

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, FACULTAD DE CIENCIAS**  
**PROGRAMA DE DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS (PEDECIBA)**

**Área Biología, Subárea Zoología**

**Tesis de Maestría**

**LOS SCOLIDOTHERIINAE (XENARTHRA: MYLONOTIDAE) DE URUGUAY:**

**SISTEMÁTICA, DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLOGÍA**

**Lic. Andrea Corona**

**Orientador: Dr. Daniel Perea**

**Tribunal:**

**Dr. Martín Ubilla**

**Dr. Sergio Martínez**

**Dr. César Goso**

**Montevideo**

**Diciembre, 2012**

A mis amores: Luis y Emilio



*"Though this be madness, yet there is method in it."*

*(Aunque esto sea locura, hay método en ella)*

*Hamlet (W. Shakespeare)*

## AGRADECIMIENTOS

A las instituciones que financiaron este trabajo: PEDECIBA, ANII (FCE 2009\_2345) y CSIC.

A los responsables o referentes de las colecciones consultadas: Marcelo Reguero, Lucas Pomi, Eduardo Tonni, Alejandro Kramarz, Alejandro Dondas, Alejandra Rojas, Andrés Rinderknecht, Omar Frugoni, Solange Bermúdez, Jorge Frogoni, José Solovyi, Jorge Da Silva, Andrés Sánchez, Martín Ghizzoni, Teresita Lutz.

A mi familia, por tolerar, comprender y apoyar este y todos mis excéntricos caprichos.

A todos los que a lo largo de todos los años que ha insumido este trabajo han hecho posible que hoy esté culminado. A todos los que han colaborado (material, física y emocionalmente) prestando su ayuda incondicional y desinteresada en todos los aspectos posibles, contribuyendo con grandes y pequeñas acciones no solo a enriquecer esta tesis y mi formación académica sino, lo que es mejor, mi persona: Daniel, Martín, Sergio, César, Ale, Mariano, Gloria, Fer, Vale, Guille, Matías, Checho, Felipito, Pablito, Gerardo, Andrés, R., Andrés S., Ángel, Leopoldo, Alfredo, Marcelo C., Marcelo F., Luis, Tere.

A los integrantes del tribunal, quienes aportaron valiosos comentarios y sugerencias que permitieron mejorar esta tesis.

¡Gracias!

## ÍNDICE GENERAL

Resumen.....	11
Capítulo 1: Introducción.....	13
1.1 Marco general y antecedentes .....	13
1.2 Distribución cronológica y geográfica de Scelidotheriinae.....	21
1.3 Los Scelidotheriinae en Uruguay: reseña y planteo del problema .....	24
1.4 Objetivos.....	25
1.4.1 Objetivo general.....	25
1.4.2 Objetivos específicos .....	25
Capítulo 2: Materiales y metodología .....	27
2.1 Relevamiento de datos en colecciones .....	27
2.1.1 Colecciones consultadas .....	27
2.1.2 Materiales comparativos relevados .....	28
2.1.3 Variables medidas en los ejemplares estudiados .....	30
2.2 Trabajos de campo .....	36
2.3 Análisis de laboratorio.....	36
2.4 Análisis estadísticos.....	36
2.5 Análisis filogenéticos .....	37
2.5.1 Caracteres y codificación .....	37
Capítulo 3: Contexto estratigráfico .....	42
3.1 Formación Raigón.....	43
3.1.1 Puerto Arazatí .....	45
3.2 Formación Sopas .....	46
3.2.1 Arroyo Sopas.....	47
3.2.1 Arroyo Malo .....	48
3.3 Formación Dolores .....	49
3.3.1 Arroyo Aparicio .....	50
3.3.2 Arroyo El Caño.....	51

3.3.3 Arroyo Chileno .....	52
3.3.4 Cañada Denis.....	53
Capítulo 4: Sistemática .....	55
<i>Proscelidodon</i> Bordas, 1935 .....	55
<i>Proscelidodon patrius</i> (Ameghino, 1888) .....	55
<i>Proscelidodon</i> cf. <i>patrius</i> .....	57
<i>Catonyx</i> (Ameghino, 1891) .....	58
<i>Catonyx tarijensis</i> (Gervais y Ameghino, 1880) .....	58
<i>Catonyx cuvieri</i> (Lund, 1839) .....	64
<i>Catonyx</i> sp. ....	72
Cf. <i>Catonyx</i> .....	74
<i>Scelidotherium</i> Owen, 1839.....	75
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> Owen, 1839.....	75
<i>Scelidotherium</i> cf. <i>leptocephalum</i> .....	81
<i>Scelidotherium</i> sp.....	83
Cf. <i>Scelidotherium</i> .....	85
Scelidotheriinae g. et. sp. indet .....	86
Capítulo 5: Análisis estadísticos .....	92
Capítulo 6: Análisis filogenéticos .....	102
Capítulo 7: Consideraciones finales y conclusiones .....	107
7.1 Sistemática.....	107
7.2 Juicios taxonómicos y cuestiones nomenclaturales.....	109
7.3 Estratigrafía y geocronología .....	110
7.4 Paleobiogeografía y paleoambientes .....	111
7.5 Paleoecología .....	112
7.6 Conclusiones .....	113
Bibliografía .....	115

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Reconstrucción paleobiológica de <i>Catonyx</i> .....	13
Figura 1.2. Filogenia de Folivora .....	14
Figura 1.3. Holotipo de <i>Scelidotherium leptcephalum</i> .....	16
Figura 1.4. Cráneo, mandíbula y mano de <i>Platyonyx</i> Lund (1840). .....	17
Figura 1.5. Paladar de <i>Scelidotherium parodii</i> y material tipo de <i>Scelidodon copei</i> .....	18
Figura 1.6. Distribución cronológica y geográfica de Scelidotheriinae.....	23
Figura 2.1. Variables medidas en el cráneo.....	32
Figura 2.2. Variables medidas en el paladar.....	33
Figura 2.3. Variables medidas en la mandíbula.....	34
Figura 2.4. Variables medidas en el húmero y fémur... ..	35
Figura 2.5. Cráneo de <i>Catonyx tarijensis</i> mostrando algunos caracteres y su codificación.....	38
Figura 2.6. Cráneo de <i>Catonyx tarijensis</i> mostrando algunos caracteres y su codificación.....	39
Figura 2.7. Mandíbula de <i>Catonyx tarijensis</i> mostrando algunos caracteres y su codificación... ..	40
Figura 2.8. Húmero y mano de <i>Catonyx</i> sp. mostrando algunos caracteres y su codificación .....	41
Figura 3.1. Mapa de Uruguay señalando las localidades donde se han recuperado restos de escelidoterinos. ....	43
Figura 3.2. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en Puerto Arazatí.....	46
Figura 3.3. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en Arroyo Sopas. ....	48
Figura 3.4. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el Arroyo Malo.....	49

Figura 3.5. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el Arroyo Aparicio.....	51
Figura 3.6. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el Arroyo el Caño. ....	52
Figura 3.7. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el Arroyo Chileno.....	53
Figura 3.8. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en Cañada Denis.....	54
Figura 4.1. Astrágalo de <i>Proscelidodon patrius</i> .....	56
Figura 4.2. Porción distal de fémur de <i>Proscelidodon</i> cf. <i>patrius</i> .....	58
Figura 4.3. Cráneo, fragmentos de ramas mandibulares y fragmento de hueso metacarpal de <i>Catonyx tarijensis</i> .....	60
Figura 4.4. Húmero de <i>Catonyx tarijensis</i> .....	62
Figura 4.5. Húmero de <i>Catonyx tarijensis</i> . ....	64
Figura 4.6. Cráneo de <i>Catonyx cuvieri</i> .....	67
Figura 4.7. Mandíbula de <i>Catonyx cuvieri</i> . ....	68
Figura 4.8. Mano derecha de <i>Catonyx cuvieri</i> . ....	69
Figura 4.9. Cráneo de <i>Catonyx cuvieri</i> .....	70
Figura 4.10. Fragmento de rama mandibular izquierda de <i>Catonyx cuvieri</i> . ....	71
Figura 4.11. Fragmento de rama mandibular derecha de <i>Catonyx cuvieri</i> . ....	72
Figura 4.12. Fémur de <i>Catonyx</i> sp .....	73
Figura 4.13. Cráneo de cf. <i>Catonyx</i> . ....	75
Figura 4.14. Húmero de <i>Scelidotherium leptcephalum</i> .....	77
Figura 4.15. Húmero de <i>Scelidotherium leptcephalum</i> .....	78
Figura 4.16. Húmero de <i>Scelidotherium leptcephalum</i> .....	79



Figura 4.17. Húmeros de Scelidotheriinae de Uruguay en vista anterior. ....	80
Figura 4.18. Porción posterior de cráneo de <i>Scelidotherium</i> cf. <i>leptocephalum</i> .....	82
Figura 4.19. Fémur de <i>Scelidotherium</i> sp.....	84
Figura 4.20. Fragmento de paladar de cf. <i>Scelidotherium</i> .....	86
Figura 4.21. Mandíbula de Scelidotheriinae g. et. sp. indet.....	87
Figura 4.22. Tibias de Scelidotheriinae g. et. sp. indet. en vista anterior y distal. ....	89
Figura 4.23. Astrágalo de Scelidotheriinae g. et. sp. indet.....	90
Figura 4.24. Materiales de Uruguay asignados a Scelidotheriinae g. et. sp. indet.....	91
Figura 5.1. Resultado gráfico del análisis discriminante. ....	97
Figura 5.2. Resumen gráfico de las variables en las que se basa la discriminación de los géneros. ....	99
Figura 5.3. Diagrama comparando proporciones de mandíbulas. ....	101
Figura 6.1. Árbol de consenso estricto calculado a partir de todos los árboles obtenidos en la búsqueda.....	103
Figura 6.2. Árbol de consenso estricto con el mapeo de las sinapomorfías .....	104
Figura 6.3. Árbol de consenso de mayorías .....	104
Figura 6.4. Solución indicada por TNT eliminando el taxón detectado como problemático: <i>Neonematherium</i> .....	105
Figura 6.5. Árbol de consenso reducido.....	105
Figura 6.6. Árbol de consenso estricto, consenso estricto con mapeo de sinapomorfías y consenso de mayorías.....	106

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 3.1. Edades OSL obtenidas para depósitos de la Formación Dolores.....	54
Tabla 5.1. Ejemplares utilizados en todos los análisis estadísticos .....	92
Tabla 5.2. Tabla original de datos sin transformar. ....	94
Tabla 5.3. Resumen del análisis discriminante.....	95
Tabla 5.4. Matriz de clasificación.....	96
Tabla 5.5. Medias de las variables canónicas discriminantes .....	96
Tabla 5.6. Coeficientes estandarizados de las funciones canónicas discriminantes .....	98
Tabla 5.7. Tabla comparativa sobre la que se basó el análisis de proporciones.....	100
Tabla 6.1. Matriz de base para los análisis filogenéticos. ....	102

## RESUMEN

Los Scelidotheriinae (Xenarthra, Folivora, Mylodontidae), son un grupo de perezosos terrestres de tamaño mediano, con una masa corporal que se ha estimado para alguno de los integrantes de la subfamilia entre los 600 y los 1700 kgs. Osteológicamente se caracterizan por poseer un cráneo muy elongado y estrecho, comprimido lateralmente; una dentición también comprimida; húmeros muy robustos con presencia de foramen entepicondiloideo (excepto en *Catonyx cuvieri*); fémures cuadrangulares, con el trocánter mayor más alto que el *caput* y el tercer trocánter muy reducido o inexistente; y astrágalos con faceta articular para el cuboides cóncava. En líneas generales, y dependiendo de cuáles géneros se consideren los más antiguos del grupo, estos xenartros se registran por lo menos desde el «Friasense» (Mioceno Medio) hasta el Lujanense (Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano) en Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Chile, Brasil, Paraguay, Argentina y Uruguay. A pesar de la existencia de recientes trabajos de revisión y síntesis del grupo, no existe acuerdo en la comunidad científica en cuanto al número de géneros válidos para el Cuaternario. Actualmente, algunos autores consideran válido a *Scelidodon* para las especies de Perú, Chile y Argentina y concuerdan en que debe mantenerse *Catonyx* para los ejemplares brasileños, en tanto otros sostienen que *Scelidodon* y *Catonyx* corresponden a una misma entidad y no pueden mantenerse en géneros diferentes. Los esclidoterinos han sido tradicionalmente considerados un grupo relativamente poco frecuente en el registro fósil de Uruguay, sobre todo en comparación con la buena representación que tienen otros xenartros, como perezosos milodontinos y gliptodontes. Los escasos trabajos previos indicaban que los restos de esclidoterinos eran bastante raros y fragmentarios y, en muchos casos, los materiales no tenían procedencia estratigráfica certera y/o permanecían extraviados. El estudio de este grupo nunca había sido abordado exhaustivamente. El objetivo general de este trabajo fue realizar el estudio sistemático de los Scelidotheriinae de Uruguay —contextualizándolo estratigráfica y cronológicamente—, proponer una filogenia de la subfamilia con la inclusión de los fósiles de Uruguay y contrastar esa filogenia con otras clasificaciones, incluso algunas basadas en datos numéricos. Para ello se siguió una metodología que incluyó el relevamiento de datos en las principales colecciones de Uruguay y Argentina, trabajos de campo y laboratorio (relevamientos estratigráficos y dataciones), análisis estadísticos (análisis discriminante y análisis canónico) y filogenéticos. Este trabajo permitió ampliar el conocimiento del grupo estudiado, recobrándose en nuestro país 30 piezas óseas de cráneo y postcráneo. En Uruguay, los esclidoterinos están representados por al menos tres géneros y cuatro especies: *Proscelidodon patrius*, *Catonyx tarijensis*, *Catonyx cuvieri* y *Scelidotherium leptcephalum*. Fue posible identificar

