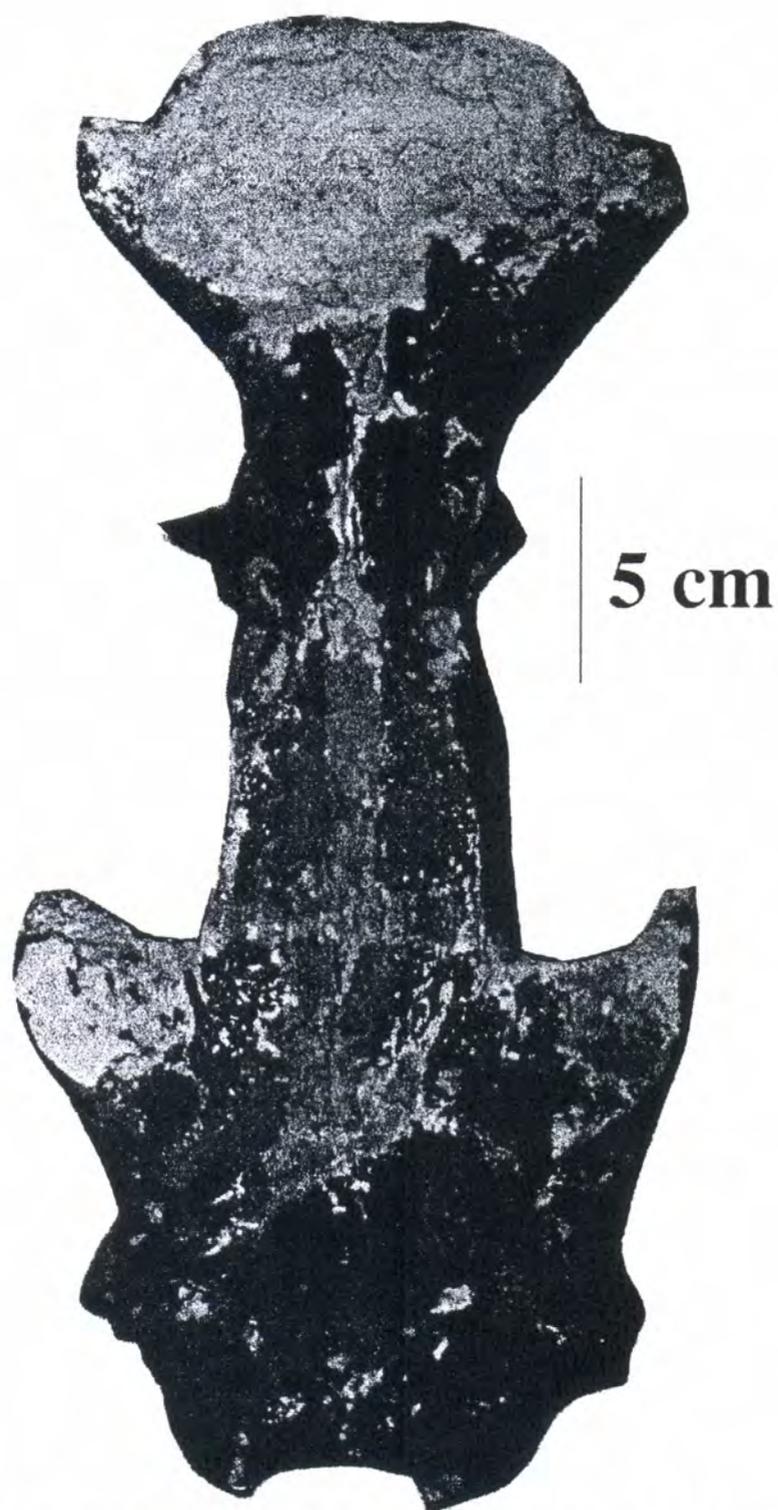


Fig. 34: Cráneo del ejemplar de *Lestodon armatus* (MMC-s/n), montado para exhibición en el Museo de la Plaza Mayor de Colonia, vista ventral.

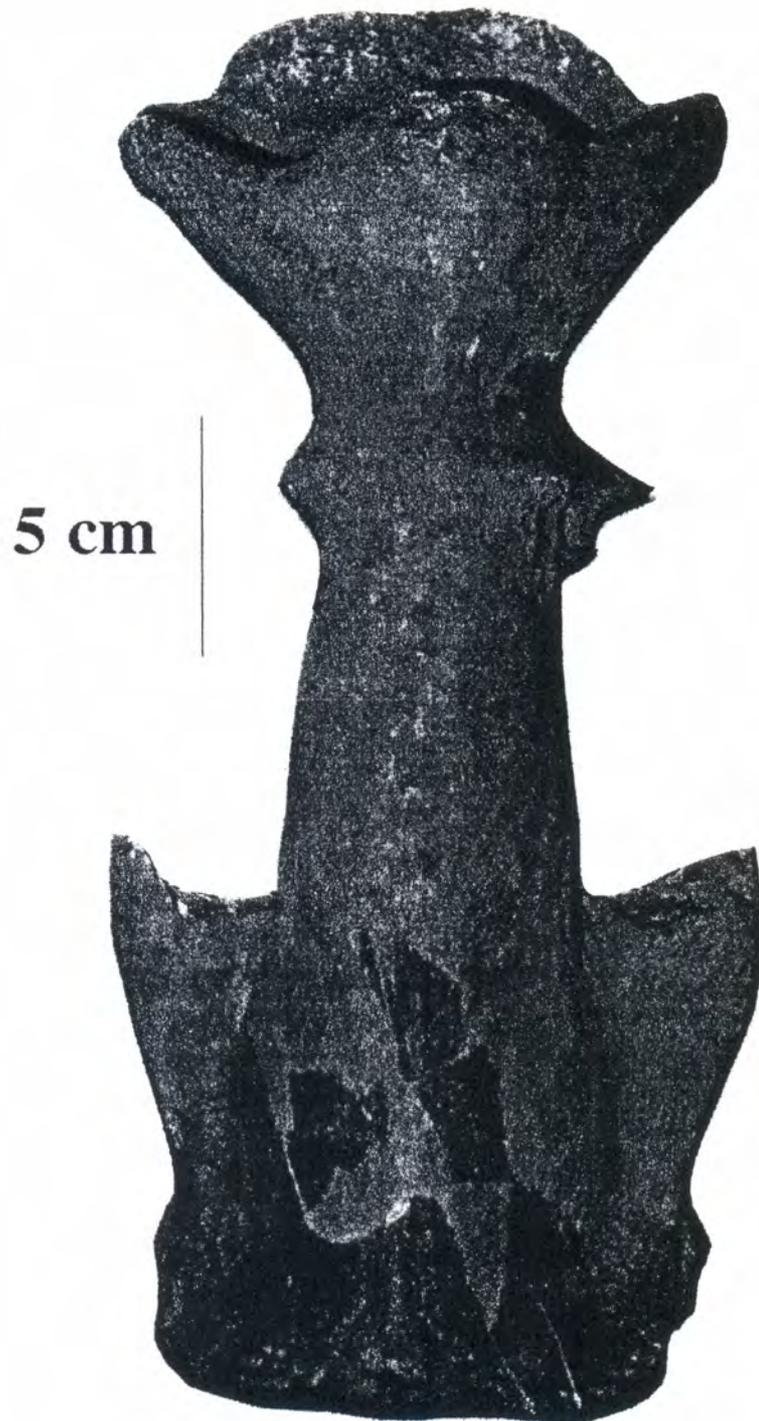


Fig. 35: Cráneo del ejemplar de *Lestodon armatus* (MMC-s/n), montado para exhibición en el Museo de la Plaza Mayor de Colonia, vista dorsal.

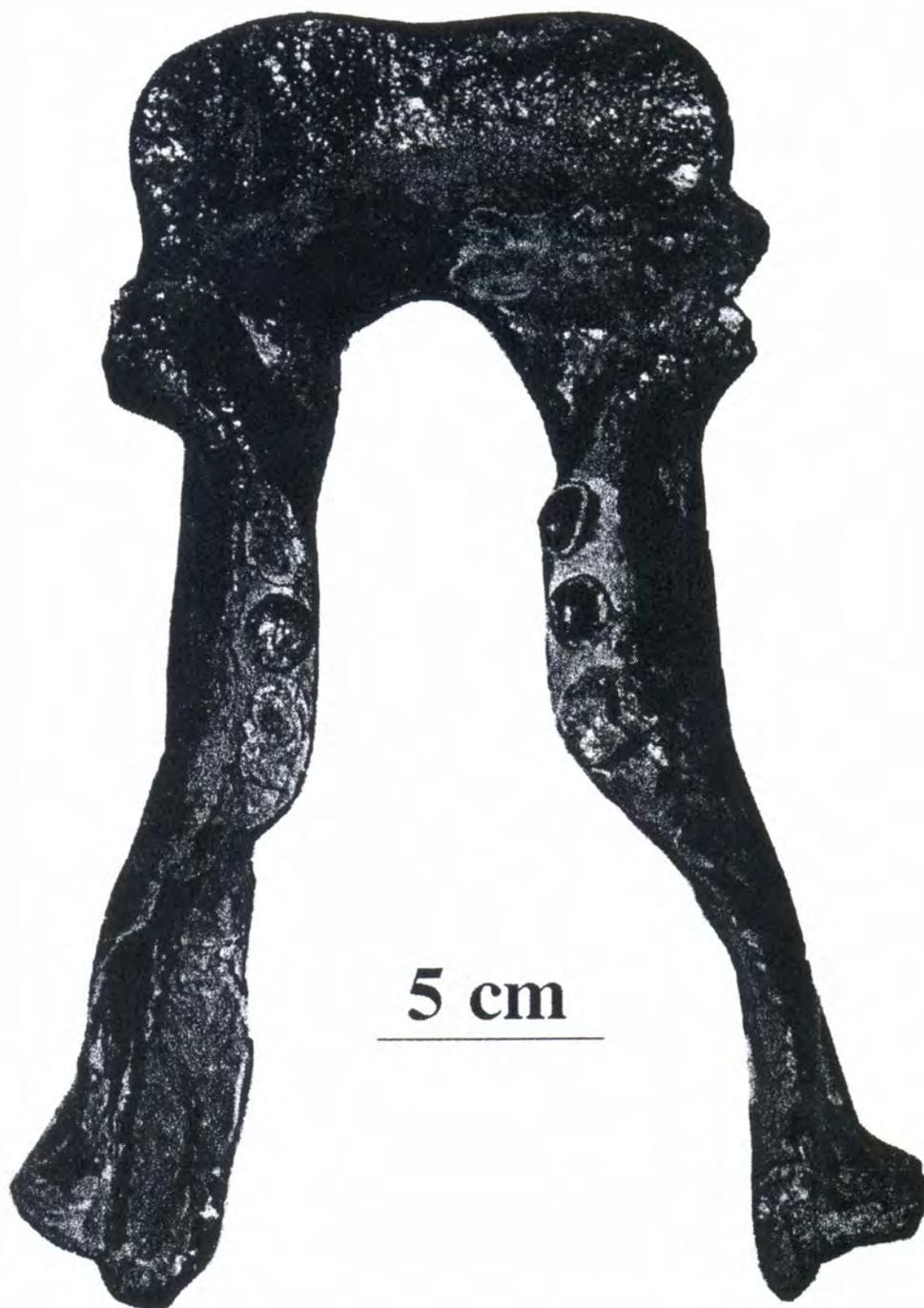


Fig. 36: Mandíbula de *Lestodon armatus* (MMC-s/n) , montada para exhibición en el Museo de la Plaza Mayor de Colonia.

un surco vertical que separa el pterigoides del entotimpánico. Los caniniformes superiores, de sección subcircular, son más pequeños que los molariformes. Estos son subelípticos a excepción del último que es bilobulado y un poco más largo que el resto. La mandíbula presenta las características típicas del género. Es robusta, baja y amplia, con la región sinfisaria muy expandida y los caniniformes desviados hacia afuera.

El miembro anterior es robusto, sobre todo a nivel de antebrazo y mano. El húmero presenta una cabeza voluminosa y un troquiter muy notorio al igual que la cresta deltoidea; se expande a nivel distal. El cúbito y el radio son voluminosos y relativamente cortos. El miembro posterior es alto y robusto. El fémur es aplanado anteroposteriormente y más estrecho distal que proximalmente. El calcáneo es voluminoso y con un tuber calcis muy acusado y redondeado. El astrágalo muestra una apófisis odontoidea troclear notoria conformando un ángulo aproximadamente recto con el resto de dicha superficie articular. La vértebras dorsales presentan apófisis espinosas muy desarrolladas, sobre todo las seis primeras.

MEDIDAS (mm): Cráneo: Longitud total (C): 590; Ancho máx. rostral (C): 235; Altura máx. rostral (c): 175; Ancho de la constricción rostral (c): 90; Ancho del paladar entre M4: 47,4; Longitud serie molariforme: 114; Distancia M1-M2 (c): 77. Ancho bicondilar: 147; Ancho foramen magnum: 63; Altura foramen magnum: 43; Ancho bimastoideo: 225; Ancho bicigomático (c): 255; Distancia M1-M2 (c): 97. Dentición superior: Longitud M1: 19,4; Ancho M1: 17,8; Longitud M2 (alveolar): 25; ancho M2 (alveolar): 20,5; Longitud M3 (alveolar): 27,6; Ancho M3 (alveolar): 25; Longitud M4 (alveolar): 28,6; Ancho M4 (alveolar): 23; Longitud M5 (alveolar): 30. Mandíbula: Longitud máx.: 460; Serie molariforme: 97,6; Ancho margen anterior: 195; Ancho entre caninos (c): 200; Longitud diastema (c): 56; Espesor sobre m4: 43,2. Dentición inferior: Longitud m2: 25; Ancho m2: 19; Longitud m3: 26,2; Ancho m3: 20; Longitud m4 (c): 34; Ancho post. m4: 20,2. Fémur: Longitud máx.: 620; Ancho máx. proximal: 300; Ancho máx. distal: 250. Húmero: Longitud máx. 520; Ancho máx. proximal: 170; Ancho máx. distal: 170.

OBSERVACIONES: Se trata de un ejemplar adulto, por el grado de fusión entre suturas y la configuración de los huesos largos y dientes. El ejemplar carece de yugales y buena parte del cráneo está reconstruida. Faltan algunas falanges. Se destacan las diferencias en coloración entre los múltiples componentes del esqueleto.

Se asigna también a esta especie el siguiente ejemplar:

MNP- 683: Rama mandibular derecha

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Colonia, Polanco, Arroyo Árbol Solo; Formación Libertad.

IV.21 *Lestodon trigonidens* Gervais, 1873 (figs. 37-39).

MATERIAL: Col. Teisseire s/n. Gran parte de rama mandibular izquierda, una escápula, una tibia, vértebras y huesos del carpo y del tarso.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Ciudad de Colonia, "limo pampeano".

OBSERVACIONES: el material descrito y figurado por Teisseire (1928), sin citar número de colección, no ha podido ser ubicado para su estudio. La mandíbula figurada por este autor posee una morfología acorde a la de *L. trigonidens*, con el caniniforme grande y muy desviado hacia afuera.

Se asigna también a esta especie el siguiente material:

MRSC-807: cráneo completo (Fig. 37). 1020: cráneo muy deteriorado y mandíbula (Fig. 39). Procedentes de la Bahía de Colonia.

OBSERVACIONES: No fue posible observar en detalle y medir el material por no estar permitida la apertura de vitrinas por parte de las autoridades del museo.



Fig. 37: Cráneo de *Lestodon trigonidens* (MRSC-807).



Fig. 38: Mandíbula de *Lestodon trigonidens* (MRSC-AC-1865).



5 cm



Fig. 39: Mandibulas de *Lestodon trigonidens* (MRSC)

COMENTARIOS: Existen varias referencias (Gervais y Ameghino, 1880; Lydekker, 1887; Ameghino, 1889; Kraglievich, 1931b) y algunas descripciones detalladas (Calcaterra, 1977) de material de *Lestodon* para el Uruguay. Se trata de una forma especializada, probablemente derivada de otros integrantes más generalizados de la subfamilia (ver más adelante). Se han descrito muchas especies (Teisseire, 1928; Roselli, 1976; Calcaterra, 1977), algunas basadas en material muy fragmentario. Los materiales mejor documentados hasta el momento permiten distinguir dos morfotipos dentro de la variabilidad observada en el género, considerados aquí como dos especies válidas, *L. armatus* y *L. trigonidens*; aunque no se descarta la posibilidad de que las diferencias entre ambas puedan deberse a dimorfismo sexual. Estas formas son características del Pleistoceno superior. Para edades anteriores dentro de este período es poco lo conocido de *Lestodon*. Un criterio práctico, dada la variabilidad observada al momento, es considerar como *Lestodon* sp. a algunas especies cuaternarias definidas a base de materiales fragmentarios. Tales los casos de *Lestodontidion monesi* Roselli, 1976, de pequeño tamaño, probablemente un ejemplar joven, y las especies definidas por Calcaterra (1977), *Lestodon monesi* y *L. rebuffoi*, todas fundamentadas en materiales incompletos y con datos estratigráficos imprecisos. La validez de la especie *L. antiquus*, citada por Teisseire para el Uruguay (1928), es puesta en duda por Calcaterra (1977). Coincidimos con la opinión de este autor, dado lo fragmentario del material.

Género *Glossotherium* Owen, 1840

Sinonimia: *Paramylodon* Brown, 1903; *Glossotheridium* Kraglievich, 1934; *Oreomyodon* Hoffstetter, 1949; *Paraglossotherium* Esteban, 1993.

Es el género mejor conocido y más ampliamente distribuido y diversificado de la familia, desde Patagonia a Norteamérica, abarcando el Plioceno superior y Pleistoceno. De mucho menor tamaño que *Lestodon*, y también más pequeño en general que *Myiodon*, carece de diastema entre primer y segundo dientes inferiores como *Myiodon*, pero se diferencia de este y de *Lestodon* por mantener una dentición de contorno anguloso y un m4 muy elongado. Su rostro es ensanchado, aunque no al grado de *Lestodon*, y el primer diente es caniniforme al igual que en este género. Se han reconocido varias especies de *Glossotherium*, de las cuales las mejor conocidas son *G. robustum* del Pleistoceno del centro y sur de Sudamérica (Esteban, 1996) y *G. harlani*, de la misma época para Norte América (Stock, 1925) y *Glossotherium wegneri* del Cuaternario de la región norandina (Hoffstetter, 1948). La especie tipo del género, *G. uruguayensis*, está fundada sobre material pobre, procedente de Uruguay y probablemente deba incluirse en la primera especie citada, *G. robustum*.

IV.22 *Glossotherium robustum* Owen, 1840 (figs. 40-42)

Sinonimia: ; *Glossotherium myloides* (Gervais); *Glossotherium uruguayensis* Kraglievich, 1928; *Glossotherium guerrai* Roselli, 1976.

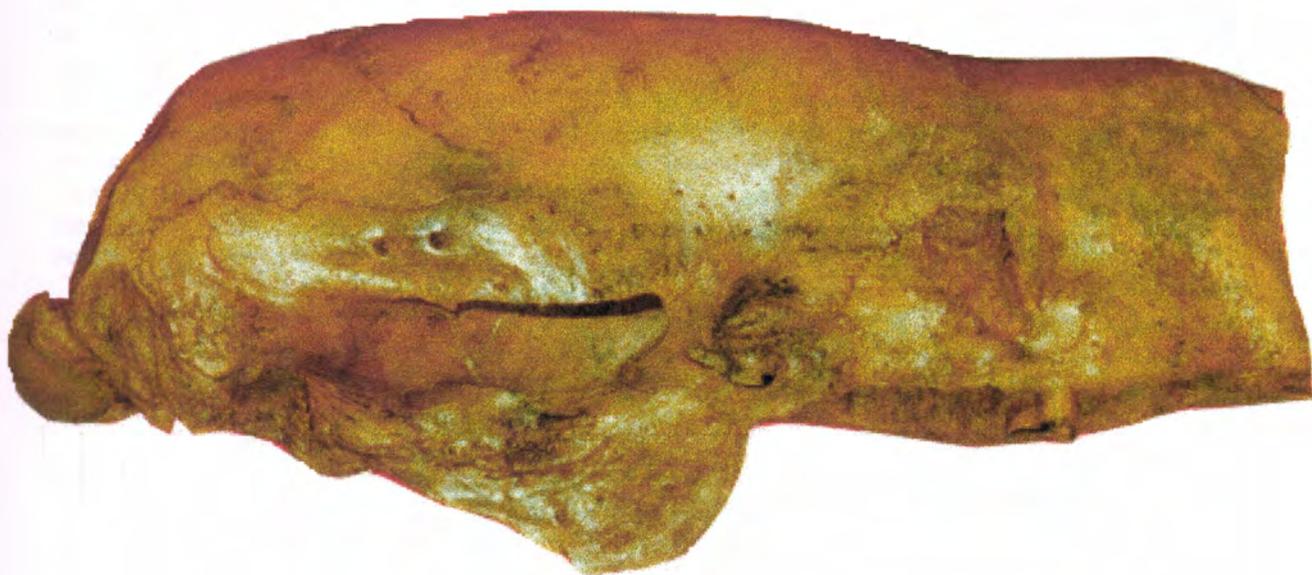
MATERIAL 1: MNHN-1390. Cráneo casi completo, carente de premaxilares y yugales, con sólo M3 presente.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Colonia, Conchillas (9a. Secc. Policial), Arroyo de las Limetas, Estancia San Jorge. En barranca a 2m de profundidad, Formación Libertad (fig.7).

DESCRIPCIÓN: Tamaño mediano para el género; series dentarias moderadamente divergentes y rostro medianamente ensanchado. Los M1 caniniformes son pequeños y subelípticos, La caja craneana es bastante abultada y sin crestas temporales. El contorno superior del cráneo describe una línea sinuosa, sobresaliente a nivel de la caja craneana y nasales y deprimida a nivel del estrechamiento rostral. El foramen condiloideo y el rasgado posterior son grandes. El último se ubica por detrás de la pars petrosa del periótico y hacia dentro de la fosa para el proceso hioideo. Esta última es amplia y rugosa. Las alas del pterigoides, amplias, muestran un contorno lateral curvo adelante y recto atrás; se continúan posteriormente por una zona



Fig. 40: Cráneo de *Glossotherium robustum* (MNHN-1390).



10 cm

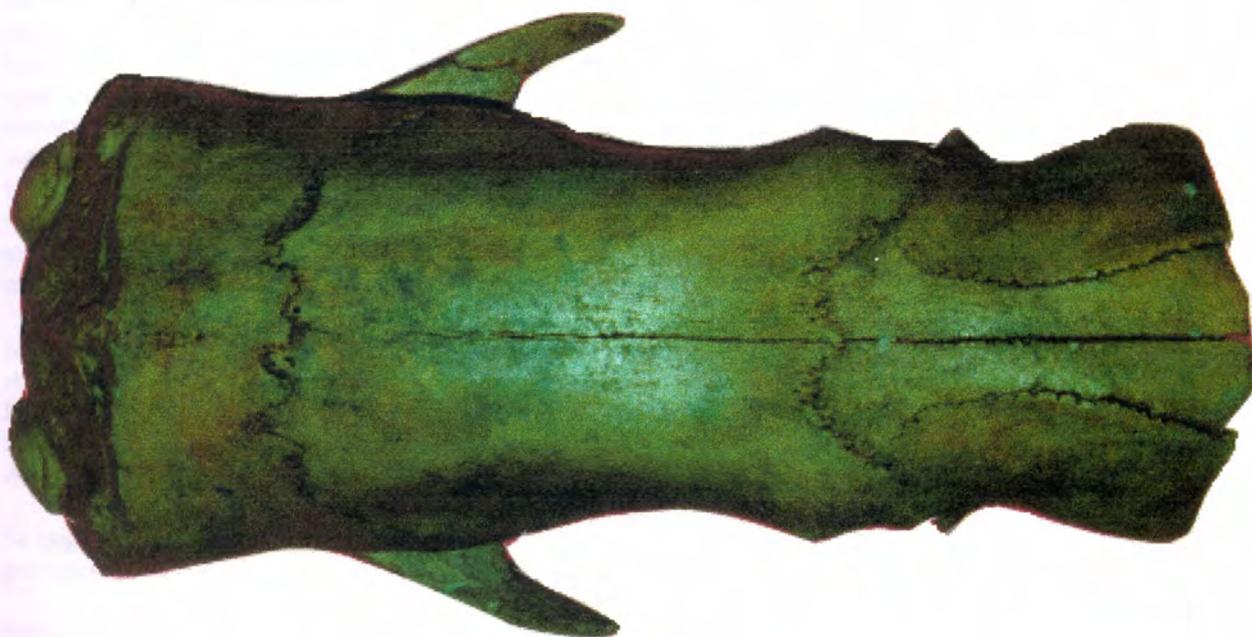


Fig. 41: Cráneo de *Glossotherium robustum* (MNHN-1390).

pteroidea abultada y rugosa en cuya parte posterior se observa la región auditiva. El foramen de la trompa de Eustaquio y el rasgado medio se encuentran separados por una pequeña cresta a nivel de la confluencia del vértice anterior de la pars petrosa y el entotimpánico, este forma una superficie interna lisa y plana. La fosas glenoideas son poco acusadas y elongadas. Las coanas son amplias y la escotadura palatina abovedada y con su límite por detrás del último diente. El paladar es amplio y con un surco mediano leve. Los frontales ocupan una gran superficie media en norma superior. Los nasales muestran un estrechamiento mediano marcado. Presenta solo el anillo timpánico izquierdo soldado al cráneo. El llano occipital es inclinado y con crestas y rugosidades poco acusadas. Las crestas lambdoideas son leves y la sagital no se diferencia. Los cóndilos occipitales son amplios y sobresalientes. El foramen magnum es elíptico y deprimido dorsoventralmente.