(por métodos de análisis discriminante) algunos caracteres que permiten la diferenciación de los géneros *Proscelidodon*, *Catonyx* y *Scelidotherium*. Asimismo, la performance de estos análisis fue muy buena ya que el 100% de los especímenes pudo ser correctamente clasificado. Los análisis realizados sustentan con datos independientes (estadísticos y filogenéticos) la hipótesis de la sinonimia de *Catonyx* y «*Scelidodon*» y la separación muy temprana y evolución independiente de todos los linajes. *Scelidotherium* es una entidad biológica fuertemente cohesionada, al igual que *Catonyx* (aunque en menor grado) y *Proscelidodon* exhibe una alta variabilidad morfológica que queda evidenciada tanto en los resultados numéricos como a través de las distintas posiciones filogenéticas que toman las especies. Esto sugiere que las especies del género requieren una revisión más exhaustiva. La subfamilia Scelidotheriinae se registra en Uruguay en las Formaciones Raigón, Sopas y Dolores. Aunque los especímenes de *P.patrius* no se recuperaron *in situ*, se asume en base al biocrón de la especie, que estos restos podrían provenir de la Formación Raigón. De confirmarse esta hipótesis, sería posible proponer la presencia del Piso/Edad Montehermosense en estos depósitos, incrementando así el lapso que representan. Se obtuvieron nuevos datos cronológicos (OSL) para la Formación Dolores, los que se ubican en el rango de 15.000 a 16.000 años A.P. para los depósitos de las costas rioplatenses (Arroyos El Caño y Chileno), siendo estas las primeras edades numéricas para estas localidades. La diversidad de Scelidotheriinae en el Cuaternario de Uruguay es alta, lo que probablemente obedece a la heterogeneidad de ambientes presentes en nuestro país durante ese período. Esto, a su vez, guarda relación con su posición geográfica, que lo conecta con las zonas subtropicales de Brasil por un lado y con la región pampeana de Argentina por otro.

## CAPÍTULO 1

### INTRODUCCIÓN

#### 1.1 Marco general y antecedentes

Los Scelidotheriinae (Xenarthra, Folivora, Mylodontidae), son un grupo de perezosos terrestres de tamaño mediano (figura 1.1). La masa corporal de algunos de los integrantes de la subfamilia se ha estimado entre los 600 y los 1700 kgs. (Fariña, 1998; Bargo *et al.*, 2000; De Esteban Trivigno *et al.*, 2008). El nombre del grupo, basado en el género tipo (*Scelidotherium*), deriva del griego: Σκελις, fémur y θηριον, belua, bestia, haciendo referencia al tamaño desproporcionadamente grande de este hueso en relación al resto del esqueleto. En líneas generales, y dependiendo de cuáles géneros se consideren los más antiguos del grupo, estos xenartros se registran por lo menos desde el «Friasense» (Mioceno Medio) hasta el Lujanense (Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano) en Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Chile, Brasil, Paraguay, Argentina y Uruguay. Si bien su distribución geográfica fue amplia, no participaron del gran intercambio biótico americano (Webb, 1985).

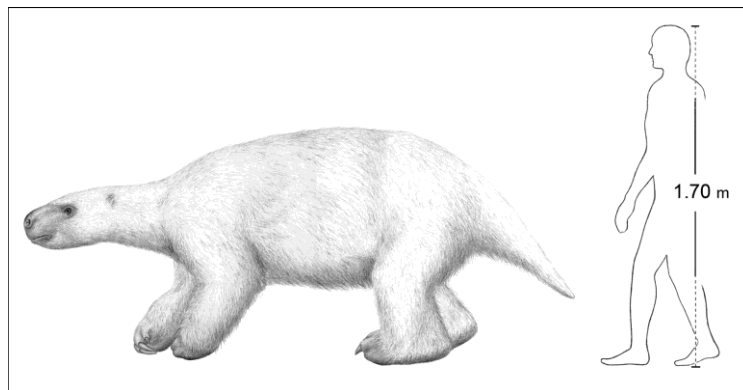


Figura 1.1. Reconstrucción paleobiológica de *Catonyx*, un representante cuaternario de Scelidotheriinae. Tomado de Ubilla *et al.* (2011).

Osteológicamente, los esclidoterinos se caracterizan por poseer un cráneo muy elongado y estrecho, comprimido lateralmente; una dentición también comprimida; húmeros muy robustos con presencia de foramen entepicondiloideo (excepto en *Catonyx cuvieri*); fémures cuadrangulares, con

el trocánter mayor más alto que el *caput* y el tercer trocánter muy reducido o inexistente; y astrágalos con faceta articular para el cuboides cóncava (McDonald y Perea, 2002). Gaudin (2004), tras su estudio filogenético basado en caracteres craneomandibulares, confirma la monofilia del clado Scelidotheriinae (*Catonyx* + *Scelidotherium*, ver figura 1), soportada por 24 sinapomorfías no ambiguas.

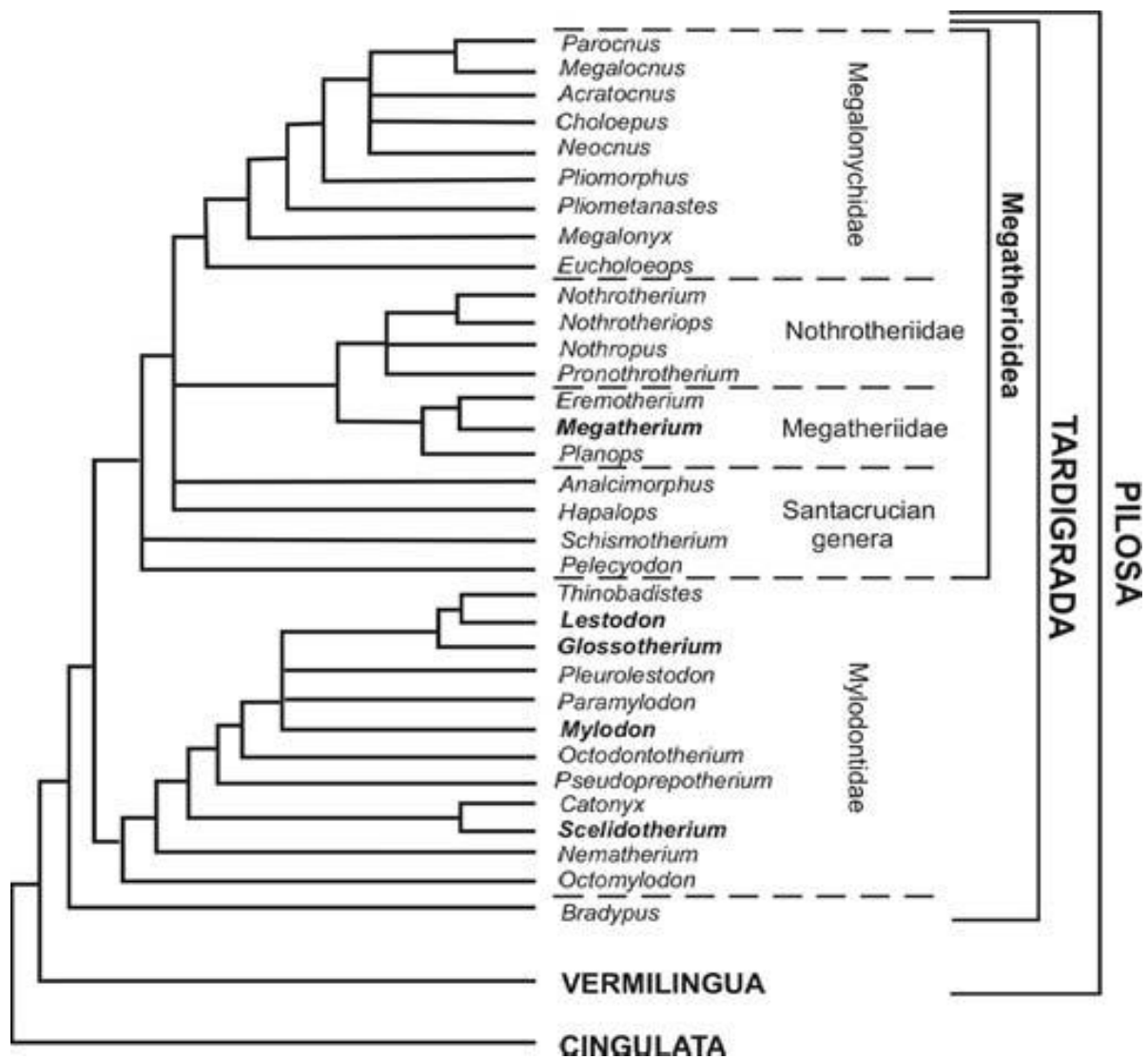


Figura 1.2. Filogenia de Folivora (= Tardigrada Latham y Davies 1795). Modificada de Gaudin (2004).

Como ocurre en general en todos los grupos taxonómicos conforme avanzan los estudios y el conocimiento sobre estos, la sistemática y nomenclatura pueden tornarse bastante complejas. Es así

que ya desde las primeras descripciones era cada vez más complicada la distinción de las distintas especies, así como la asignación de nuevos especímenes. Esto era resultado principalmente —sobre todo durante los siglos XIX y principios del XX— de la descripción de nuevas entidades a partir de restos muy fragmentarios, como partes pequeñas de cráneos o mandíbulas, dientes aislados e incluso pequeños fragmentos postcraneanos (ver Ameghino, 1889, Philippi, 1892; Lydekker, 1894; entre otros). Estas situaciones han llevado a una proliferación y consecuente sobrestimación del número de taxa. Por ese motivo es que poco aportaría en el marco de esta tesis la enumeración de la totalidad de menciones de scelidoterinos desde que se dieron a conocer hasta la actualidad, más aun dado que no se trata de la primera revisión del grupo (ver McDonald, 1987). Por lo tanto, se exponen a continuación los antecedentes que se han considerado más significativos o que aportan a la discusión en el contexto actual del problema de la sistemática del grupo, tanto en Sudamérica como en Uruguay.

Los Scelidotheriinae fueron descubiertos casi simultáneamente por Charles Darwin en Argentina, cerca de Bahía Blanca, y por Peter Lund en las cavernas del sudeste de Brasil (Minas Gerais). Los restos colectados por Darwin fueron estudiados y dados a conocer unos años más tarde por Richard Owen (1839) en su obra sobre la Zoología del Viaje del Beagle, donde nomina al nuevo taxón como *Scelidotherium leptcephalum* (figura 1.3). Por su parte, Lund asigna primeramente los restos estudiados a un perezoso megaloníquido, aunque más tarde prefiere introducir la denominación de *Platyonyx* (haciendo referencia a las garras planas del animal) para estos hallazgos (Lund, 1840, figura 1.4). Desde entonces comienzan a conocerse cada vez más y mejores restos, sobre todo en Argentina (Provincia de Buenos Aires), pero también en Bolivia y Chile. Del estudio de estos materiales se ocuparon Florentino Ameghino, Henri Gervais, Richard Lydekker, entre otros, quienes por aquel entonces estaban sentando las bases de la paleontología rioplatense al estudiar y describir un sinnúmero de fósiles de estos territorios.