MEDIDAS (mm): Longitud máx. (sin premaxilar): 460; Longitud opistion-margen incisivo (sin premaxilar): 420; Longitud palatal (sin premaxilar): 85. Longitud serie alveolar: 153; Ancho palatal entre M1: 102,5; Ancho rostral anterior: 160; Ancho mín. palatal (entre M5): 48,4; Ancho bicondilar: 145; Ancho bimotoideo: 175; Ancho bicigomático: 230.

OBSERVACIONES: Se trata de un ejemplar adulto joven, debido a que posee las suturas interóseas muy claramente marcadas y la superficie de algunos huesos (principalmente nasales y maxilares) porosa. La ausencia de crestas temporales, la debilidad de la cresta lambdoidea y la superficie occipital poco rugosa, pueden ser caracteres asociados a su condición de joven.

MATERIAL 2: FC-DPV-684; Mandíbula casi completa, carece de las superficies oclusales de los m1 pero posee los respectivos alvéolos completos. El margen incisivo y los bordes posteriores (coronoideos, angulares y condilares) se encuentran bastante deteriorados.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: Departamento de Canelones, Villa Manuela, Ruta 8 km 22, costa E del Arroyo Toledo, pozo a 70 m de la margen izquierda del Arroyo. En arenisca conglomerádica, Formación Libertad (fig. 8).

DESCRIPCIÓN: Mandíbula robusta y de grandes dimensiones para el género; sínfisis amplia al igual que el margen incisivo; la cara anterior es rugosa y con dos pequeñas concavidades medianas, una superior sobre el borde incisivo, y otra inferior sobre el borde ventral. Forámenes mentonianos grandes, el izquierdo de aproximadamente el doble de tamaño que el derecho; foramen de la rama externa del canal dentario ubicado inmediatamente por debajo del nacimiento del borde coronoideo; borde externo de la serie dentaria sobresaliente y con un surco inferior paralelo bastante marcado. Las series dentarias son muy divergentes hacia adelante. Caniniforme ovoide, con un pequeño surco postero-externo; m2 subtriangular, con su base mayor anterior y su vértice posterior; presenta un pequeño surco anterior y dos surcos laterales bien marcados; el m3, subtrapezoidal, con surcos en cara externa y posterior; el m4 alargado y con un estrangulamiento intermedio muy acusado.

MEDIDAS (mm): Longitud total aprox. 400; Longitud serie alveolar: 151; Altura sobre m1: 90; Altura sobre borde posterior m4: 97,5; Espesor entre m3 y m4: 42,5; Longitud m1: 21,8; Ancho m1: 17,7; Longitud m2: 23; Ancho m2: 19,8; Longitud m3: 28,1; Ancho m3: 22; Longitud m4: 51 Ancho anterior m4: 16,7; Ancho posterior m4: 14,9; Ancho mín. constricción intermedia m4: 7,8.

Se asignan también a esta especie los siguientes especímenes: MNHN- en exhibición: cráneo, mandíbula y gran parte del esqueleto postcraneano, Arroyo Limetas., Colonia (fig.7).

MRSC-920: cráneo. Formaciones Libertad o Dolores; Arroyo San Juan; Departamento de Colonia

COMENTARIOS: Son muchos los restos de *Glossotherium* hallados en el Uruguay pero pocos se han descrito detalladamente. Los morfotipos identificados hasta el momento permiten postular la presencia de una especie para el territorio de este país. El morfotipo correspondiente a la especie *G. myloides*, identificado



Fig. 42: Mandíbula de *Glossotherium robustum* (FC-DPV-684).

en el Uruguay, puede integrarse a *G. robustum*. El mayor tamaño relativo del caniniforme inferior y la mayor gracilidad no son considerados como caracteres distintivos válidos respecto de *G. robustum*, habida cuenta la variabilidad individual observada para esta última especie. Las mismas apreciaciones se cumplen para *G. guerrai*, definido por Roselli (1976).

Análisis filogenético

Los Mylodontinae se originaron probablemente en el Mioceno inferior-Medio de Patagonia ("Edad-Mamífero" Santacruceño) a partir de los primeros representantes de la familia Mylodontidae, los Nematheriinae (sensu Scillato-Yané, 1977). Los indicios más antiguos, claramente asignables a la subfamilia, pertenecen al género *Glossotheriopsis* del "Colloncureño" (Mioceno medio, "Edad-Mamífero" Friasense) de la provincia de Río Negro, Argentina (Scillato-Yané, 1978) y del Friasense de La Venta, Colombia (Mc Donald, 1996). Durante el Mio-Plioceno alcanzan amplia diversidad, documentada a través de restos procedentes de depósitos "araucoentrerrianos". Para la misma edad se registran por primera vez en Norte América, con el género *Thinobadistes* (ver Webb, 1989). En el Pleistoceno constituyen un grupo de abundante registro, con tres géneros en Sudamérica, *Myodon*, *Lestodon* y *Glossotherium* (incluyendo *Paramyodon*, *Glossotheridium*, *Oreomyodon* y *Paraglossotherium*), el último de los cuales, ya presente en el Plioceno, llega también a Norteamérica. Las mandíbulas de estos animales, por su elevado potencial de fosilización y la cantidad de información sistemática que aportan, son piezas significativas para el estudio de las interrelaciones entre las formas neógenas y las cuaternarias, ya que la mayoría de las primeras son sólo conocidas por huesos y dentición mandibulares. Tales los casos de *Promyodon*, *Megabradys*, *Ranculus*, *Strabassodon*, *Laniodon* y *Sphenotherus* del "Mesopotamiense" de Entre Ríos (Scillato-Yané, 1981). El último también se registró en el "Araucanense" de Catamarca, de donde proviene *Pleurolestodon*, género pre-pleiocénico con cráneo asociado a mandíbula (Rovereto, 1914). Este, junto con *Urumacotherium*, de Venezuela y Brasil (Bocquentin-Villanueva, 1984; Frailey, 1986) y el ya citado *Thinobadistes*, representan el único material craneano completo descrito asignable a la subfamilia fuera de las formas pliocénicas y cuaternarias. *Prolestodon*, definido por un fragmento mandibular, corresponde probablemente a depósitos correlacionables con el "Mesopotamiense", aflorantes en la ciudad de Colonia (Kraglievich, 1932, Verde y Perea, 1992). *Ranculus* también ha sido hallado en la Formación Kiyú (= Formación Camacho cuspidal, ver III.2) y está citado con dudas para sedimentitas miocénicas superiores de Amazonia (Rancy et al. 1990). En resumen, a excepción de *Glossotheriopsis*, poco conocido a nivel mandibular, y de *Strabassodon* y *Laniodon*, representados por dientes aislados, todos los géneros arriba citados son comparables mediante el análisis de caracteres mandibulares. De todos estos géneros, *Glossotherium* es el de más amplia distribución geográfica y mayor frecuencia en el registro fósil. Por estos motivos es el mejor conocido de la subfamilia y muestra variabilidad interna mayor. Debido a esto se utilizó como patrón para establecer la caracterización a nivel mandibular que se presenta a continuación (fig.43). Se estableció la siguiente polaridad utilizando a Nematheriinae como grupo externo:

- 1) la monofilia de los Mylodontinae se fundamentó en la mayor amplitud de la región sinfisaria y del margen incisivo respecto del resto de los Mylodontidae;
- 2) superficie antero-externa de la sínfisis quillada o "en pico de jarra" (0) o plana o "en forma de pala" (1),
- 3) diastema entre m1 (caniniforme) y m2 ausente (0) o presente (1). Para el último carácter existen variaciones de longitud en las cuales se pueden establecer dos rangos utilizando la codificación binaria aditiva,
- 4) diastema que incluye, pero no supera la longitud equivalente al promedio del diámetro de los primeros tres dientes (0,1) y
- 5) diastema que incluye y supera estas dimensiones (1,1),
- 6) la forma del m2 puede ser subtriangular (0) o subelíptica (1);
- 7) la forma del m3 puede ser subcuadrangular (0) o no (1) pasando por el estado
- 8) subtriangular (0, 1) hasta llegar al subelíptico (1,1);
- 9) el m1 puede estar alineado (0) o no (1);
- 10) el estado de carácter primitivo para m4 es largo (0) y el proceso de acortamiento de este diente pasa por dos estados (carácter 11): corto (0,1) muy corto (1,1)

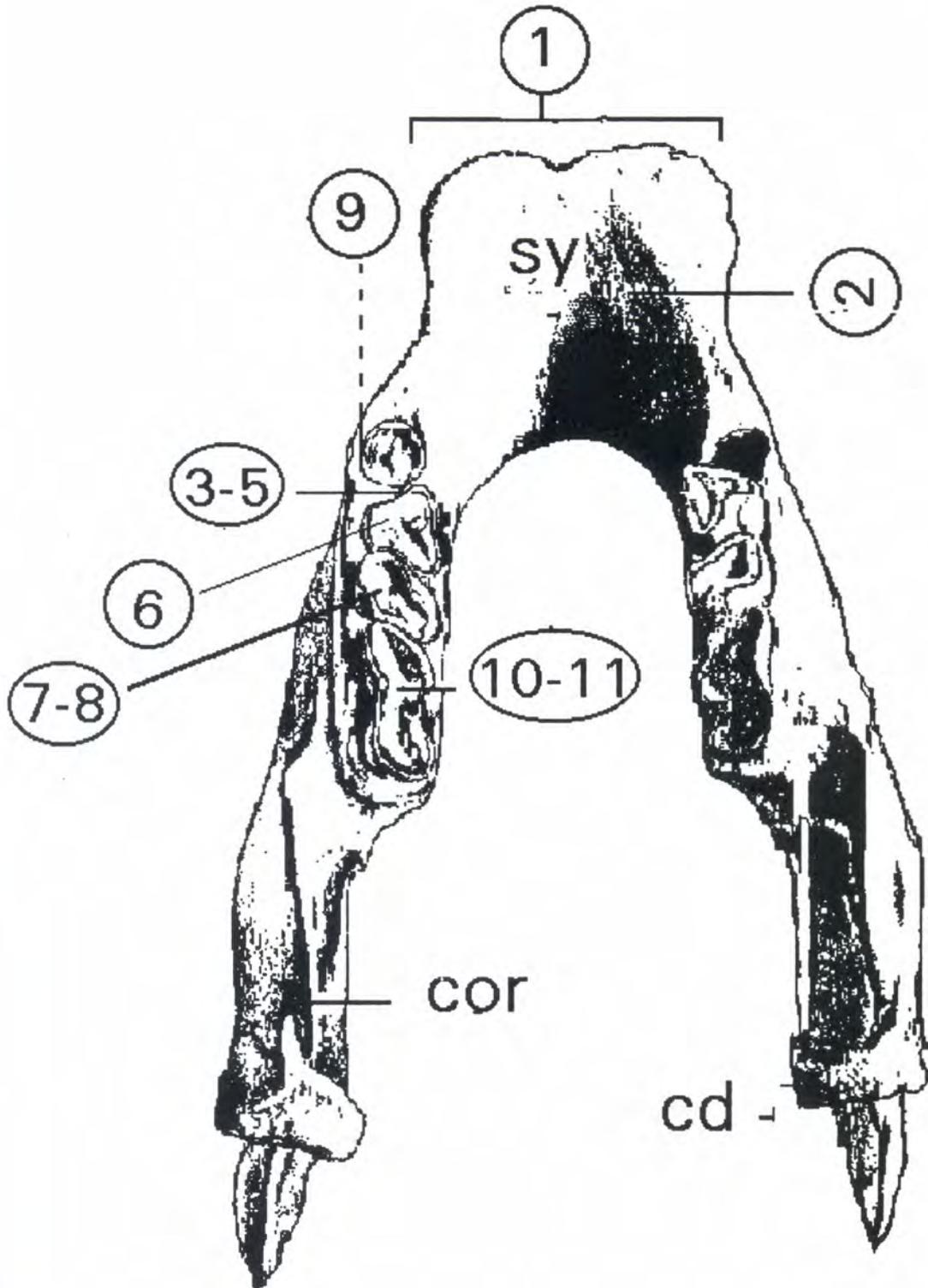


Fig. 43: Mandíbula de Mylodontidae en la cual se señalan los caracteres utilizados para establecer la polaridad