En 1881 Ameghino funda el género *Scelidodon* (Grafía original: *Scelidoodon*, «lapsus» sensu Mones, 1986), cuya especie tipo es *Scelidodon copei*, adjuntando unos breves comentarios descriptivos:

Género y especie nuevo del orden de edentados familia de los megateridos, cercano a *Scelidotherium* fundado sobre un fragmento de mandíbula superior. Tamaño muy reducido comparable a un carpincho. 5 molares en la mandíbula superior muy elípticos, algo cóncavos en la cara externa posterior, convexas en la cara interna anterior, y con un surco longitudinal en la cara interna posterior. (Ameghino, 1881: 307).

En 1889 Ameghino amplía la diagnosis del género basándose en la especie *Scelidodon patrius*, quedando también incluidas en este las especies *Scelidodon tarijensis*, *Scelidodon capellini* y *Scelidodon chiliensis*. Esta última, previamente descrita por Lydekker (1886), representaba el primer registro de Scelidotheriinae en Chile.

Los caracteres que distinguen el *Scelidodon* del *Scelidotherium* son numerosos y de importancia, manifestándose hasta en el mismo sistema dentario. Las muelas del *Scelidodon* son menos prismático triangulares y más elípticas que las del *Scelidotherium* (...) pero la parte más característica del género *Scelidodon*, es la conformación particular del cráneo, que es muy diferente de la disposición que presenta en *Scelidotherium*, pues la parte que se extiende delante de las muelas es más corta y se dirige oblicuamente hacia arriba. (Ameghino, 1889: 725-726).

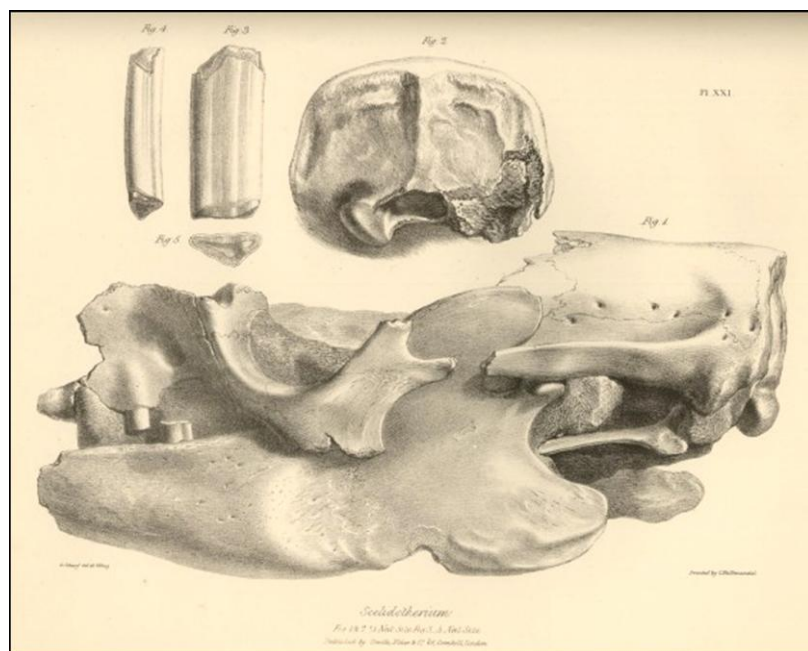


Figura 1.3. Holotipo de *Scelidotherium leptocephalum* (BM (NH) M 16579). Tomado de: <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?viewtype=text&itemID=F8.8&keywords=scelidotherium&pageseq=38>.

En 1891 Ameghino crea un nuevo género: *Catonyx*, en sustitución de *Platyonyx* Lund, 1839 (figura 1.4), que había sido utilizado con anterioridad para un género de coleópteros y mantiene en él a las formas brasileñas del grupo. Hasta ese momento los scelidoterinos estaban agrupados como familia



(Scelidotheridae Ameghino, 1889). En 1904 Ameghino cambia el agrupamiento a rango de subfamilia (Scelidotheriinae Ameghino, 1904) dentro de la familia Mylodontidae, categoría que se ha aceptado sin discusión hasta la actualidad.

En 1935, Bordas transfiere la especie *Scelidodon patrius* a un nuevo género, *Proscelidodon*, que funda para incluir a las especies del Chapadmalalense y el Montehermosense. «El desdoblamiento no se ha hecho como criterio geológico sino como criterio taxonómico, ya que dentro del género *Scelidodon* había especies que tenían más que las máximas diferencias admisibles para que dos de ellas estén dentro de un mismo género» (Bordas, 1935: 489). Tras este trabajo de Bordas, se reconocen con seguridad 4 géneros —y un número cada vez más elevado de especies— en los que se agrupa la totalidad de la diversidad de los Scelidotherinae: *Scelidotherium*, *Scelidodon*, *Catonyx* y *Proscelidodon*. Ya se había definido, además, un quinto género: *Valgipes* (Gervais, 1873), en base a un calcáneo procedente de Minas Gerais (Brasil). Tanto este último género como *Catonyx* no habían sido objeto de estudios detallados hasta ese momento.

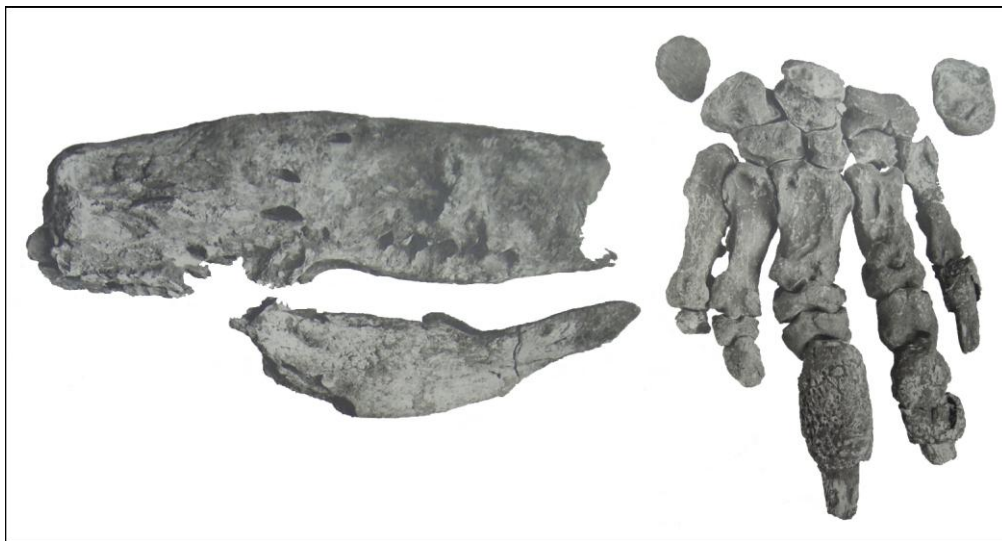


Figura 1.4. Cráneo, mandíbula y mano de *Platyonyx* Lund (1840) (= *Scelidotherium magnum sensu* Winge, 1915). Imágenes no a escala. Tomado y modificado de Winge (1915).

McDonald (1987) fue el primer revisor de la subfamilia. Realizó un análisis sistemático exhaustivo de los scelidoterinos, en el cual se estudiaron todos los materiales disponibles (incluyendo los tipos), que fueron fotografiados y medidos por el propio autor. Según este autor *S. copei* (especie tipo de

*Scelidodon*, MACN 1158, figura 1.5) es un ejemplar bastante incompleto pero claramente perteneciente al género *Scelidotherium*, por lo que *Scelidodon* es un sinónimo posterior de *Scelidotherium*. De acuerdo con McDonald, *Catonyx* Ameghino, 1891 —hasta ese momento limitado a los especímenes cuaternarios de Brasil— es el siguiente nombre disponible para reunir a las especies tradicionalmente incluidas en *Scelidodon* y *Catonyx*. Además, debido al pequeño tamaño, a algunas similitudes morfológicas y a la procedencia estratigráfica de *S. copei*, McDonald propone que podría corresponder en realidad a la especie *Scelidotherium parodii* Kraglievich 1923 (figura 1.5). Tras su trabajo de revisión, McDonald reconoce cinco géneros dentro de la subfamilia Scelidotheriinae: *Nematherium*, el más antiguo; *Neonematherium*; *Proscelidodon*; *Catonyx* (= *Scelidodon*) y *Scelidotherium*.

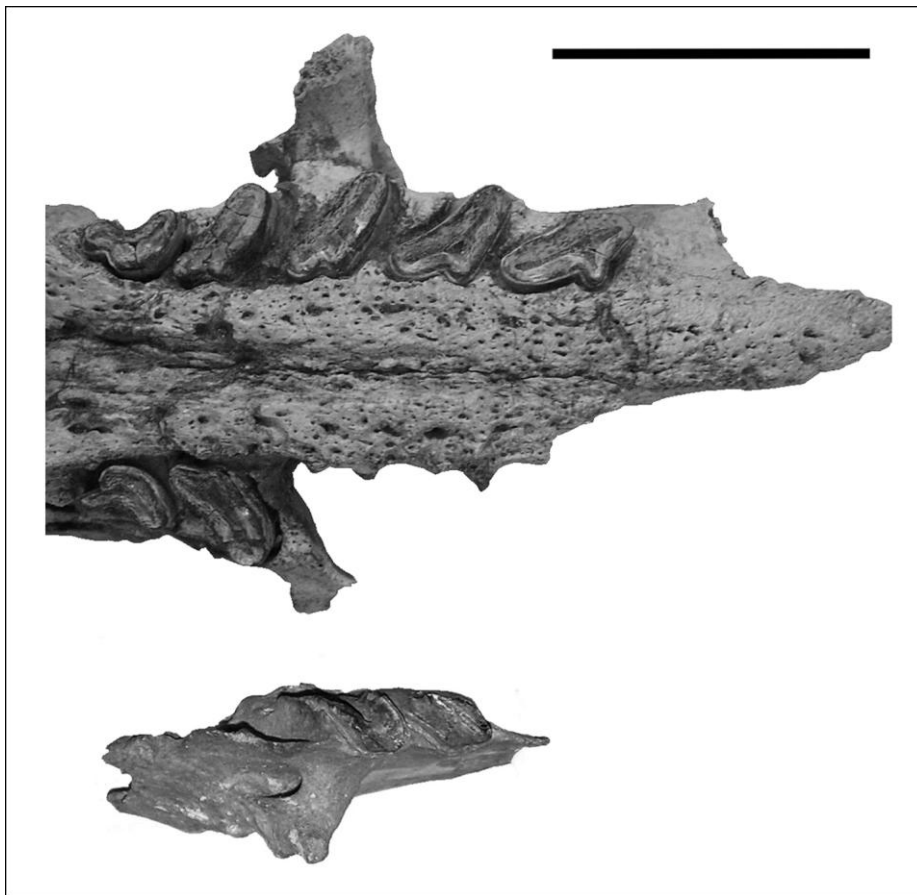


Figura 1.5. Arriba, paladar de *Scelidotherium parodii* (MACN 5108, tipo); abajo, material tipo de *Scelidodon copei* (MACN 1158) (= *Scelidotherium parodii*, sensu McDonald 1987). Escala: 5cm.

Scillato-Yané y Carlini (1998) proponen un nuevo género de Scelidotheriinae, *Sibyllotherium*, para el Mioceno Medio de Argentina. Estos restos fueron someramente figurados y acompañados de una breve descripción. Recientemente Miño Boilini (2012), en el marco de su tesis doctoral, amplía la descripción del taxón y lo incluye en un análisis filogenético que lo ubica como un esclidoterino basal, hermano del resto de los esclidoterinos.

Las revisiones más recientes del grupo corresponden a Cartelle *et al.* (2009) para los esclidoterinos de Brasil, y Miño Boilini (2012) en el caso de los esclidoterinos cuaternarios de Argentina. Estos trabajos, además de aportar datos y conclusiones relevantes para ejemplificar y esclarecer la diversidad del grupo, resultan particularmente importantes como fuente de comparación con los restos de Uruguay.

A pesar de la existencia de los mencionados trabajos de síntesis y de algunos aportes parciales efectuados en los últimos años (Pujos, 2000; Ferrero, 2008; Lopes y Pereira, 2010), no existe acuerdo en la comunidad científica en cuanto al número de géneros válidos para el Cuaternario. Actualmente, algunos autores consideran válido a *Scelidodon* para las especies de Perú, Chile y Argentina y concuerdan en que debe mantenerse *Catonyx* para los ejemplares brasileños (Pujos, 2000; Guèrin and Faure, 2004; Miño Boilini y Carlini, 2009; Miño Boilini *et al.*, 2009; Miño Boilini, 2012). Sin embargo, estos autores no han explicitado claramente las diferencias entre ambos géneros. Pujos (2000) formula una lista tentativa de diferencias, que resultan ser caracteres de *Catonyx* más que caracteres diagnósticos de *Scelidodon*: «*Catonyx cuvieri* is characterized by the humeral entepicondylar foramen absent; presence of a bony bridge near the insertion of semimembranosus muscle and the absence of an articular surface for the metacarpal I on the medial palmar process of the trapezoid» (Pujos, 2000: 205).