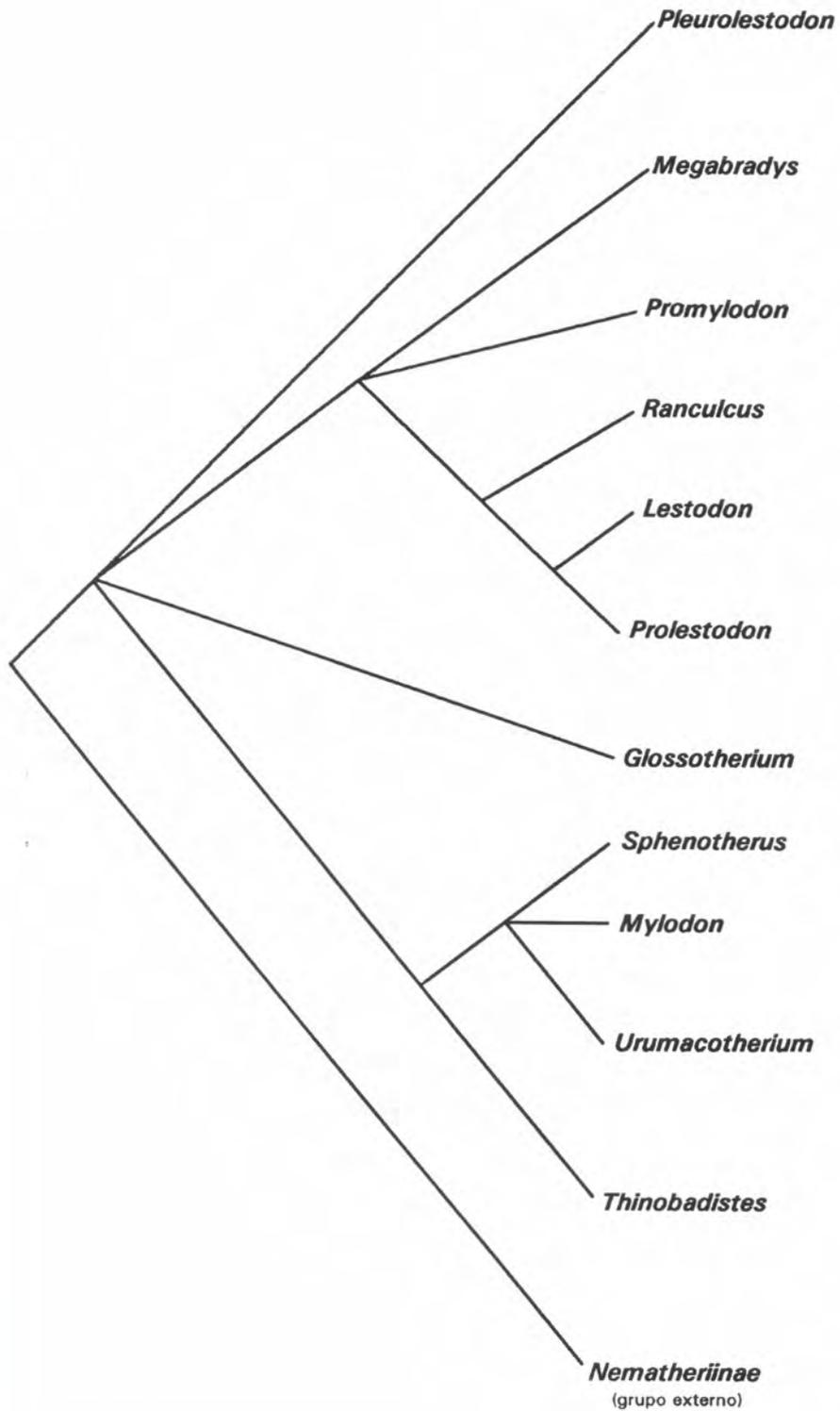


Fig. 44: Árbol de consenso estricto de los principales géneros de Mylodontinae.

Se descartaron para la comparación intergenérica, aquellos caracteres que discriminan especies dentro del género mejor conocido del grupo, *Glossotherium*, por ejemplo tamaño del caniniforme, altura y elongamiento de la rama mandibular (ver Esteban, 1989, 1993).

A partir de esta caracterización se analizaron las relaciones cladísticas entre los taxa considerados utilizando el método heurístico de búsqueda del programa PAUP (ver Swofford, 1991). Se obtuvieron 10 cladogramas de los cuales se computó el árbol de consenso estricto (fig. 44). El análisis es en parte consecuente con la propuesta de Esteban y Abdala (1993) y Esteban (1996).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Mylodontinae</i>											
<i>Pleurolestodon</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Megabradys</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	1	?	?
<i>Promylodon</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glossotherium</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranculus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Sphenotherus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Mylodon</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Lestodon</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Prolestodon</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	?	?
<i>Thinobadistes</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Urumacotherium</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
grupo externo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Evolución de los Mylodontinae

Entre los géneros de la subfamilia, resalta la similitud entre *Pleurolestodon* del Mioceno superior y *Glossotherium* (incluyendo *Paramylodon*, *Oreomylodon*, *Paraglossotherium* y *Glossotheridium*) del Plio-Pleistoceno. En ellos se destaca la ausencia de diastema y la complejidad dentaria (dientes angulosos). Estas características se vislumbran en los fragmentarios restos mandibulares de *Glossotheriopsis* de La Venta, Colombia (McDonald, 1996). A partir del tipo morfológico global dado por estos dos géneros (quizás r-estrategas con mayores posibilidades adaptativas, demostradas por la distribución y biocrón de *Glossotherium*), pueden haberse generado dos tendencias: una de ellas tipificada por el género *Mylodon*, con simplificación dentaria, pero sin diastema, y la otra representada por *Lestodon*, homoplásico con *Mylodon* en cuanto a la simplificación de los molariformes, pero con especializaciones notorias de la región rostral que muestra un gran ensanchamiento y enormes diastemas y caniniformes. Ambos géneros cuaternarios son formas muy derivadas y adaptadas a ambientes mucho más restringidos que *Glossotherium*, tal como lo demuestra su distribución geográfica y estratigráfica (ver capítulo III).

V. CONCLUSIONES GENERALES

V.1. Bioestratigrafía

V.1.1. Los Xenarthra constituyen aproximadamente el 42 % de los géneros y el 52 % de las especies de mamíferos fósiles del Uruguay. Están representados en sedimentos correspondientes al Oligoceno-Mioceno (Formación Fray Bentos), Mioceno superior (Formación Camacho), Pleistoceno inferior y medio (Formación Raigón), Pleistoceno s.l. (Formación Libertad) y Pleistoceno superior (Formaciones Sopas y Dolores).

V.1.2. Los Xenarthra de la Formación Fray Bentos (Oligoceno-Mioceno) están representados hasta ahora exclusivamente por placas aisladas de Cingulata. Ellas permiten determinar una afinidad con las formas del ciclo faunístico Patagoniano, que incluye las "Edades-Mamífero" Deseadense, Colhuehuapense y Santacrucense (*sensu* Pascual et al., 1996).

V.1.3. Los Xenarthra de la Formación Camacho se encuentran localizados en dos biozonas: una basal caracterizada por moluscos netamente marinos en la cual se han registrado algunos mamíferos, y otra cuspidal y parálida caracterizada por el complejo *Pseudoplohophorus-Stromaphoropsis*, la cual ha brindado otros restos muy completos de Xenarthra. Entre estos últimos se destacan *Proeuphractus limpidus*, *Pronothrotherium mirabilis*, *Ranculcus* aff. *scalabrinianus* y *Pliomorphus ameghinoi*, taxa que revelan una afinidad "Mesopotamiense"-Huayqueriense. Los Tardigrada más antiguos del Uruguay se registran en esta unidad.

V.1.4. La edad de la Formación Raigón se encuentra acotada entre el Pleistoceno inferior y medio, dada la presencia en la misma de *Catonyx tarijensis*, fósil característico del Ensenadense en Argentina (Provincia de Buenos Aires) y Bolivia. Esto permite postular la existencia de esta edad mamífero en Uruguay.

V.1.5. El conjunto de Xenarthra de la Formación Sopas, contribuye a la propuesta edad finpleistocénica de esta unidad obtenida por carbono 14. Los siguientes taxa hallados en esta unidad son comunes con el Piso Lujanense de la Provincia de Buenos Aires: *Pampatherium*, *Propaopus*, *Neuryurus rudis*, *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus*. Además *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus* y *Megatherium americanum* son fósiles guía para la mencionada unidad.

V.1.6. Los fósiles asignables a la Formación Libertad tienen, en general una mal documentada procedencia estratigráfica y puede existir confusión con fósiles provenientes de la Formación Dolores, de litología muy similar y coincidente geográficamente con aquella en muchas localidades.

Para el sur del país, los Xenarthra fósiles asignados en esta tesis a las mencionadas unidades corresponden globalmente al Pleistoceno superior:

V.1.7. La Formación Dolores s.str. (identificable al N del país) corresponde al Pleistoceno superior, con Xenarthra característicos de este lapso (*Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Megatherium americanum*, *Glossotherium robustum*, *Myiodon darwini*). Algunos de ellos como *Myiodon darwini*, pueden estar indicando un momento de mayor aridez y frío que el presente en las mismas latitudes, probablemente vinculado al último máximo glaciario.

V.2. Sistemática

V.2.1. Los Tardigrada del Uruguay están representados por cuatro familias: 1) Nothrotheriidae nuevo rango (ex Nothrotheriinae) 2) Megatheriidae: Megatheriinae 3) Megalonychidae y 4) Mylodontidae: Mylodontinae y Scelidotheriinae. De éstos la familia Mylodontidae es la mejor representada con ejemplares de *Lestodon* y *Glossotherium* casi completos.

- V.2.2. Los géneros de “Nothrotheriinae” s.str.: *Hapalops*, *Xyophorus*, *Eucholoeops*, *Pronothrotherium*, *Thalassocnus*, *Nothrotherium* y *Nothrotheriops* se relacionan filogenéticamente por caracteres esqueléticos con un esquema congruente con el registro paleontológico.
- V.2.3. Las notorias afinidades de los cuatro últimos entre sí y las marcadas diferencias con Megatheriidae y Megalonychidae, grupos entre los cuales se incluyeron previamente los “Nothrotheriinae”, permiten postular la ubicación de los mismos bajo un nuevo rango taxonómico: Familia Nothrotheriidae nov.
- V.2.4. *Megatherium americanum* está abundantemente documentado en el Uruguay, por fémures típicamente torsionados, y muy poco material craneano. La presencia de *Eremotherium* en esta región es dudosa, pero no se descarta su confirmación dados los hallazgos en Río Grande do Sul.
- V.2.5. Los Megalonychidae s.str. consisten en escasos restos registrados para la Formación Camacho. El mejor conocido es *Pliomorphus ameghinoi*, con el hallazgo de una porción posterior craneana y un fragmento maxilar.
- V.2.6. Los Scelidotheriinae del Uruguay están representados en sedimentos cuaternarios por *Catonyx tarijensis* y *Scelidotherium* cf. *leptocephalum*. El análisis filogenético efectuado, considerando a éstas y otras formas de la subfamilia y tomando a *Nematherium* como grupo externo, reveló consistencia con el registro paleontológico y biogeográfico. De las formas más derivadas persisten en el Pleistoceno superior *Scelidotherium leptocephalum* en las planicies del S de Sudamérica, *Catonyx chiliense* en la región andina y *C. cuvieri* en el centro y NE de este continente.
- V.2.7. Los restos estudiados de *Catonyx tarijensis* provenientes del Uruguay y la revisión de la mayor parte de los integrantes de la familia permiten confirmar la hipótesis de McDonald (1987) de propuesta de sinonimia entre *Scelidodon tarijensis* de Bolivia y *Scelidodon capellini* de la Provincia de Buenos Aires.
- V.2.8. Los Mylodontinae configuran el grupo de tardígrados con mejor registro en depósitos neógenos y principalmente cuaternarios del Uruguay. El análisis filogenético de todos los géneros a base de caracteres mandibulares reveló concordancia con su historia evolutiva y permitió postular un morfotipo básico primitivo tipificado por el género *Glossotherium* del Plioceno y Pleistoceno, representado por lo menos desde el Mioceno y del cual habrían derivado las demás formas. Entre éstas las mejor conocidas corresponden a los géneros pleistocénicos *Myلودon* y *Lestodon*, ambos de distribución mucho más restringida y más especializados en su morfología.

VI. AGRADECIMIENTOS

G. J. Scillato-Yané y P. Sprechmann en su carácter de orientadores, aportaron valiosas sugerencias para la sustancial mejora de esta tesis. R. Pascual, R. Hoffstetter, H.G. McDonald, S. Vizcaíno, G. Esteban, E. Tonni, A. Cione, M. Ubilla, R. Fariña, R. Madden y N. Nasif brindaron interesantes puntos de vista que enriquecieron la discusión. J. F. Bonaparte, M. Reguero, S. Bargo, M. Ántola, G. Rougier, A. Mones, A. Sánchez y J. Torres, facilitaron el trabajo en los museos visitados. W. Turnbull, A. Kramartz, F. Achaval, M. Meneghel, R. Vaz Ferreira, aportaron importante información sobre material comparativo, J.S. Da Silva, O. Michoelsson, A. Caorsi, J. Soloviy y M. Trindade favorecieron la colecta y revisión de ejemplares de los Deptos. De Tacuarembó, Artigas y Salto. S. Martínez, M. Verde y G. Piñeiro colaboraron en los trabajos de campo y laboratorio. G. Veroslavsky, H. De Santa Ana y C. Goso dieron invalorable lineamientos estratigráficos. A todos ellos mi profundo reconocimiento. La CSIC y el PEDECIBA financiaron parte de las investigaciones.

VII. BIBLIOGRAFIA

- AMEGHINO, F. 1881. La Antigüedad del Hombre en el Plata., tomos I y II. Igon Hermanos, Buenos Aires: 557 pp.
- AMEGHINO, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba, 7: 499-504, 1 lám- Buenos Aires.
- AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Act. Acad. Nac. Cienc. Córdoba, 6: 1-1027; atlas.
- AMEGHINO, F. 1891. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. Rev. Arg. Hist. Nat., 1(3): 129-167, figs. 26-75. Buenos Aires.
- AMEGHINO, F. 1897. Les mammifères crétacés de L'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des Couches a *Pyrotherium*. Bol. Inst. Geogr. Argentino 18: 405-521.
- AMEGHINO, F. 1902. Notices Préliminaires sur les mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba, 17: 5-70.
- AMEGHINO, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina.
- AMEGHINO, F. 1907. Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Iporanga (Sao Paulo-Brazil). Rev. Mus. Paulista, 7:59-124.
- ANDREIS, R.R. & M.M. MAZZONI. 1967. Sedimentología de las formaciones Kiyú y San José, Departamento de San José, R.O. del Uruguay. Rev. Mus. La Plata (ns), Geología, 6 (41): 41-96. La Plata.
- ANTON, D. 1975. Evolución geomorfológica del norte del Uruguay, 1-22. Dirección de suelos y fertilizantes, Ministerio de Agricultura y Pesca. Montevideo.
- ANTON, D. & H. GOSO. 1974. Estado actual de los conocimientos sobre el Cuaternario en el Uruguay. Dir.Suelos & Fertilizantes, 12p.
- BIANCHI, L.A. 1969. Bancos de ostreidos pleistocénicos da Planicie Costeira do Rio Grande do Sul. Iheringia (Geol.), 2: 3-40.
- BOCQUENTIN-VILLANUEVA, J. 1984. Un nuevo representante de la subfamilia Preprotheriinae (Mammalia, Edentata) proveniente del Mioceno de Venezuela. Memoria, III Congreso Latinoamericano de Paleontología: 516-523. Mexico.
- BONAPARTE, J.F., L.M. VAN VALEN & A. KRAMARTZ. 1993. La Fauna Local de Punta Peligro, Paleoceno inferior, de la Provincia del Chubut, Patagonia, Argentina. Evolutionary Monographs, 14:3-61.
- BOMBIN, M. 1975. Afinidade paleoecológica, cronológica e estratigráfica do componente de megamamíferos na biota do quaternario terminal da Provincia de Buenos Aires, Uruguay e Rio Grande do Sul (Brasil). Com.Mus.Ci., PUCRGS, Porto Alegre, 9:1-28.
- BOMBIN, M. 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neocuaternario da região da campanha oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formacao Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogénesis posdeposicional. Com. Mus. Ci. PUCRGS, Porto Alegre. 15:1-90.
- BOSSI, J., L.a. FERRANDO, A.N. FERNANDEZ, G. ELIZALDE, H. MORALES, J.J.LEDESMA, E.CARBALLO, E. MEDINA, I.FORD & J.R. MONTAÑA. 1975. Carta geológica del Uruguay. Escala 1:1.000.000. pp. 1-32, 1 mapa. Dir. Suelos Y fertilizantes, M.A.P., Montevideo.
- BOSSI, J. & NAVARRO, R. 1991. *Geología del Uruguay*, 2: 465-966. Departamento Publ. Universidad de la República, Montevideo.
- BURMEISTER, G. 1866. lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. An. Mus. Publ. Buenos Aires, 1: 121-
- CALCATERRA, A. 1977. El género *Lestodon*, (Edentata, Mylodontidae). Com. Palcont. Mus. Munic. Real de San Carlos, 1 (1):1-30. Colonia, Uruguay.
- CAORSI, J.H. & GOÑI, J.C. 1958. Geología uruguaya. *Bol. Inst. Geol. Uruguay*, 37: 1-73.
- CARLINI, A., G.J. SCILLATO-YANÉ, S. VIZCAÍNO & M. BOND. 1990. Un singular Paratheria del Eoceno temprano de Patagonia. VII Jorn. Arg. Pal. Vert. Ameghiniana 26 (3-4):241.
- CARLINI, A., G.J. SCILLATO-YANÉ, S.VIZCAÍNO & M.T. DOZO. 1991. Un singular Myrmecophagidae (Xenarthra, Vermilingua) de Edad Colhuehuapense, Oligoceno tardío-Mioceno temprano) de Patagonia, Argentina. Ameghiniana, 29(2): 176.
- CARTELLE, C. 1991. Um novo Mylodontinae (Edentata, Xenarthra) do Pleistoceno Final da Regiao Intertropical Brasileira. An. Acad.bras.Ci. 63 (2): 161-170.

- CARTELLE, C. & G.A. BOHORQUEZ, 1986. *Eremotherium laurillardii* Lund, 1842. Parte I. Determinación específica e dimorfismo sexual. *Iheringia Ser. Geol.*, 7:45-63. Porto Alegre.
- CARTELLE, C. & FONSECA, J.S. 1982. Contribución ao melhor conhecimento da pequena preguica terrícola *Nothrotherium maquinense* (Lund) Lydekker, 1889, *Lundiana* 2:127-182.
- CASAMIQUELA, R.M. & SEPULVEDA, F. 1974. Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. III. Los Megatherioideos. Sobre *Megatherium medinae* Philippi. *Ameghiniana*, 11 (2):97-123. Buenos Aires.
- CASTELLANOS, A. 1925. un nuevo dasipodino extinguido de la parte meridional de Bolivia, *Dasypodon atavus*, n. g. et n.sp. *An.Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, 33: 255-285.
- CASTELLANOS, A. 1931. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis*, 11: 92-100. Buenos Aires.
- CASTELLANOS, A. 1937. Anotaciones sobre la línea filogenética de los clamiterios. *Publ. Fac. Cienc. Mat., etc., Univ. Nac. Litoral, (Ser. Técn.-Cient.)*, 8:1-35, figs. 1-16. Santa Fe.
- CASTELLANOS, A. 1940. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*, *Publ. Inst. Fisiogr. y Geol.*, 20(8):279-418. Rosario.
- CASTELLANOS, A. 1948. Sedimentos neógenos del SW del Uruguay (Nota preliminar). *Publ. Fac. Cienc. Mat., etc., Univ. Nac. Litoral (Ser. Técn. Cient.)* 34: 1-35, figs. 1-4. Rosario.
- CASTELLANOS, A. 1954. Determinación de las especies de *Stromaphoropsis* Kragl. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 2(6)3:1-23, láms.
- CIONE, A. L. & E.P. TONNI. 1995. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of Southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *J.Paleont.*, 69(1): 135-159.
- DA SILVA, J.S. 1990. Micropaleontología de las Formaciones Camacho, Raigón y Libertad del Departamento de San José, Uruguay. *Y Congr. Uruguayo Geol. Res. Ampliados*, 2: 21-26. Montevideo.
- DE JONG, W.W., A. ZWEERS, K.A. JOYSEY, J.T. GLEAVES & D. BOUTLER. 1985. Protein sequence analysis applied to xenarthran and pholidote phylogeny. In Montgomery (Ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*: 65-76. Smithsonian Institution Press.
- DE IULIIS, G. 1994. Relationships of the Megatheriinae, Nothrotheriinae, and Planopsinae: some skeletal characteristics and their importance for phylogeny. *J. Vert. Paleont.* 14(4):577-591.
- DE MUIZON, C. & H.G. MCDONALD. 1995. An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. *Nature*, 375: 224-227.
- DE SANTA ANA, H., G. VEROSLAVSKY, S. MARTINEZ, D. PEREA & M. UBILLA. 1988. Estudio estratigráfico preliminar de la secuencia Mio-pliocena del SW del Uruguay. *Actas 6to. Panel Geol. Litoral, 1ra. Reunión Geol. Uruguay* : 62-67. Salto.
- DEVINCENZI, G. 1927. Notas Paleontológicas. Últimos hallazgos realizados en el país. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo* 2 (2da.serie):331-337.
- ELDRIDGE, N. & J. CRACRAFT, 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*, 349 pp. Columbia Univ. Press. New York.
- ENGELMANN, G.F. 1985. The Phylogeny of the Xenarthra. In Montgomery (Ed.) *Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*, 462 pp. Smithsonian Institution Press.
- ESTEBAN, G. 1989. Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) del Cuaternario del Noroeste argentino (Las Estancias, Catamarca) *Ameghiniana*, 25(2): 115-122.
- ESTEBAN, G. 1993. a new genus of mylodontinae from the Pleistocene of northwestern Argentina (el Mollar, Tafi del Valle, Tucumán). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 8: 29-37.
- ESTEBAN, G. 1996. Revisión de los Mylodontinae cuaternarios (Edentata-Tardigrada) de Argentina, Bolivia y Uruguay. *Sistemática, Filogenia, Paleobiología, Paleozoogeografía y Paleoecología*. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de Tucumán.
- ESTEBAN, G. & F. ABDALA, 1993. Nuevos restos de *Glossotheriopsis* (Edentata, Tardigrada) de Tio Punco (Provincia de Tucumán). *Análisis filogenético preliminar*. *Ameghiniana*, 30 (3): 328-329.
- FLYNN, J.J.; NORELL, M.A., SWISHER C.C. III & WYSS, A.R. (1991): Pre-Deseadan, Post-Mustersan mammals from central Chile: an update. *J.Vert. Paleont.*, Abstracts, 11(3) 29A.
- FRAILEY, C.D. 1986. Late Miocene and Holocene Mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. *Contrib. Sci. Los Angeles County Museum*, 374: 1-46. Los Angeles.