Se resumen a continuación algunas propuestas clasificatorias de Scelidotheriinae:

Ameghino (1889):

Scelidotheridae

*Scelidotherium* Owen, 1839

*Scelidodon* Ameghino, 1881

*Stenodontherium* Ameghino, 1886

*Platyonyx* Lund, 1842

Bordas (1935):

Scelidotheriinae Ameghino, 1904

*Proscelidodon* nov.

*Scelidotherium* Owen, 1839

*Scelidodon* Ameghino, 1881

Hoffstetter (1963):

Scelidotheriinae Ameghino, 1904

*Scelidotherium* Owen, 1839

*Scelidodon* Ameghino, 1881

*Catonyx* Ameghino, 1891

McDonald (1987):

Scelidotheriinae Ameghino, 1904

Nematheriini nov.

*Nematherium* Ameghino, 1887

Scelidotheriinii nov.

*Neonematherium* Ameghino, 1904

*Proscelidodon* Bordas, 1935

*Scelidotherium* Owen, 1839

*Catonyx (Excelidodon)* nov.

*Catonyx (Catonyx)* nov.

Pujos (2000):

Scelidotheriinae Ameghino, 1904

*Scelidotherium* Owen, 1839

*Scelidodon* Ameghino, 1881

*Catonyx* Ameghino, 1891

Miño Boilini (2012):

Scelidotheriinae Ameghino, 1904

*Neonematherium* Ameghino, 1904

*Sibyllotherium* Scillato-Yané y Carlini, 1998

*Proscelidodon* Bordas, 1935

*Scelidotheridium* Kraglievich, 1934

*Scelidotherium* Owen, 1839

"*Scelidodon*" Ameghino, 1881

*Catonyx* Ameghino, 1891

*Valgipes* Gervais, 1873

En esta tesis se sigue —con leves modificaciones— la propuesta sistemática de McDonald (1987), avalada luego por McDonald y Perea (2002), ya que se considera que está basada en evidencia directa que surge de la inspección detenida de todos los especímenes, en el marco de la revisión de toda la subfamilia. Es importante destacar que en los últimos años se ha incrementado el número de hallazgos de especímenes de Scelidotheriinae, y estos fueron tenidos en cuenta durante la realización de este trabajo, permitiendo una mayor comprensión de la diversidad del grupo, aunque esto no alteró las hipótesis taxonómicas manejadas.

## 1.2 Distribución cronológica y geográfica de Scelidotheriinae

De acuerdo con McDonald (1987), la distribución temporal de los Scelidotheriinae está basada en un pequeño porcentaje del número total de especímenes disponibles, ya que muchos carecen de información estratigráfica asociada o esta es dudosa. Esta situación ha mejorado actualmente gracias al incremento en el conocimiento de las faunas sudamericanas y a un número importante de hallazgos (Coltorti *et al.*, 2007; Ferrero, 2008; Cartelle, 2009; Tonni *et al.*, 2009 entre otros). El marco temporal y geográfico que se conoce es adecuado para abordar hipótesis evolutivas y biogeográficas (figura 1.6).

El principal problema radica en cuál o cuáles especímenes se consideran, sin dudas, los primeros esclidoterinos. Según McDonald (1987) y McDonald y Perea (2002), *Nematherium* (representado por partes craneanas y un astrágalo), proveniente de depósitos de edad Santacrucense de Argentina (Mioceno Temprano), es el género más antiguo de la subfamilia. Sin embargo, otros investigadores (Scillato-Yané, 1977; Gaudin, 2004; Miño Boilini, 2012) han considerado a este género como hermano del resto de los Scelidotheriinae, ameritando su inclusión en otra subfamilia de Mylodontidae: Nematheriinae. Lo mismo ocurre con *Chubutherium*, otro género basal, supuestamente del Colhuehuapense (Mioceno) de Argentina. La posición de este taxón ha cambiado

varias veces e incluso no se sabe con certeza su procedencia estratigráfica (ver Scillato-Yané, 1977; McDonald, 1987; McDonald y De Iullis, 2008).

El siguiente registro corresponde al «Friasense» (Mioceno Medio). Se conocen dos especies para esta edad: *Neonematherium flabellatum* (McDonald, 1987) y *Sibylotherium guenguelianum* (Scillato-Yané y Carlini, 1998; Miño Boilini, 2012). La primera se conoce en base a un fragmento anterior de cráneo de la Provincia de Santa Cruz (Argentina). Según McDonald (1987) el registro de *Neonematherium* de la fauna La Venta (Colombia) (Hirschfeld, 1985) no es válido ya que no corresponde a un esclidoterino. Más tarde, McDonald lista el género *Neonematherium* para Colombia (McDonald, 1997). En cuanto al segundo taxón, los autores lo ubican como esclidoterino por sus afinidades morfológicas con *Neonematherium* (Scillato-Yané y Carlini, 1998). Miño Boilini (2012) la considera la especie de Scelidotheriinae mejor representada en el Mioceno Medio Superior de Argentina.

*Proscelidodon* es el único género representado en el lapso Huayqueriense-Chapadmalalense. Se registran numerosos restos en los pisos/edades Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense de Argentina y en el Chapadmalalense de Bolivia (Anaya y MacFadden, 1995). Por el momento se han referido 4 especies: *P. patrius*, *P. rothi*, *P. gracillimus* y *P. almagroi* (McDonald, 1987, Miño Boilini, 2012), aunque algunas de ellas se conocen a partir de materiales muy fragmentarios. La especie mejor conocida del género, *P. patrius*, se restringe al Montehermosense de la Provincia de Buenos Aires. A partir de este trabajo se confirmó su presencia también en Uruguay (ver capítulo 4).

En el Chapadmalalense se tiene el registro más antiguo de *Scelidotherium*: *Scelidotherium parodii* (la combinación correcta debería ser *Scelidotherium copei*, por ser el sinónimo *senior*) (= *Scelidotheridium parodii sensu* Miño Boilini, 2012). Este mismo autor valida a *S. bravardi* (Miño Boilini y Carlini, 2009), exclusiva del Ensenadense de las Provincias de Buenos Aires y San Luis. A partir del Ensenadense —y hasta el Lujanense— también se registra *Catonyx tarijensis* en sedimentos de Bolivia, Argentina y Uruguay.

En el lapso Bonaerense-Lujanense (incluso con un registro en el Platense —fechado en  $7550 \pm 60$  años AP— *sensu* Cruz et al., 2010) *Scelidotherium leptcephalum* se registra con mucha frecuencia en la región pampeana y en algunas provincias norteañas de Argentina. Cabe mencionar que el género *Scelidotherium* ha sido citado también en Brasil, Paraguay y Uruguay (Bombin, 1976; Carlini y Tonni, 2000; Corona y Perea, 2010). En Brasil y Paraguay la asignación ha resultado dudosa y el repositorio de los materiales no se conoce. Por el momento el único registro confirmado de *Scelidotherium* fuera

del territorio argentino es el de Uruguay (*Scelidotherium leptocephalum* y *Scelidotherium* sp., ver Corona y Perea, 2010 y capítulo 4 de este trabajo). Para el Lujanense se conocen, además, varios ejemplares de *Catonyx chiliensis* (en Chile, Ecuador, Perú, Bolivia y Argentina) y de *Catonyx cuvieri* (en Brasil y Uruguay). Recientemente, Cartelle *et al.* (2009) han revalidado el género *Valgipes* y confirmado la presencia de *V. bucklandi*, representado por varios esqueletos parciales, en el Pleistoceno Tardío del nordeste de Brasil.

Época	Piso/Edad	Argentina	Bolivia	Cbia.	Pgy.	Chi/Ec/Perú	Brasil	Uruguay
R								
HOLOCENO	Platense							
	Lujanense							
PLEISTOCENO	Bonaerense							
	Ensenadense							
PLIOCENO	Marplatense Chapadmalalense Montehermosense							
	Mioceno							
	Huayqueriense "Friasense" Santacrucense							

Figura 1.6. Distribución cronológica y geográfica de Scelidotheriinae. Basada en Cartelle *et al.* (2009), Cruz *et al.*, (2010); Corona y Perea (2010), Corona *et al.* (2011) Miño Boilini (2012) y este trabajo. La línea temporal no está a escala. Los signos de interrogación corresponden a procedencias estratigráficas dudosas. Abreviaturas: R (Reciente), Cbia. (Colombia), Pgy. (Paraguay), Ch (Chile), Ec (Ecuador).

### 1.3 Los Scelidotheriinae en Uruguay: reseña y planteo del problema

Los esclidoterinos han sido tradicionalmente considerados un grupo relativamente poco frecuente en el registro fósil de Uruguay, sobre todo en comparación con la buena representación que tienen otros xenartros, como perezosos milodontinos y gliptodontes. Además, hasta la fecha, su estudio nunca había sido abordado exhaustivamente. Existen dos trabajos de síntesis previos (Mones y Francis, 1973; Perea, 1998) donde se da cuenta de esta situación: los registros son bastante raros y fragmentarios y, en muchos casos, los materiales no tienen procedencia estratigráfica certera y/o permanecen extraviados.

Existe una serie de trabajos recopilados por Mones y Francis (1973) que indican la presencia de *Scelidotherium* en Uruguay. Las publicaciones al respecto se limitaban a meros listados o menciones, sin profundizar en descripciones o en estudios sistemáticos comparativos. La mayoría de los restos que fueron oportunamente mencionados como *Scelidotherium* en realidad pertenecen a otro género o incluso no tienen valor diagnóstico por debajo del nivel de subfamilia.

Además del género *Scelidotherium*, Kraglievich (1928) menciona el hallazgo de unas vértebras de *Scelidodon* en el Departamento de Colonia (Punta Chaparro). Por el momento, no se conoce el repositorio de estos materiales. Kraglievich (1932) funda la especie *Scelidodon corderoi* a partir de un fragmento distal de fémur (MPAB 2188) colectado en el Departamento de San José (San Gregorio), especie a la que posiblemente también pertenecía (según este autor) un astrágalo hallado rodado en la Bahía de Colonia (MNHN 1328). En 1976, Roselli describe un fragmento de rama mandibular (MMLR 302) hallado en el Arroyo Arenal Chico, Departamento de Soriano. El material es de gran tamaño, aunque fragmentario, y es asignado con dudas por Roselli a *Scelidodon* sp., indicando que se trataría del primer registro Lujanense del género en Sudamérica.

Los restos recopilados y analizados por Perea (1998) en el marco de su tesis, incluyen un espécimen de *Catonyx tarijensis* (FC-DPV 805) estudiado particularmente más tarde por McDonald y Perea (2002); dos fragmentos mandibulares (el ya descrito por Roselli y uno novedoso hallado en el Arroyo Malo, Tacuarembó-MGT 717); y un fragmento de paladar procedente del Departamento de Paysandú (FC-DPV 2427).

McDonald y Perea (2002) describen materiales craneomandibulares y parte de postcráneo de un ejemplar de *Catonyx tarijensis* proveniente de la Formación Raigón (Miembro San José, *sensu* Bossi *et al.*, 2009). Se trataba hasta ese momento de los restos más completos del grupo para Uruguay, los



cuales tenían además importante connotación bioestratigráfica ya que *Catonyx tarijensis* (= *Scelidodon capellini*) era fósil guía del Ensenadense (*sensu* Cione y Tonni, 2005). Actualmente, los últimos hallazgos de este taxón en Argentina, Bolivia y Uruguay han extendido su biocrón hasta el Lujanense (Miño Boilini, 2012).

Además de las menciones previas, existían restos de esclidoterinos en colecciones de Uruguay que no habían sido descritos ni mencionados en la bibliografía precedente, siendo algunos de ellos fruto de colectas muy recientes. En suma, hasta la fecha, el conocimiento acerca de este grupo de xenartros en nuestro país es superficial, justificándose su abordaje profundo.

## **1.4 Objetivos**

### **1.4.1 Objetivo general**

El objetivo general de este trabajo es abordar el estudio sistemático de los Scelidotheriinae de Uruguay —contextualizándolo estratigráfica y cronológicamente—, proponer una filogenia de la subfamilia con la inclusión de los fósiles de Uruguay y contrastar esa filogenia con otras clasificaciones, incluso algunas basadas en datos numéricos.