- FRANCIS, J.C. 1975. Esquema bioestratigráfico regional de la República Oriental del Uruguay. Actas. Ier. Congr. Arg. Paleont. Bioestr., 2:539-568. Tucumán.
- 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, 1 (2): 55-85.
- FRANCIS, J.C. & A. MONES. 1966a. Nota adicional al estudio de las formaciones Kiyú y San José, Dto. de San José, R.O. del Uruguay. Rev. Fac. Hum. Cienc., 22: 147-153.
- FRANCIS, J.C. & A. MONES. 1966b. Las Vizcachas (*Lagostomus (Lagostomopsis) euplasius* (Amegh.)) de la Formación Maldonado, Departamento de Maldonado, República Oriental del Uruguay.
- GASPARINI, Z., M. DE LA FUENTE & O.DONADIO. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. Actas IV Congr. Arg. Paleont. Bioestr., 2: 119-130.
- GAUDIN, T. 1995. The ear region of Edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). J. Vert. Paleont., 15 (3): 672-705.
- GERVAIS, P. 1855. Recherches sur les Mammifères Fossiles de l'Amerique Meridionale. Zool. Exp. Castelnau.
- GERVAIS, P. & F. AMEGHINO. 1880. Los mamíferos fósiles de la América del Sur, 225 pp. Savy e Igon. Paris-Buenos Aires.
- GILLETTE, D. & C.RAY. 1981. Glyptodonts of North America. Smithsonian Contr. Paleobiology, 40: 1-255.
- GLASS, B.P. 1985. History of classification and nomenclature in Xenarthra (Edentata). In Montgomery (Ed.) Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas, 462 pp. Smithsonian Institution Press.
- GOÑI, J.C. & R. HOFFSTETTER. 1964. Uruguay. Lexique Stratigraphique International, 5 Amer. Latine (9a): 1-202. CNRS.Paris
- GOSO, H. 1972. Cuaternario. Dir. Suelos MAP(inf.interno). Montevideo.
- GOSO, H. y BOSSI, J. 1966. Cenozoico. In: Bossi, J. (De.), Geología del Uruguay, p.259-301, Univ. Rep. Montevideo.
- HEDBERG, H.D. 1976. International Stratigraphic Guide. A guide to stratigraphic classification, terminology, and procedure. Trad española: Guía estratigráfica internacional. Reverté S.A.: 204pp. 1980.
- HENNIG, W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, pp. 1-370. Deutscher Zentralverlag, Berlin. Trad. española: Elementos de una sistemática filogenética EUDEBA (Buenos Aires): 1-357, 1968.
- HIRSCHFELD, S. 1976. A new fossil Anteater (Edentata, Mammalia) from Colombia, S.A. and evolution of Vermilingua. J. V. Paleont. 50 (3):419-432.
- HIRSCHFELD, S.E. 1985. Ground sloths from the Friasian La Venta fauna, with additions to the pre-Friasian Coyaima fauna from Colombia, South America. Geol. Sci., 128: 1-91. Berkeley.
- HOFFSTETTER, R. 1948. Nota preliminar sobre los Edentata Xenarthra del Pleistoceno ecuatoriano. II Mylodontidae. Bol. Inf. Cient. Nac., 2(8-9): 19-42. Quito.
- HOFFSTETTER, R. 1949. Nuevas observaciones sobre los edentata del Pleistoceno de la sierra ecuatoriana. Bol. Inf. Cient. Nac., 3 (20-21): 67-99. Quito.
- HOFFSTETTER, R. 1954. Phylogenies des édentés xenarthres. Bull. Museum Nat. Hist. Nat (2), 26: 433-438.
- HOFFSTETTER, R. 1956. Contribution à l'étude des Orophodontoidea, gravigrades cuirassés de la Patagonie. Ann. Paléont., 42:27-64.
- HOFFSTETTER, R. 1958. Xenarthra. In Traité de Paleontologie, J. Piveteau (Ed.), 2(6):535-636. Masson et Cie. Paris.
- HOFFSTETTER, R. 1982. Les Edentés Xénarthres, un groupe singulier de la faune néotropical (origine, affinités, radiation adaptive, migration et extinctions). In: e. Gallitelli (Ed.). Palaeontology, essential of historical geology (Proc. I Internat. Meet. Paleont.): 385-443. Venecia.
- HOFFSTETTER, R. 1986. High Andean Mammalian Faunas During the Plio-Pleistocene. In High Altitude Tropical Biogeography (Ed. Vuilleumier, F. & Monasterio, M.):218-245. New York
- KRAGLIEVICH, L. 1922. *Amphiocnus paranense* n.gen.,n.sp. un probable precursor del *Megalocnus* de la isla de cuba en la Formación Entrerriana. Physis, 6(21):73-87, figs. 1-2. Buenos Aires.
- KRAGLIEVICH, L. 1923. Descripción de dos cráneos y otros restos del género *Pliomorphus* Amegh. procedentes de la F. Entrerriana de las barrancas del Rio Paraná. An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires, 33: 1-56.

- KRAGLIEVICH, L. 1925a. Un nuevo eslabón en la serie filogenética de la subfamilia Nothrotheriinae: *Senetia mirabilis*. An. Mus. Hist. Nat. Buenos Aires, 33: 177-193.
- KRAGLIEVICH, L. 1925b. Cuatro nuevos gravígrados de la fauna Araucana "Chapadmalense". An. Mus. Hist. Nat. Buenos Aires, 33:215-235.
- KRAGLIEVICH, L. 1926. Notas sobre los gravígrados de Sudamérica. An. Mus. Hist. Nat., 34: 21-36. Buenos Aires.
- KRAGLIEVICH, L. 1928a. Sobre el supuesto *Astrapotherium christi* Stehlin descubierto en Venezuela (*Xenastropotherium* n.gen.) y sus relaciones con *Astrapotherium magnum* y *Uruguaytherium beaulieui*. pp1-16, 2 figs. Editorial Franco Argentina, Buenos Aires.
- KRAGLIEVICH, L. 1928b. Apuntes para la Geología y Paleontología de la República Oriental del Uruguay. Rev. Soc. Amigos Arqueol., 2: 5-61, figs. 1-23. Montevideo.
- KRAGLIEVICH, L. 1928c. *Mylodon darwini* Owen es la especie genotipo de *Mylodon* Ow. Rectificación de la nomenclatura genérica de los milodontes. Physis, 9 (33): 169-185. Buenos Aires.
- KRAGLIEVICH, L. 1930. Hallazgo de un proterotérico en la R.O. del Uruguay (*Proterotherium berroi* n. sp.). Rev. Soc. Amigos Arqueol., 4: 197-203, 1 fig. Montevideo.
- KRAGLIEVICH, L. 1931a. *Megatherium lundii seioi* nueva subespecie pleistocena del Uruguay. Rev. Soc. Amigos Arqueol., 5: 81-89, 2 figs. Montevideo.
- KRAGLIEVICH, L. 1931b. El despertar de los estudios paleontológicos en la República del Uruguay. Arch. Soc. Biol. Montevideo (2) 3: 257-321. Montevideo.
- KRAGLIEVICH, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. An. Mus. Hist. Nat. Montevideo (2) 3: 323-353, láms. 57-59.
- KRAGLIEVICH, L. 1934. La antigüedad pliocena de las Faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron.
- KRAGLIEVICH, L. 1937. Manual de paleontología rioplatense. Osteología comparada de los mamíferos, pp. 1-142, láms 1-4, figs. 1-77. El Siglo Ilustrado. Montevideo.
- LANGGUTH, V.B. & A. LANGGUTH. 1975. Sobre un proterotérico de las Barrancas de San Gregorio, Uruguay. Actas I Congr. Arg. Paleont. Bioestrat., 2: 529-537. Tucumán.
- LYDEKKER, R. 1887. Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History), 5: 1-345. London.
- LYDEKKER, R. 1894. Contributions to the Knowledge of the Fossil Vertebrates of Argentina, 2: Extinct Edentates of Argentina. An. Mus. La Plata, 3, Paleontología Argentina, 3:
- MACFADDEN, B.J., K.E. CAMPBELL (Jr.), R.L. CIFELLI, O.SILES, N.M. JOHNSON, C.W.NAESER & P.K. ZEITLER. 1985. Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the Deseadan (Late Oligocene-early Miocene) Salla Beds of Northern Bolivia. J.Geology, 93, 3:223-250.
- MANN DE TOLEDO, P. 1989. Algunas consideraciones sobre a sistemática de *Eremotherium laurillardi* (Lund) Cartelle & Bohórquez, 1982 (Edentata, Megatheriidae). An. XI Congr. Bras. Paleont.: 765-777. Curitiba.
- MARSHALL, L.G., R. HOFFSTETTER & R. PASCUAL. 1983. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing: Tertiary of South America. Palaeovertebrata, Mém. Extr.: 1-90. Montpellier.
- MARSHALL, L.G., R.L. CIFELLI, R.E. DRAKE & G.H. CURTIS. 1986. Vertebrate paleontology, geology and geochronology of the Tapera de López and scarritt pocket, Chubut province, Argentina. J- Paleont., 60, 4:920-951.
- MARSHALL, L.G., A.BERTA, R. HOFFSTETTER, R. PASCUAL, O.A. REIG, M. BOMBIN & A. MONES. 1984. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the mammal-bearing Quaternary formations of South America. Palaeovertebrata, Mémoire extraordinaire: 1-76. Montpellier.
- MARSHALL, L.G. & R. CIFELLI. 1991. Analysis of changing diversity patterns in cenozoic Land Mammal Age Faunas, South America. Palaeovertebrata, 19(4): 169-210. Montpellier.
- MARTIN, P.S., B.E. SABELS & D. SHUTLER. 1961. Rampart Cave coprolite and ecology of the Shasta Ground Sloth. Amer. J. Sci., 259 (2): 102-127.
- MARTINEZ, S. 1994. Bioestratigrafía (Invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). Tesis de doctorado. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 346 pp. Buenos Aires.
- MATTHEW, W.D. & C. PAULA COUTO. 1959. The cuban edentates. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 117(1): 5-56.