De forma general, se apunta a resolver varias interrogantes: cuestiones vinculadas a la filogenia del grupo, sus relaciones intrínsecas y su ubicación dentro de Mylodontidae; los principales procesos biogeográficos que dan cuenta de la diversidad que se observa en el registro fósil de Uruguay y que lo diferencian del de Argentina y Brasil; la cronoestratigrafía de depósitos cenozoicos de Uruguay y sus posibles implicancias en la cronoestratigrafía regional.

### **1.4.2 Objetivos específicos**

1. Determinar la pertenencia de los materiales de Scelidotheriinae depositados en colecciones de Uruguay a diferentes categorías dentro de la subfamilia.
2. Describir y nominar los ejemplares de Uruguay que permanecen inéditos, así como también los eventuales nuevos hallazgos.

3. Determinar la procedencia estratigráfica, a partir del control riguroso de todos los especímenes para los que sea factible.
4. Proponer una filogenia de Scelidotheriinae con la inclusión de los fósiles de Uruguay.
5. Contrastar las hipótesis filogenéticas con las clasificaciones generadas a partir de datos morfológicos cuantitativos.
6. Delinear posibles procesos biogeográficos de fondo, determinantes de la diversidad de Scelidotheriinae de Uruguay.
7. Obtener edades numéricas ( $^{14}\text{C}$  y OSL) en base a restos de Scelidotheriinae y a muestras sedimentológicas, respectivamente.

## CAPÍTULO 2

### MATERIALES Y METODOLOGÍA

#### **2.1 Relevamiento de datos en colecciones**

Se revisaron las principales colecciones paleontológicas —institucionales y particulares— del país, de las cuales se conocía que contaban con materiales de Scelidotheriinae. Este relevamiento permitió acceder a materiales que *a priori* no estaban asignados al grupo de interés, los cuales se reclasificaron y también se estudiaron. Los restos óseos de Scelidotheriinae de Uruguay estudiados incluyen 30 piezas de cráneo y postcráneo que fueron fotografiados con cámara digital *Nikon Coolpix P300* y medidos con calibre digital *Schwyz SC111001* y cinta métrica. En las figuras 2.1 a 2.4 se muestran las principales variables medidas. Muchas de las variables craneanas se utilizaron posteriormente en los análisis estadísticos. En varios casos (claramente explicitados cuando corresponda) se tomaron medidas adicionales. Se complementó el relevamiento con la información asociada a cada ejemplar, disponible en el catálogo correspondiente (cuando se tuvo acceso a este). Cada uno de los especímenes se describió anatómicamente y se analizó sistemáticamente. Para la nomenclatura abierta se siguió a Bengtson (1988). Con fines comparativos se consultaron colecciones de Argentina (Buenos Aires, La Plata y Mar del Plata).

##### **2.1.1 Colecciones consultadas**

AS: Colección particular Andrés Sánchez, San Ramón.

FC-DPV: Colección Paleontológica Facultad de Ciencias, Montevideo.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Buenos Aires.

MAMC: Museo Arqueológico Municipal de Canelones, Canelones.

MDF: Museo Departamental de Flores, Trinidad.

MG: Colección particular Martín Ghizzoni, Salto.

MGT: Museo de Geociencias, Tacuarembó.

MLP: Museo Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

MMC: Museo Municipal «Dr. Bautista Rebbufo», Colonia.

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales «Lorenzo Scaglia», Mar del Plata.

MMLR: Museo Municipal «Profesor Lucas Roselli», Nueva Palmira.

MNHNU: Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo.

MPAB: Museo Paleontológico «Alejandro Berro», Mercedes.

MPAC: Museo Paleontológico «Armando Calcaterra», Colonia.

### 2.1.2 Materiales comparativos relevados

Nº colección	Material	Taxón
MACN 5108	cráneo casi completo	<i>Scelidotherium parodii</i> (tipo)
MACN 9616	cráneo parcial	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MACN 9625	cráneo parcial	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MACN s/n	cráneo parcial	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MMP 549-S	cráneo y mandíbula completos	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MMP 4220	cráneo y mandíbula completos	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MMP 9-S	cráneo completo	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MMP s/n	cráneo completo	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MLP 3-402	cráneo completo	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MLP 3-407	Cráneo parcial	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
3-420	mandíbula	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
3-456	mandíbula	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MLP 3-671	cráneo	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MLP 3-404	cráneo	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MLP 3-409	cráneo	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MLP 3-411	cráneo y mandíbula	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MLP 35-III-1-1	cráneo	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>
MLP s/n	esqueleto en exhibición	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>

MACN s/n	esqueleto en exhibición	<i>Scelidotherium leptcephalum</i>
MLP 76-IV-27-1	mandíbula incompleta	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 3-414	Cráneo incompleto	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP s/n	Cráneo incompleto	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 3-470	Cráneo incompleto	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 3-419	Cráneo incompleto	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 3-434	mandíbula incompleta	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 35-III-1-1	cráneo parcial	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 3-408	cráneo parcial	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 3-456	cráneo parcial	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 405	cráneo parcial	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP en vitrina	cráneo	<i>Scelidotherium</i> sp.
MLP 412	cráneo parcial	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 8678	cráneo y mandíbula	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 18118	cráneo y mandíbula	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 9625	cráneo parcial	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 7038	cráneo y mandíbula incompletos	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 7036	cráneo y mandíbula incompletos	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 5001	cráneo	<i>Scelidotherium carlesi</i>
MACN 994	cráneo muy reconstruido	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MACN 995	cráneo y hemimandíbula izquierda	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MLP 3-403	fragmento hemimandíbula izquierda	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MLP 3-427	fragmento hemimandíbula izquierda	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MACN 205	cráneo parcial	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MMP1266	cráneo y mandíbula completos	<i>Scelidodon capellini</i>
MMP 1267-M	cráneo	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MMP 3989-M	cráneo	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MLP 3-428	fragmento hemimandíbula izquierda	<i>Scelidodon capellini</i>

MLP 3-434	fragmento mandíbula	<i>Scelidodon capellini</i>
MMP 1143	fragmento hemimandíbula izquierda	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MLP 3-427	fragmento de mandíbula	<i>Scelidodon capellini</i>
MMP 157-S	cráneo	<i>Scelidotherium bravardi</i>
MMP 1267-M	cráneo	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MMP 3989-M	cráneo	<i>Scelidodon tarijensis</i>
MACN 1158	fragmento de paladar	<i>Scelidodon copei</i> (tipo)
MACN 60	húmero algo reconstruido	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 59	húmero	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 2326	húmero	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 7047	húmero	<i>Scelidodon</i> sp.
MACN 7014	húmero juvenil	<i>Scelidotherium bravardi</i>
MACN 7064	fémur	<i>Scelidodon</i> sp.
MACN 7064(2)	fémur	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 13562	fémur	<i>Scelidotherium</i> sp.
MACN 13567	fémur	<i>Scelidodon</i> sp.
MACN 6400	húmero juvenil	<i>Scelidotherium</i> sp.

### 2.1.3 Variables medidas en los ejemplares estudiados

#### Cráneo:

1. LCB: Longitud cóndilobasal. Longitud desde el borde anterior de los premaxilares hasta el borde posterior de los cóndilos occipitales. En caso de piezas incompletas se utilizó la «longitud total» (LT), que se refiere a la longitud total de la porción real efectivamente preservada del material [vale aclarar que la LT no fue utilizada en los análisis estadísticos].

2. LD: Longitud serie dentaria. Longitud desde el borde anterior del primer molariforme (M1/m1) hasta el borde posterior del último molariforme (M5/m4).

3. LM: Longitud molariforme.

4. AM: Ancho máximo molariforme.
5. APM1/M3/M5: Ancho palatal a nivel del molariforme 1, 3 o 5.
6. LPMXM1: Longitud desde borde anterior del premaxilar hasta el borde anterior del M1.
7. LMXM1: Longitud desde borde anterior del maxilar hasta el borde anterior del M1.
8. LM1COCC: Longitud desde borde anterior del M1 hasta el borde posterior del cóndilo occipital.
9. LM5COCC: Longitud desde el borde posterior del M5 hasta el borde posterior del cóndilo occipital.
10. LFOSTEMP: Longitud de la fosa temporal. Longitud desde el proceso postorbital hasta el borde anterior de la cresta occipital.
11. LPAL: Longitud del paladar. Longitud entre la escotadura maxilar anterior y posterior a través de la línea media del paladar.
12. AFORINFR: Ancho del cráneo entre forámenes infraorbitarios.
13. ACOCC: Ancho del cráneo entre cóndilos occipitales.
14. AAPMAST: Ancho del cráneo entre apófisis mastoides.
15. AFOSTEMP: Ancho del cráneo a nivel del borde posterior de la fosa temporal.
16. ACRESTEMP: Distancia entre las crestas temporales a nivel de la sutura frontoparietal.
17. ALTMÁX: Altura máxima del occiput desde el borde inferior de los cóndilos occipitales.
18. ANGULPAL: Ángulo (en grados) entre la región predental y la dental del paladar.

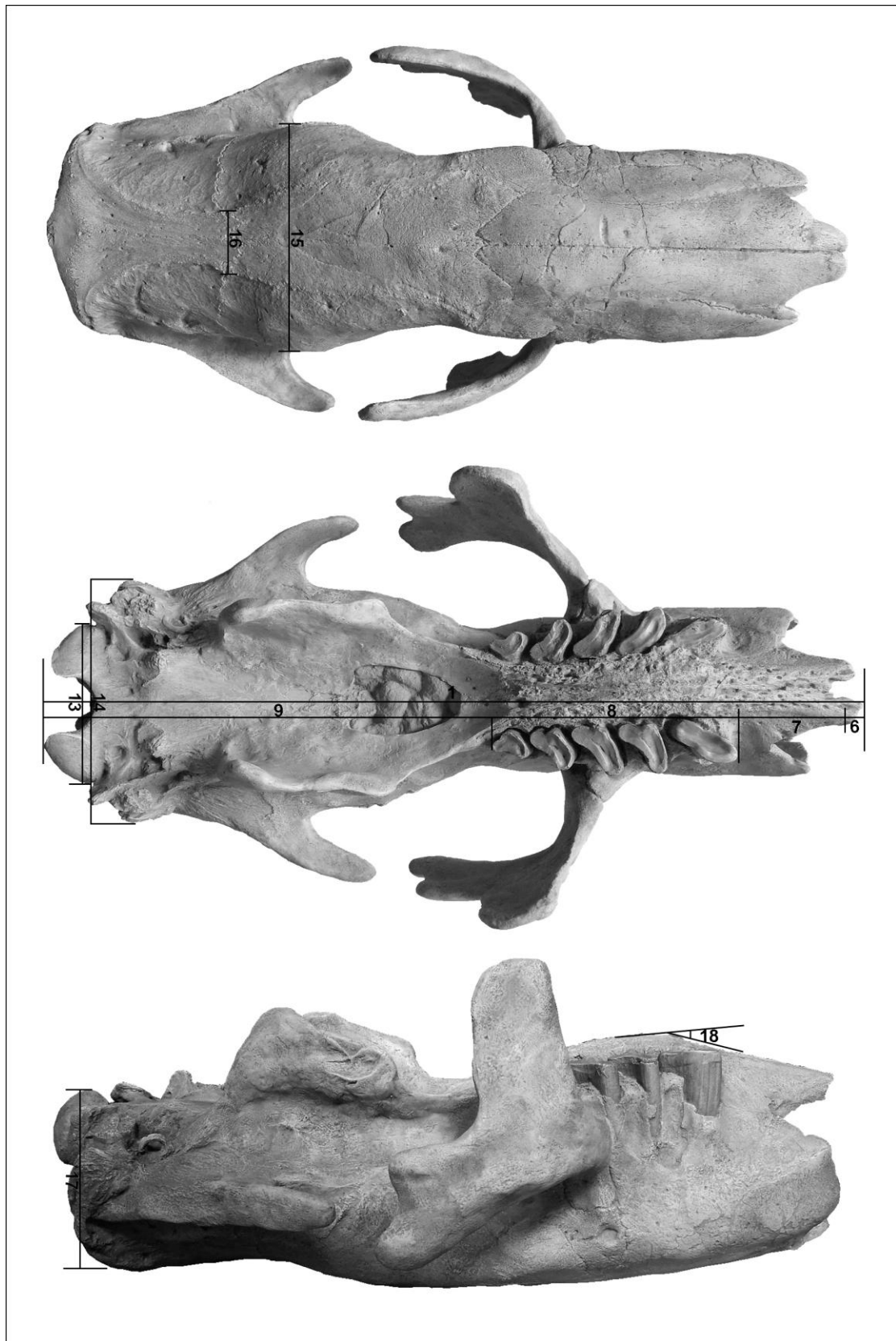


Figura 2.1. Variables medidas en el cráneo.



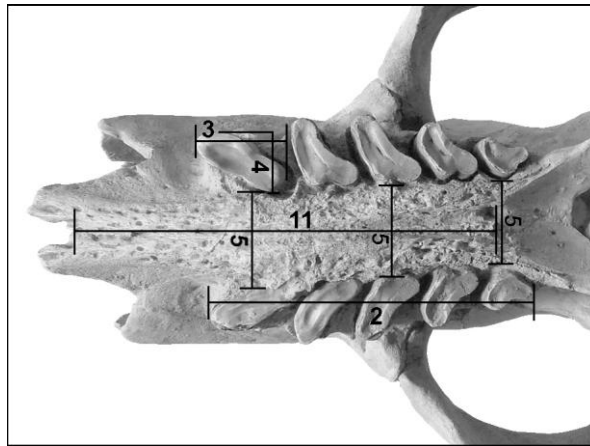


Figura 2.2. Variables medidas en el paladar.

Mandíbula:

19. LTm: Longitud total. Longitud desde el borde anterior de la sínfisis hasta el borde posterior del cóndilo.
20. LPREDENT: Longitud predentaria. Longitud desde el borde anterior de la sínfisis hasta el borde anterior de m1.
21. Lm: Longitud molariforme.
22. Am: Ancho máximo molariforme.
23. Ld: Longitud de la serie dentaria.
24. ALTm3: Altura mandibular a nivel del m3.
25. ANGSINF: Ángulo de la sínfisis respecto al plano oclusal.

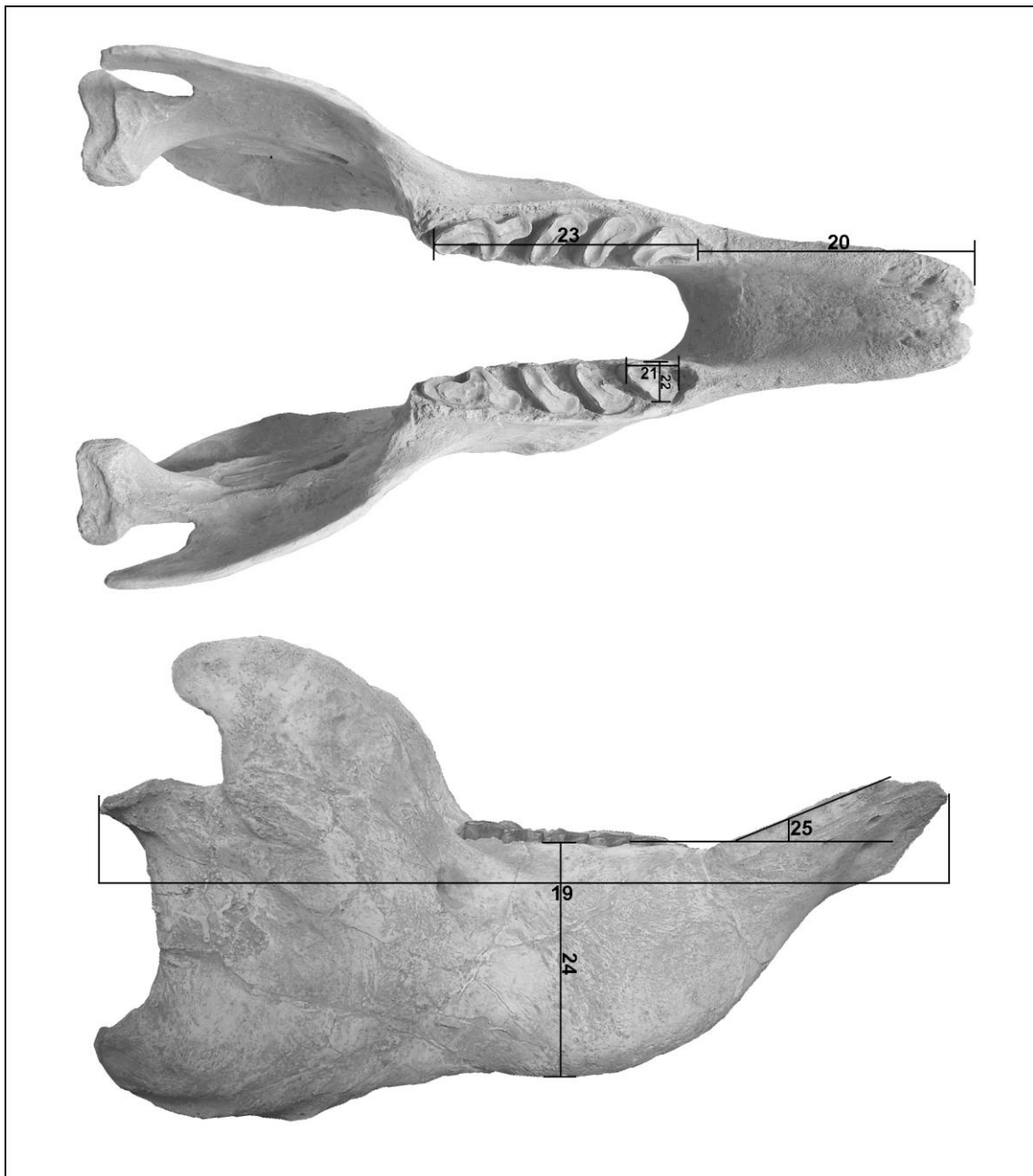


Figura 2.3. Variables medidas en la mandíbula.

Húmero:

26. LTh: Largo total.

27. AMp: Ancho máximo a nivel de la epífisis proximal.

28. AMm: Ancho máximo a nivel medio de la diáfisis.

29. AMd: Ancho máximo a nivel de la epífisis distal.

Fémur:

30. LTf: Largo total.

31. AMp: Ancho máximo a nivel de la epífisis proximal.

32. AMm: Ancho máximo a nivel medio de la diáfisis.

33. AMd: Ancho máximo a nivel de la epífisis distal.

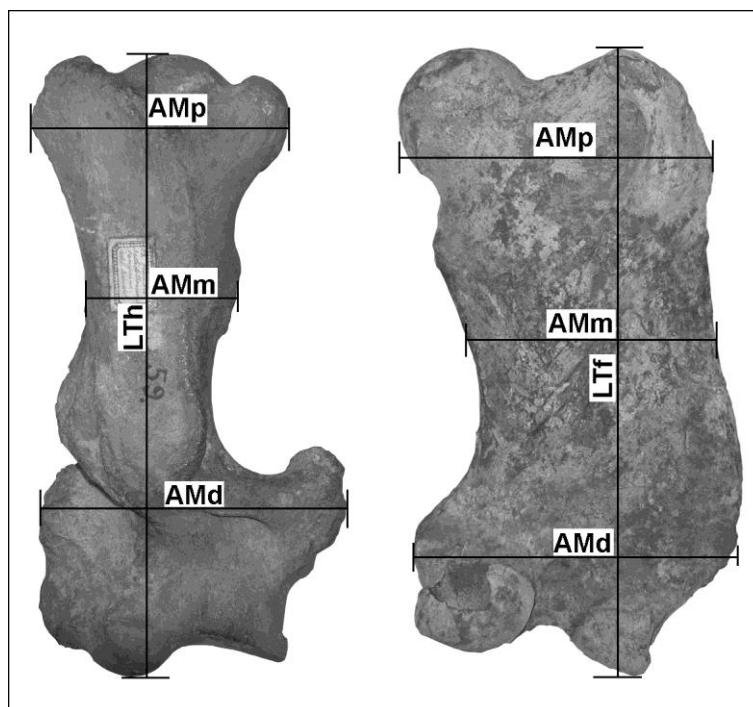


Figura 2.4. Variables medidas en húmero (izquierda) y fémur (derecha).

## 2.2 Trabajos de campo

Se realizaron campañas de prospección en unidades y localidades potencialmente portadoras de esclidoterinos y, siempre que fue posible, se visitaron los lugares de colecta de los especímenes de colección estudiados. En cada localidad visitada se registraron todos los datos de rigor: estratigráficos, sedimentológicos, tafonómicos, entre otros, y se tomaron fotografías.

## 2.3 Análisis de laboratorio

Se colectaron y fraccionaron muestras sedimentológicas para datación por OSL (*Optically stimulated luminescence*), siguiendo los protocolos correspondientes y posteriormente se analizaron en el Luminescence Dating Research Laboratory, University of Illinois, Chicago. También se tomaron muestras óseas para datar por  $^{14}\text{C}$ -AMS en el Accelerator Mass Spectrometry Laboratory, Arizona.

## 2.4 Análisis estadísticos

Con el fin de trabajar con una muestra lo más grande posible, la información recabada de los materiales craneanos de Uruguay fue incorporada a la base de datos generada por McDonald (1987). Se realizó un análisis discriminante de tipo *forward stepwise* a partir de una matriz de 48 ejemplares y 12 caracteres craneanos (variables). Los datos faltantes fueron sustituidos por la media aritmética, que se calculó a partir de los casos válidos en cada variable. Este procedimiento es válido ya que el programa no puede computar datos faltantes y el desvío estándar de cada variable no es muy grande. De ninguna manera este procedimiento sesga los resultados. Dado que la matriz original incluía variables en diferentes unidades —medidas métricas y ángulos—, se realizó una transformación *log* de los datos previo a realizar el análisis (Sneath y Sokal, 1973). El propósito del análisis discriminante es encontrar una combinación lineal de las variables independientes que permitan una mejor diferenciación de los grupos estudiados (los géneros *Proscelidodon*, *Catonyx* y *Scelidotherium*, en este caso). El análisis permite determinar las variables que son útiles para diferenciar a los grupos y cuántas de ellas son necesarias para obtener la mejor clasificación posible. Se realizó un análisis canónico para representar espacialmente la variabilidad de los grupos definidos por el análisis discriminante. El análisis canónico permite estudiar la estructura de varios grupos de individuos con respecto a un conjunto de variables observadas. Finalmente, se calcularon algunos

estadísticos básicos (Sokal y Rohlf, 1979; Caballero, 1975): media, mediana, mínimo, máximo, y desvío estándar para cada una de las variables que intervinieron en la previa discriminación de los grupos. Todos los test y análisis estadísticos se llevaron a cabo en el programa STATISTICA (Statsoft).

## 2.5 Análisis filogenéticos

Para la realización de estos análisis se tomó como base la matriz de McDonald y Perea (2002) de 10 taxones y 27 caracteres. En ella se incorporaron los materiales uruguayos más completos del grupo en estudio y la especie *Valgipes bucklandi*, ya incluida por Cartelle *et al.* (2009). En base a la información aportada por los fósiles de Uruguay y a la inspección detallada de algunos otros especímenes, algunos caracteres fueron recodificados, generando así una nueva matriz. Para la edición y el tratamiento de los datos filogenéticos se utilizaron los programas Mesquite (Maddison y Maddison, 2010) y TNT (Goloboff *et al.*, 2008). El objetivo primario de los análisis fue elegir el mejor o los mejores árboles posibles que relacionen a estos taxones. Algunos de los procedimientos realizados para llevarlo a cabo fueron: búsqueda exhaustiva con 1000 réplicas; enraizamiento por el criterio del grupo externo (*Nematherium*); obtención de árboles de consenso y de mayorías; cálculo de índices de consistencia (CI), retención (RI) y de Bremer; poda de taxones inestables; árboles de consenso reducido; mapeo de sinapomorfías para cada nodo.

### 2.5.1 Caracteres y codificación

1. Caja craneana abultada (0), no abultada (1). Figura 2.5.
2. Frontales abultados (0), no abultados (1). Figura 2.5.
3. Procesos laterales de los nasales: se extienden hasta el borde anterior del maxilar (0), se extienden más anteriormente (1). Figura 2.5.
- 4-5. Sutura entre maxilar y palatinos entre M3 y M4 (0,0), entre M4 y M5 (0,1), a nivel de M4 (1,1). Figura 2.6.
- 6-7. Surcos palatinos ausentes (0,0), leves (0,1), presentes (1,1). Figura 2.6.

8-9. Curvatura palatal ausente (0,0), suave (0,1), bien desarrollada (1,1). Figura 2.5.

10. Crestas temporales paralelas manteniendo una distancia uniforme a lo largo de toda su longitud (0), divergen o convergen no siendo paralelas (1). Figura 2.5.