- MCDONALD, H.G. 1985. The Shasta Ground Sloth *Nothrotheriops shastensis* (Xenarthra, Megatheriidae) in the Middle Pleistocene of Florida. In Montgomery (Ed.) The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas: 95-104. Smithsonian Institution Press.
- MCDONALD, H.G. 1987. A systematic review of the Plio-Pleistocene Scelidotheriinae ground sloths (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). Tesis de Doctorado Universidad de Toronto 478 pp.
- MCDONALD, H.G. 1997. Xenarthrans: Pilosans: 233-245. In Kay, R.F., R.H. Madden, R.L. Cifelli & J.J. Flynn (Eds.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- MCKENNA, M.C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia, In W.P. Luckett & F.S. Szalay (Eds.): Phylogeny of the Primates, 21-46, Plenum Publ. Corp., New York.
- MCNAB, B.K. 1985. Energetics, Population Biology, and Distribution of Xenarthrans, Living and Extinct. In Montgomery (Ed.) The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas. 462 pp. Smithsonian Institution Press.
- MONES, A. 1976. Notas paleontológicas uruguayas, III. Vertebrados fósiles nuevos o poco conocidos (Chondrichthyes, Osteichthyes, Amphibia, Mammalia). Ameghiniana, 12 (4):343-349.
- MONES, A. 1979. Terciario del Uruguay. Rev. F.H.C. (Cienc. de la Tierra) 1 (1): 1-28. Montevideo.
- MONES, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliografía. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 82 Frankfurt a.M.: 1-625.
- MONES, A. 1988. Notas Paleontológicas Uruguayas, IV. Nuevos registros de mamíferos fósiles de la Formación San José (Plioceno-¿Pleistoceno inferior?= (Mammalia: Xenarthra; Artiodactyla; Rodentia). Com. Paleont. Mus. Hist. Nat. Montevideo, 1(2):255-277.
- MONES, A. & J.C. FRANCIS. 1973. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay, II, Mammalia. Com. Paleont. Mus. Hist. Nat. Montevideo, 1(4):39-97.
- MONES, A. & M. UBILLA. 1978. La Edad Deseadense (Oligoceno inferior) de la Formación Fray Bentos y su contenido paleontológico, con especial referencia a la presencia de *Proborhyaena cf. gigantea* Ameghino (Marsupialia: Brhyaenidae) en el Uruguay. Nota Preliminar.
- NELSON, G. & N. PLATNICK. 1981. Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. 566 pp., Columbia Univ. Press. New York.
- NOVACEK, M.J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. Nature, 356:121-125.
- NOVACEK, M.J., A.R. WYSS & M.C. MCKENNA. 1988. The major groups of Eutherian Mammals. In Benton, M.J. (Ed.) The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, 2: Mammals. Syst. Assoc. Spe., 35B: 31-71. Clarendon Press, Oxford.
- NOWAK, R.M. 1991. Walker's Mammals of the World. 2: 643-1629. The Johns Hopkins University Press. London.
- OLIVEIRA, E.V. 1992. Mamíferos fósseis do Quaternario do Estado do Rio Grande do Sul. Brasil. 118p. UFRGS. Tesis Maestrado.
- OLAZARRI, J. 1980. Moluscos de la Formación Sopas, Holoceno del Departamento de Salto, Uruguay. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 5(39):301-304. Montevideo.
- PANARIO, D. 1988. Geomorfología del Uruguay. Fac. Hum. Cienc. Departamento Publ., Montevideo, 32p.
- PARODIZ, J.J. 1948. Sobre "Ostrea" actuales y pleistocénicas de Argentina y su ecología. Com. Mus. Arg. Cien. Nat., C. Zool., 6: 1-22. Buenos Aires.
- PASCUAL, R. 1970. Evolución de las comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. Actas IV Congr. Latinoam. Zool., 2: 991-1088. Caracas.
- PASCUAL, R. (en prensa). Late Cretaceous-Recent Land-Mammals. An approach to South American geobiotic evolution. Zoología Neotropical.
- PASCUAL, R., E.J. ORTEGA HINOJOSA, D. GONDAR & E.P. TONNI. 1966. Las Edades del Cenozoico mamífero de la Provincia de Buenos Aires. Paleontografía Bonaerense, 4 Vertebrata. Com. Invest. Cienc. Buenos Aires: 3-27.
- PASCUAL, R. & P. BONDESIO. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de la Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. Ameghiniana, 19 (1-2): 19-35.
- PASCUAL, R. & P. BONDESIO. 1985. mamíferos terrestres del Mioceno Medio-Tardío de las cuencas de los Ríos Colorado y Negro (Argentina): evolución ambiental. Ameghiniana, 22 (1-2): 133-145.
- PASCUAL, R. & E. ORTIZ JAUREGUIZAR. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. J. Human Evol., 19:23-60.

- PASCUAL, R., E. ORTIZ-JAUREGUIZAR & J.L. PRADO. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobitic Evolution. *Müncher Geowiss. Abh. (A)* 30: 265-319.
- PATTERSON, B. & PASCUAL, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America; pp.247-309 in A. Keast, F.C. Erk, & B. Glass (Eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany, New York.
- PATTERSON, B., SEGALL, W., TURNBULL, D. & GAUDIN, T. 1992. the ear region in xenarthrans (=Edentata, Mammalia). Part II. Pilosa (sloths, anteaters), palaeoanodonts, and miscelany. *Fieldiana, Geology* n.s. 24:1-79.
- PAULA COUTO, C. de. 1949. Novas Observacoes sobre a paleontologia e geologia do deposito calcareo de Sao José de Itaboraí. *Divisao de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos*, (49): 1-13. Rio de Janeiro.
- PAULA COUTO, C. 1954. Megatérios intertropicais do Pleistoceno. *An. Acad. Bras. Ciências*, 26: 447-463.
- PAULA COUTO, C. 1971. On two small pleistocene Ground Sloths. *An. Acad. Brasil. Cienc.* 43 (Suplemento): 449-512.
- PAULA COUTO, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 590 pp.
- PEREA, D. 1989. Dos Nothrotheriinae (Tardigrada, Megatheriidae) del Mio-Plioceno de Uruguay. *Ameghiniana*, 25 (4): 381-388.
- PEREA, D. 1993a. Nuevos Dasypodidae Fósiles del Uruguay. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66: 149-154.
- PEREA, D. 1993b. Una Fauna Local Lujanense (Pleistoceno superior), del Departamento de Río Negro, Uruguay. *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 2da. época, 8: 340-347.
- PEREA, D. 1993c. Xenarthra del Neógeno del Uruguay: La biozona de Stromaphoropsis Kragl.(Glyptodontidae), Edad-Mamífero Huayqueriense. Tesis de maestría, Universidad de la República. 139 pp. Pedeciba. Montevideo.
- PEREA, D. 1994. Glyptodontidae terciarios del Uruguay. I Jor. Paleont. Uruguay, Paleociencias, Serie didáctica 2: 19-20. Montevideo.
- PEREA, D. & S. MARTINEZ. 1984. La fauna fósil (Mammalia, Reptilia y Mollusca) de los arroyos Gutiérrez Grande y Chico, Departamento de Río Negro, Uruguay. *Bol.Soc. Zool. Uruguay (2a Época)*, 2:47-53.
- PEREA, D. & S. MARTINEZ. 1989. Nueva localidad fosilifera para el Cuaternario del norte del Uruguay. *Bol.Soc. Zool. Uruguay, Actas II Jorn. Zool.* 5 :19-20.
- PEREA, D. & MUBILLA. 1990. Los Selacios (Chondrichthyes) de la Fm. Camacho (Mioceno Sup.-Uruguay). *Rev. Soc. Urug. Geol.* (2da.época), 4: 5-13, figs. 1-6. Florida.
- PEREA, D., M. UBILLA, S. MARTINEZ, G. PIÑEIRO & M. VERDE. 1994.Mamíferos Neógenos del Uruguay: La Edad Mamífero Huayqueriense y el "Mesopotamiense". *Acta Geol. Leopoldensia*, 39/1: 375-390.
- PEREA, D. & G.J. SCILLATO-YANÉ. 1995. *Proeuphractus limpidus* Ameghino, 1886 (Xenarthra, Dasypodidae, Euphractini): Osteología comparada del cráneo y elementos de la coraza asociados (Neógeno del Uruguay). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec.Geol.)*, 90 (1-4): 125-130.
- PEREA, D. & H.G.MCDONALD. 1996. Restos craneanos de *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Scelidotheriinae) en el uruguay. Descripción comparativa e importancia bioestratigráfica. XII Jorn. Arg. Paleont. Vert. La Pampa.
- PEREA, D. M. UBILLA & G. PIÑEIRO. 1996 First fossil record (Late Miocene) of *Phrynosoma* (*P.geoffroanus* complex; Chelidae) from Uruguay; biostratigraphical and paleoenvironmental context. *Copeia*, 2: 445-451.
- PEREZ-PEIRANO, M. 1990. Sedimentología y Estratigrafía de las Formaciones Raigón y Libertad (Plio-Pleistoceno) del Sudoeste de San José. Cuenca del Santa Lucía, Uruguay. Tesis Univ. Quebec, pp. 1-204 (Inédito).
- PRECIOZZI, F., J. SPOTURNO, W. HEINZEN & P. ROSSI. 1985. Carta Geológica del Uruguay a escala 1:500.000, 90 págs. , 1 mapa. Dirección Nacional de Minería y Geología, Ministerio de Industria y Energía. Montevideo.
- PROST, M.T. 1982. Heritages quaternaires et evolution geomorphologiques des bords du Rio de la Plata en Uruguay. 1:152-203; 3: 476-540. Tesis PhD.
- RADINSKY, L.B. & S. TING. 1984. The skull of *Ernanodon*, an unusual fossil mammal. *J. Mammal.*, 65: 155-158.
- RANCY, A, J.B. VILLANUEVA, J.P. SOUZA FILHO, J.C.R. SANTOS & F.R. NEGRI. 1990. Lista preliminar da fauna de vertebrados do Neogeno da regio oriental do estado do Acre, Brasil (material depositado em Rio Branco). *Ameghiniana*, 26 (3-4): 249.
- ROSELLI, L. 1976. Contribución al estudio de la geo paleontologia. Departamentos de colonia y Soriano (República Oriental del Uruguay). 174 pp. Imprenta Cooperativa, Montevideo.

- ROVERETO, C. 1914. Los Estratos Araucanos y sus Fósiles. Anales Museo Hitoria Natural Buenos Aires, 25:1-247.
- RUSCONI, C. 1934. Observaciones geológicas y nuevos restos de mamíferos fósiles del Uruguay. An. Mus. Hist. Nat. de Montevideo 2a. serie, Tomo IV, Nº 6, pp. 1-12, 3 figs., Montevideo. Uruguay.
- SANCHIZ, F.B. & A.G. VALDECASAS. 1980. Criterios metodológicos y glosario español de términos utilizados en sistemática cladística. Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.), 78: 223-244.
- SANTOS, J.C. R. dos, a. RANCY & J. FERIGOLO. 1993. Octodontobradyninae, uma nova subfamília de Orophodontidae (Edentata, Tardigrada) do Mioceno superior-Plioceno do Estado do Amazonas, Brasil. Ameghiniana, 30(3):255-264.
- SANTOS, J.C.R. & G. DE IULIIS. 1993. Nova interpretação sistemática de *Urumacotherium garciai* Bocquentin-Villanueva, 1984, um Edentata-Tardigrada do Huayqueriense da Venezuela. Ameghiniana 30: 340.
- SARICH, V.M. 1985. Xenarthran Systematic: Albumin Immunological Evidence. In MONTGOMERY (Ed.), G.G. The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas, 462 pp. Smithsonian Institution Press.
- SCHAUB, S. 1935. Säugetierfunde aus Venezuela und Trinidad. Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft, 55:1-21. Zurich.
- SCILLATO-YANÉ, G.J. 1975. Presencia de *Macroephractus retusus* (Xenarthra, Dasypodidae) en el Plioceno del área Mesopotamia (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. Ameghiniana 12:322-328.
- SCILLATO-YANÉ. 1977. Octomylodontinae: Nueva subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomylodon robertoscagliai* n.sp. procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasiense, Plioceno Temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones sistemáticas sobre los Mylodontoidea. Publ. Mus. Mun. C. Nat. Mar del Plata, 2 (5): 123-140.
- SCILLATO-YANÉ. 1978. El más antiguo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) conocido: *Glossotheriopsis pascuali* n.gen., n.sp., del "Colloncurense" (Mioceno superior) de la Provincia de Río Negro (Argentina). Ameghiniana, 13 (3-4): 333-334.
- SCILLATO-YANÉ, G.J. 1979. Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiense (Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Su importancia bioestratigráfica, filogenética y paleobiogeográfica. VII Congreso Geológico Argentino (Neuquén 1978) 2: 449-457.
- SCILLATO-YANÉ, G.J. 1981. Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos. Ameghiniana, 18 (1-2): 29-34.
- SCILLATO-YANÉ, G.J. & R. PASCUAL. 1985. Un peculiar Xenarthra del Paleoceno medio de Patagonia (Argentina). Su importancia en la sistemática de los Paratheria. Ameghiniana, 21(2-4):173-176.
- SCILLATO-YANÉ, G.J., CARLINI, A.A. & VIZCAÍNO, S. F. 1987. Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiense (Mioceno tardío) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Ameghiniana 24: 211-215.
- ⇒ SCILLATO-YANÉ, G.J., A. CARLINI, S.F. VIZCAINO & E. ORTIZ-JAUREGUIZAR. 1995. Los Xenartros. In "Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental (Eds. M.T. Alberdi et al.). Monografías Mus. Nac. Cienc. Nat.: 183-207. Madrid.
- SCOTT, W.B. 1903-1904. Mammalia of the Santa Cruz Beds. I. Edentata- Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899, 5:1-226; 227-364. Princeton.
- SHAW, C.A. & H.G. MCDONALD, 1987. First Record of Giant Anteater (Xenarthra, Myrmecophagidae) in North America. Science, 236: 186-188.
- SHOSHANI, J. 1986. Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results. Mol. Biol. Evol.3:222-242.
- SIBLEY, C.B., G. KENDALL, W. CORVIN & J. HAVIEE. 1969. The relationships of the flamingos as indicated by the egg white proteins and hemoglobins. Condor, 71 (2): 155-179.
- SIGOGNEU-RUSSELL, D., BONAPARTE, J.F., FRANK, J. & ESCRIBANO, V. 1991. Ultrastructure of dental hard tissues of *Gondwanatherium* and *Sudamerica* (Mammalia: Gondwanatheria), Lethaia, 24: 27-38.
- SIMPSON, G.G. 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. Amer. Museum Natur. Hist., 85:1-350.
- SIMPSON, G.G. 1948. The beginning of the Age of Mammals in South America. Part. I. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notoprogonia. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 91;1-351.
- SIMPSON, G.G. & PAULA COUTO, C. de. 1981. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brasil. III. Pleistocene Edentata Pilosa, Proboscidea, Sirenia, Perissodactyla and Artiodactyla. Iheringia, Ser. Geol., 6: 11-73. Porto Alegre.