11. Porción predentaria del paladar de menor longitud que la serie dentaria (0), más larga que la serie dentaria (1). Figura 2.6.

12. Cresta medial en el basiesfenoides ausente (0), presente (1). Figura 2.6.

13. Proceso paraoccipital y apófisis mastoides separados por una depresión (0), depresión rellena por hueso (1). Figura 2.6.

14. Quilla en la sínfisis mandibular presente (0), ausente (1). Figura 2.7.

15-16. Surco en la quilla de la sínfisis mandibular ausente (0,0), suave (0,1), profundo (1,1).

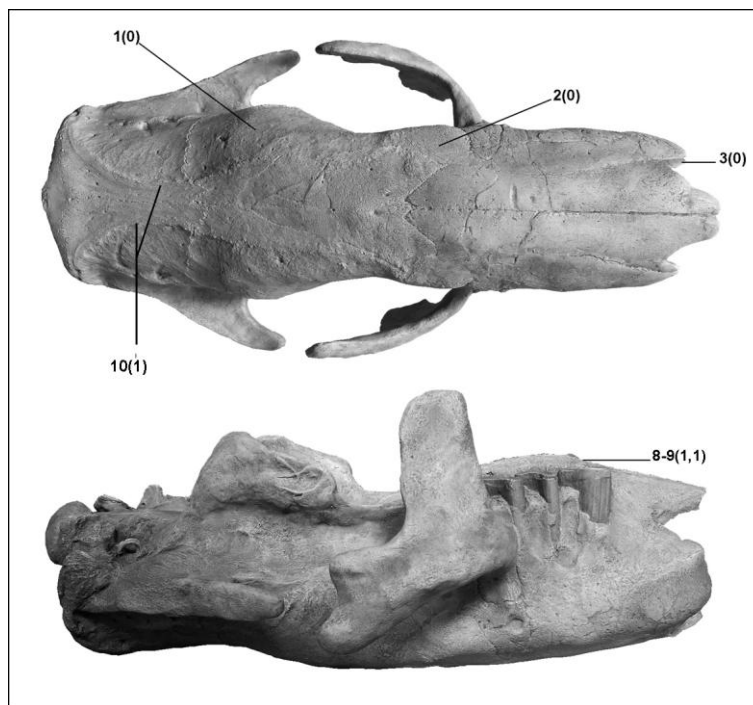


Figura 2.5. Cráneo de *Catonyx tarijensis* mostrando los caracteres 1, 2, 3, 8, 9 y 10 y su codificación.

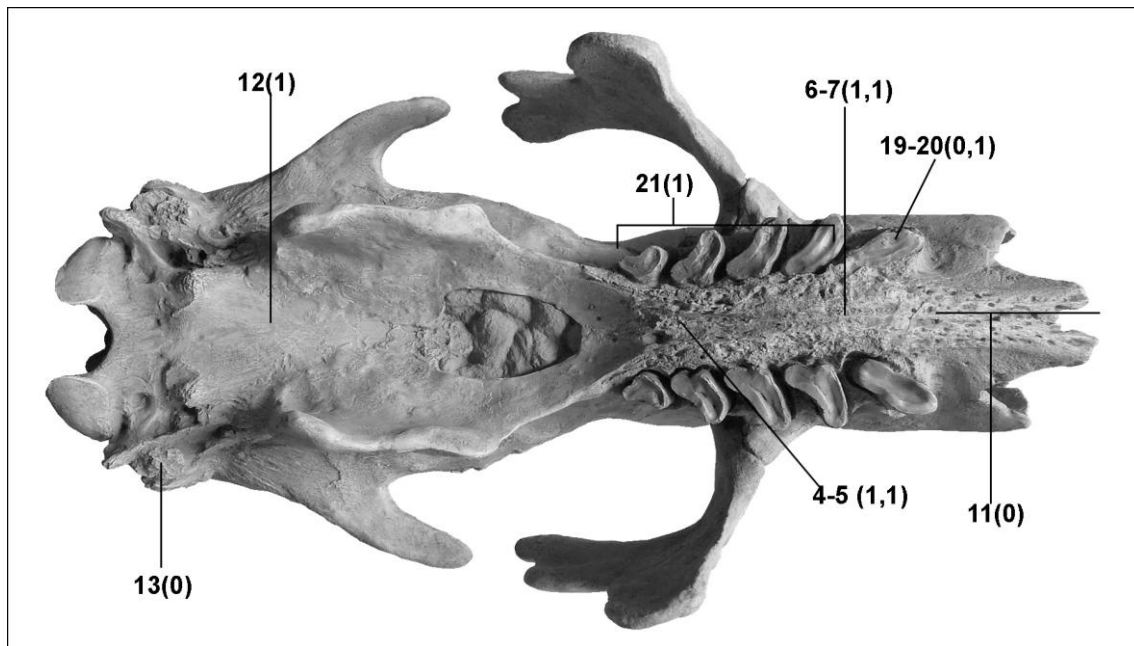


Figura 2.6. Cráneo de *Catonyx tarijensis* mostrando los caracteres 4, 5, 6, 7, 11, 12, 13, 19, 20 y 21 y su codificación.

17. Sínfisis mandibular recurvada hacia arriba (0), no recurvada (1). Figura 2.7.
18. Cóndilo mandibular por encima del nivel de los dientes (0), no (1). Figura 2.7.
19. Forma del M1: oval (0), subtriangular (1). Figura 2.7.
20. Eje del M1 curvado (0), recto (1). Figura 2.6.
21. Forma de M2-M5: subtriangular (0), subelíptica (1). Figura 2.6.
22. Forma de m1: suboval (0), elongada (1). Figura 2.7.
23. Superficie oclusal de los dientes con una cresta transversal (0), plana (1). Figura 2.7.

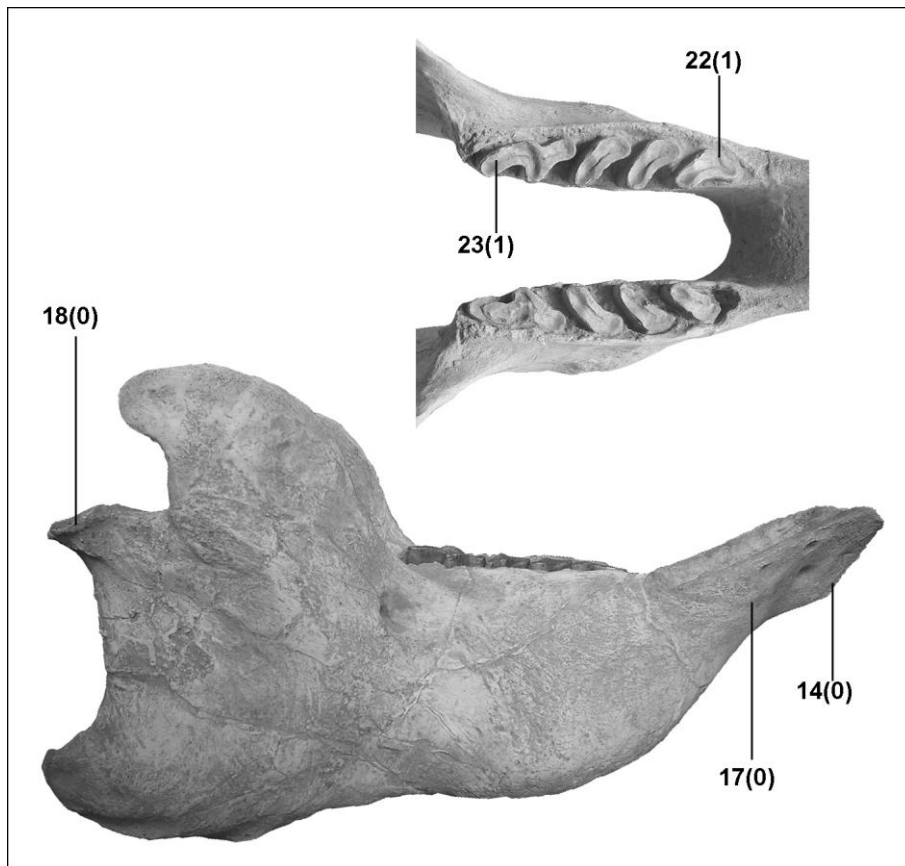


Figura 2.7. Mandíbula de *Catonyx tarijensis* mostrando los caracteres 14, 17, 18, 22 y 23 y su codificación.

24. Primera y segunda falange del tercer dígito separadas (0), fusionadas (1). Figura 2.8.
25. Húmero con foramen entepicondiloideo (0), sin foramen (1). Figura 2.8.
26. Falange ungueal en el primer dígito de la mano presente (0), ausente (1). Figura 2.8.
27. Quinto metacarpal y unciforme en contacto (0), no contactando (1). Figura 2.8.



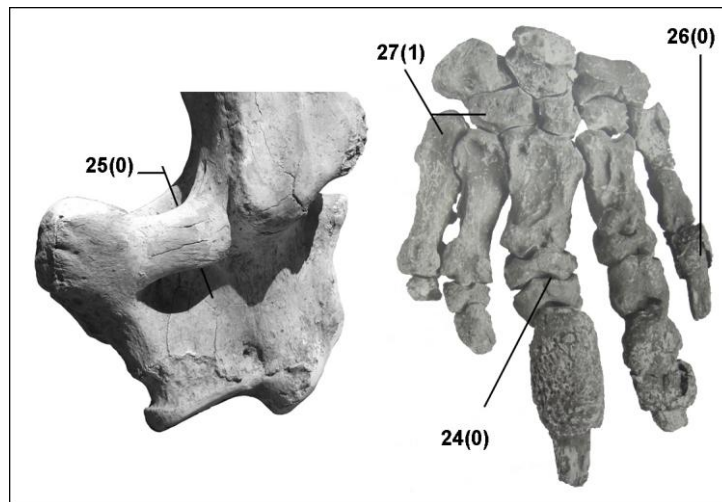


Figura 2.8. Húmero y mano de *Catonyx* sp. mostrando los caracteres 24 al 27 y su codificación.

### CAPÍTULO 3

#### CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO

En este capítulo se describen las unidades litoestratigráficas que han aportado esclidoterinos, destacando su contenido fosilífero, ambientes de depositación y cronología. En base a los datos disponibles en los catálogos asociados a los fósiles estudiados, fue posible acceder, en la gran mayoría de los casos, a los lugares de antiguas colectas. La inspección directa de los afloramientos permitió verificar o ajustar con mayor rigor la procedencia de los materiales. En otros casos, esto no fue posible dado que las condiciones actuales del terreno no permitieron el acceso a algunos sitios. No obstante, en base a la geología del área en cuestión, algunos depósitos fueron asignados a unidades litoestratigráficas en forma tentativa. En algunos casos —indicados específicamente— fue posible obtener edades numéricas OSL para los depósitos estudiados.

La presente revisión permitió constatar que las unidades litoestratigráficas de Uruguay portadoras de restos de Scelidotheriinae son las formaciones Raigón (Plioceno-Pleistoceno), Sopas y Dolores (ambas de edad Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano). A continuación se describe cada una de las unidades portadoras, haciendo especial referencia a las localidades relevadas en este trabajo de tesis (figura 3.1). En la citada figura no se indican las unidades litoestratigráficas ya que buena parte de estas, sobre todo los depósitos cuaternarios, y en particular los del norte de Uruguay (Formación Sopas *s.l.*), no se han incluido en la cartografía de Uruguay 1:500.000. Si bien existe información parcial para algunos sectores (e.g. Hoja Salto 1:100.000), estos se refieren como depósitos «modernos» o «recientes» y únicamente están mapeados siguiendo algunos cursos de agua.