- SPRECHMANN, P. 1978. The Paleoeology and Paleogeography of the Uruguayan coastal area during the Neogene and Quaternary. *Zitteliana*, 4:3-72.
- SPRECHMANN, P. 1980. Paleoeologia, paleogeografía y estratigrafía de la región costera del Uruguay durante el Neógeno y Cuaternario. *Actas II Congr. Arg. Paleont. Bioestr y I Congr. Latinoam. Paleont.*, 3: 237-256.
- STOCK, C. 1925. Cenozoic Gravigrade Edentates of Western North America, with special reference to the Pleistocene Megalonychidae and Mylodontidae of Rancho La Brea. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 331: 1-206.
- STORCH, G. 1981. *Eurotamandua forensi*, ein Myrmecophagidae aus dem Eozän der "Grube Messel" bei Darmstat (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana lethaea*, 61: 247-289.
- SWOFFORD, D.L. 1991. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.0s. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- TEISSEIRE, A. 1928. Contribución al estudio de la geología y paleontología de la República Oriental del Uruguay. Región de Colonia. *An. Univ.*, 37 (122): 319-469. Montevideo.
- TONNI, E.P. 1990. Mamíferos del Holoceno en la Provincia de Buenos Aires. *Paula-Coutiana*, 4:3-21. Porto Alegre.
- TONNI, E.P., M.T. ALBERDI, J.L. PRADO, M.S. BARGO & A.L. CIONE. 1993. Changes of mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 95: 179-194.
- TRICART, J. 1972. Aperçu sur le Quaternaire des abords du Rio de la Plata. *Bull. Assoc. Française Etude Quat.*, 9 (30): 3-19. Paris.
- UBILLA, M. 1986. Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Formación Sopas (Pleistoceno sup.) del Uruguay. *Ameghiniana*, 22(3-4):185-196. Buenos Aires.
- UBILLA, M. 1996. Paleozoología del Cuaternario continental de la cuenca norte del Uruguay: biogeografía, cronología y aspectos climático-ambientales. Tesis de doctorado. Universidad de la República. 232 pp. Pedeciba. Montevideo.
- UBILLA, M., D. PEREA, C. TAMBUSI & E.P. TONNI. 1990. Primer Registro Fósil de Phoenicopteridae (Aves:Charadriiformes) para el Uruguay (Mio-Plioceno). *An. Acad. bras. Ci.*62(1):61-68, figs.1-3. Rio de Janeiro.
- UBILLA, M. D. PEREA & M. BOND. 1994a. The Deseadan Land Mammal Age in Uruguay and the report of *Scarrittia robusta* nov. sp. (Leontiniidae, Notoungulata) in the Fray Bentos Formation (Oligocene-Lower Miocene). *Geobios*, 27 (1): 95-102.
- UBILLA, M., D. PEREA & S. MARTINEZ. 1994b. Plioceno del Cuaternario tardío Continental del Uruguay (Formación Sopas y Formación Dolores). *Acta Geol Leopoldensia*, 39/1:441-458.
- UBILLA, M., BRACCO, R., C. URES & E.P. TONNI. 1995. Temporal calibration of Sopas Formación (Upper Pleist.) from Uruguay by means of ¹⁴C dating and fossil mammals. *Res. XI Jorn. Arg. Paleont. Vert.* Tucumán.
- VERDE, M. & D. PEREA. 1992. Mamíferos "Mesopotamienses" (Xenarthra, Litopterna y Cetacea)(Mioceno superior) de la Bahía de Colonia, Uruguay. *Bol. Soc. Zool. Uruguay (2da. época)*, 7: 31-32.
- VEROSLAVSKY, G, S. MARTINEZ, D. PEREA & M. UBILLA. 1996. El Paleógeno en el Uruguay. *Bol. Soc. Venezolana de Geól.*, 20 (1-2): 83.
- VIZCAINO, S.F. 1990. Sistemática y Evolución de los Dasypodinae Bonaparte, 1838 (Mammalia, Dasypodidae). 244 pp. 43 láms. Tesis doctoral Univ. Nac. La Plata.
- VIZCAÍNO, S.F. & G.J. SCILLATO-YANÉ. 1995. An Eocene tardigrade (Mammalia, Xenarthra) from Seymour Island, West Antarctica. *Antarctic Science* 7 (4): 407-408.
- WEBB, S.D. 1984. Ten million years of mammal extinctions in North America. In *Quaternary extinctions: the search for causes* (Martin & Klein, Eds.) University of Arizona Press, Tucson: 189-210.
- WEBB, S.D. 1989. Osteology and Relationships of *Thinobadistes segnis*, the first mylodont sloth in North America. In Redford & Eisenberg (eds.): "Advances in Neotropical Mammalogy": 469-532. Sandhille Crane.
- WETZEL, R.M. 1982. Systematics, distribution, ecology and conservation of south american edentates. In *Mammalian Biology in South America* (M.A. Mares & H.H. Genoways, Eds.): 345-375. Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburg. 6:1-539.
- WETZEL, R.M. 1985. Taxonomy and Distribution of Recent Xenarthra. In Montgomery (Ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. 462 pp. Smithsonian Institution Press.
- WIBLE, J.R., D. MIAO & J.A. HOPSON. 1990. The septomaxilla of fossil and recent synapsids and the problem of the septomaxilla of monotremes and armadillos. *Zoological J. Linnean Soc.*, 98:203-228.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons. 439 pp. New York.

WYSS, A.R., NOVACEK M.J. & MCKENNA, M.C. 1987. Amino acid sequence versus morphological data and the interordinal relationships of mammals. *Mol. Biol. Evol.*, 4:99-116.

APÉNDICE : Abreviaturas utilizadas

Repositorios

- CAR:** Colección Particular de Andrés Rinkdernecht; Montevideo.
CHS: Colección particular Héctor Saravia, Treinta y Tres.
FC-DPV: Colección de Vertebrados fósiles, Depto. Paleontología, Facultad de Ciencias, Montevideo.
FC-DZV: Colección de Vertebrados, Depto. Zoología, Facultad de Ciencias, Montevideo
FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago.
MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires.
MACNS: Museo de Arqueología y Ciencias Naturales de Salto, Uruguay.
MDA: Museo Departamental de Artigas, Uruguay
MGT: Museo de Geociencias de Tacuarembó, Uruguay
MLP: Museo de La Plata "Francisco P. Moreno", Prov. Buenos Aires.
MMC: Museo Municipal de la Plaza Mayor; Colonia, Uruguay
MMMP: Museo Municipal de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia", Prov. Buenos Aires.
MNHN: Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo.
MNP: Museo de Nueva Palmira "Lucas Roselli", Depto. Colonia, Uruguay
MPM: Museo Paleontológico de Mercedes "Alejandro Berro", Uruguay
MRSC: Museo Paleontológico Real de San Carlos "Armando Calcaterra", Colonia, Uruguay.

Accidentes osteológicos y dentarios

- | | | | |
|------|--|----------|------------------------------|
| a | ampolla auditiva | Abco | ancho bicondilar |
| Abc | ancho bicigomático | Abmancho | bimastoideo |
| ac | arco cigomático | coc | cóndilo occipital |
| Acc | ancho de la caja craneana | cor | apófisis coronoides |
| Acpo | ancho a nivel de constricción post-orbitaria | cp | cisura palatina |
| Aio | ancho interorbitario | cpo | constricción postorbitaria |
| Ao | ancho occipital | cs | cresta sagital |
| Ap | ancho palatal | cso | canal supraorbitario |
| Apa | ancho palatal anterior | d | diastema |
| apg | apófisis postglenoidea | ea0 | estrechamiento anteorbitario |
| Apo | ancho postorbitario | ETy | entotimpánico |
| apo | apófisis postorbitaria | ExO | exoccipital |
| App | ancho palatal posterior | fc | foramen condiloideo |
| apt | apófisis postimpánica | fem | foramen estilomastoideo |
| Ara | ancho rostral anterior | fg | fosa glenoidea |
| Arp | ancho rostral posterior | fio | foramen infraorbitario |
| AS | aliesfenoides | fj | foramen yugal |
| B | Basion, punto craneométrico | fl | foramen lacrimal |
| BO | barra postorbitaria | fm | foramen magnum |
| Br | Bregma, punto craneométrico | fma | fosa masetérica |
| BS | basiesfenoides | fme | foramen mentoniano |
| C | canino superior | fmX | foramen maxilar |
| c | canino inferior | fo | foramen oval |
| cas | canal del aliesfenoides | fop | foramen óptico |
| cd | cóndilo mandibular | fpa | foramen palatino anterior |
| cl | cresta lambdoidea | fpg | foramen postglenoideo |
| cm | cresta masetérica | fph | fosa para el proceso hioideo |
| | | fpmX | foramen premaxilar |

fpp	foramen palatino posterior	Pt	pterigoides
fpt	fosa pterigoidea	R	Rhinion, punto craneométrico
Fr	frontal	Sd	longitud de la serie dentaria
fr	foramen redondo	SO	supraoccipital
fra	foramen rasgado anterior	Sq	e scamoso
frm	foramen rasgado medio	sy	sínfisis mandibular
frp	foramen rasgado posterior	T	temporal
fso	foramen supraorbitario	Ty	timpánico
fsp	foramen esfenopalatino	Vo	vómer
fte	foramen para la trompa de Eustaquio	vt	vacuidades temporales
G	Gnation, punto craneométrico		
gmr	gotera mesorostral		
H	Henselion, punto craneométrico		
hc	hiatus craneano; inserción de la ampolla auditiva		
I	incisivos superiores		
i	incisivos inferiores		
Ipa	interparietal		
Ju	jugal		
L	lacrimal		
Lb	Lambda, punto craneométrico		
Lba	longitud basal		
Lbr	longitud basilar		
Lcb	longitud condilobasal		
Lcbl	longitud condilobasilar		
Ld	longitud del diastema		
Lp	longitud palatal		
Lpp	longitud postpalatal		
Lpr	longitud palatilar		
Lt	longitud total		
M	molares superiores		
m	molares inferiores		
mae	meato auditivo externo		
Mx	maxilar		
N	Nasion, punto craneométrico		
n	narina		
Na	nasal		
O	Opisthion, punto craneométrico		
Oc	occipital		
Ocr	Opistocranium punto craneo métrico		
OS	orbitoesfenoides		
P	Palation, punto craneométrico		
Pa	Parietal		
pa	proceso angular		
Pe	periótico		
Pl	palatino		
PM	premolares superiores		
pm	premolares inferiores		
Pmx	premaxilar		
ppo	apófisis paraoccipital		
Pr	Prosthion, punto craneométrico		
PS	presfenoides		
ps	proceso estiliforme		

06243