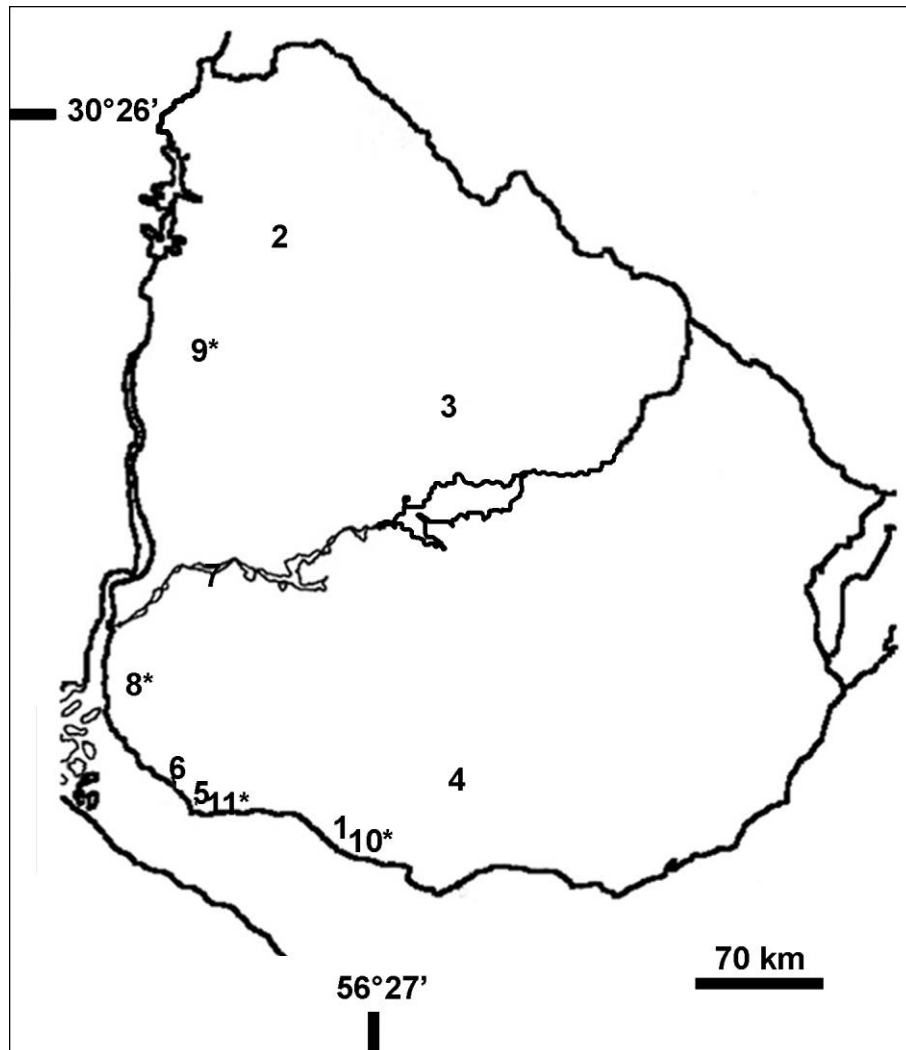


Figura 3.1. Mapa de Uruguay señalando las localidades donde se han recuperado restos de esclidoterinos. 1, Puerto Arazatí; 2, Arroyo Sopas; 3, Arroyo Malo; 4, Arroyo Aparicio; 5, Arroyo El Caño; 6, Arroyo Chileno; 7, Cañada Denis-Arroyo Perico Flaco e inmediaciones; 8, Arroyo Arenal Chico; 9, Río Queguay; 10, Punta de San Gregorio y Departamento de San José en general; 11, Bahía de Colonia. (\*: localidades para las cuales la procedencia estratigráfica es dudosa o desconocida).

### 3.1 Formación Raigón

La Formación Raigón corresponde a lo que Francis y Mones (1965) denominaron Formación San José. También corresponde en parte a los «depósitos de Arazatí» (Caorsi y Goñi, 1958). Esta unidad aflora en el Sudoeste de Uruguay, en el Departamento de San José, sobreponiéndose a la Formación Camacho. Incluye areniscas de granulometría variable, color blanco amarillento, con lentes y niveles de arcillas verdes y conglomerados. Es común observar la presencia de concreciones calcáreas. Las

características litofaciológicas permiten proponer una depositación en ambiente de tipo transicional y continental fluvial (Perea y Martínez, 2004).

De acuerdo a la propuesta estratigráfica más reciente (Bossi *et al.*, 2009), la Formación Raigón está compuesta por 2 Miembros: el inferior y más fosilífero, San José, y el superior con escaso contenido de fósiles, San Bautista. El Miembro San José (con hasta 12 m de espesor) se caracteriza por la presencia de areniscas gris-verdosas y conglomerados en la base, pasando a areniscas arcillosas con carbonatos intercalados y loess en el tope. Por su parte, el Miembro San Bautista está constituido por loess de coloración parda-anaranjada con presencia de limo (40%), arcilla (40%) y arena (20%). Estas litologías fueron incluidas por Goso y Bossi (1966) en la definición de la Formación Libertad.

En las playas aledañas a las barrancas costeras del Río de la Plata se han recuperado varios fósiles removidos. Éstos podrían corresponder a cualquiera de las dos unidades que afloran en la costa en esa región: la Formación Raigón o la Formación Camacho (Mioceno Tardío). En algunos casos es posible asignarlos de forma tentativa a alguna de ellas en base a atributos como la forma en que están preservados, el color y la presencia de sedimento adherido. Sin embargo, estas conjeturas resultan débiles y no pueden considerarse confiables.

De todas formas, se han colectado fósiles *in situ* en la Formación Raigón que incluyen taxa tanto marinos como terrestres. La lista actualizada de estos puede verse en Perea *et al.* (2011). En base al análisis de esta fauna, Perea (1998), Ubilla y Perea (1999) y McDonald y Perea (2002), propusieron la presencia del Piso/Edad Ensenadense (Plioceno Tardío-Pleistoceno Medio Temprano) en la Formación Raigón. Hasta hace poco, el esclidoterino *Catonyx tarijensis* (= *Scelidodon capellini*) era uno de los fósiles de esta unidad que apoyaba esta hipótesis, ya que según Cione y Tonni (1995, 2005) esta especie era fósil guía del Ensenadense. De acuerdo a los últimos datos aportados por Miño-Boilini y Carlini (2009), Miño-Boilini (2012) y el presente trabajo, se ha reportado la presencia de este taxón en el Bonaerense y en el Lujanense de Argentina, Bolivia y Uruguay. Los restos del gliptodonte *Plaxhaplous*, descritos por Rinderknecht (1999), también indican una edad pleistocena para la Formación Raigón, al igual que *Glyptodon*, *Doedicurus*, *Palaeolama* y *?Toxodon* (Ubilla *et al.*, 2011).

Existen otros fósiles que son endémicos de esta unidad, o son claramente pliocénicos. Entre los primeros están *Pronothrotherium figueirasi*, *Josephoartigasia monesi*, *Cardiatherium talicei* y *Castellanosia*, a partir de los cuales pueden establecerse muy limitadas correlaciones. Por su parte, el toxodóntido *Trigodon aff. gaudryi* apoya la idea de una edad pliocénica para la Formación Raigón,

siendo característico del Piso Montehermosense. Además, Toriño y Rinderknecht (2005) describieron una placa de Panochthini (*Nopachthus cabrerai sensu* Martín Zamorano, 2012 *com. pers.*), hallada rodada en el Balneario Kiyú. Nuevos materiales de este taxón sustentan la hipótesis, una vez más, de la presencia del piso Montehermosense en la Formación Raigón. En esta tesis fue posible determinar que el material tipo de *Scelidodon corderoi* colectado rodado en Punta de San Gregorio corresponde muy probablemente a la especie *Proscelidodon patrius*, del Montehermosense de la Provincia de Buenos Aires. Por lo tanto, a la luz de los nuevos datos, cada vez existen más argumentos a favor de que estos depósitos reflejan también una edad pliocénica y de que, probablemente, estos estratos que suprayacen a la Formación Camacho representen un rango temporal mayor que el que se creía. Por otra parte, las edades numéricas (OSL) disponibles para sedimentos del Miembro San José son bastante modernas: 218.000 y 100.000 años (Ubilla *et al.*, 2011).

### 3.1.1 Puerto Arazatí

En esta localidad (34°35' S; 56°58', figura 3.1), la sección estudiada incluye un nivel basal de pelitas verdosas correspondientes a la Formación Camacho, en la cual se hallan con mucha frecuencia bancos de *Ostrea patagonica* y algunos restos de peces (Martínez y Perea, 2011), entre otros elementos de origen marino. El ejemplar de Scelidotheriinae estudiado proviene del nivel inmediatamente suprayacente, constituido por limos arenosos de color gris-verdoso, con cantos dispersos y un nivel de *Crassostrea rhizophorae* y dientes de condictios asociados. Por encima de este estrato se dispone un nivel de arenas de granulometría variable, blanquecinas, friables, para las cuales Ubilla *et al.* (2011) obtuvieron las edades OSL comentadas más arriba (figura 3.2).

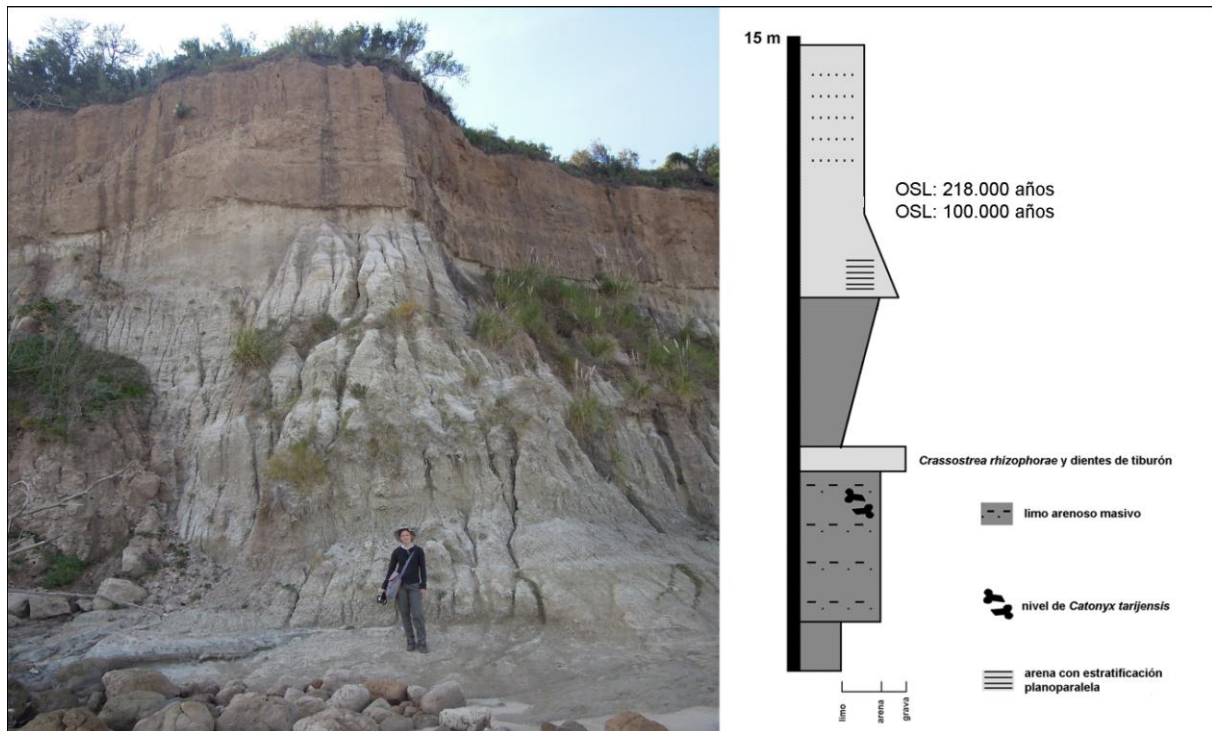


Figura 3.2. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en Puerto Arazatí, San José. Modificado de McDonald y Perea (2002).

### 3.2 Formación Sopas

La Formación Sopas (Antón, 1975), aflora en el norte de Uruguay, más precisamente en los departamentos de Tacuarembó, Salto y Artigas. Incluye litologías que van desde conglomerados, areniscas conglomerádicas, limolitas y limolitas arenosas de coloración marrón. En general, hay presencia de carbonato de calcio. Las potencias máximas oscilan entre los 11 y 15 metros. En la misma área, Antón (1975) definió como Formación Mataojo unos niveles conglomerádicos de limitada exposición. Ubilla *et al.* (2004) consideraron que estos niveles no cumplen con los requisitos como para agruparse en una unidad litoestratigráfica propia y los asimilan a facies de la Formación Sopas. En este sentido, la Formación Sopas incluye diferentes episodios o eventos dentro de un mismo sistema, manifestándose en un mismo lapso. Por su parte, Panario y Gutiérrez (1999) incluyen a la Formación Dolores–Sopas en las terrazas bajas de los depósitos fluviales cuaternarios del norte de Uruguay.

El registro de fósiles de cuerpo de la Formación Sopas es muy amplio y las últimas actualizaciones se pueden ver en Ubilla *et al.* (2004, 2009). El acervo de su mastofauna es muy particular, incluyendo

taxa del antiguo abolengo como así también emigrantes de Norteamérica que arribaron tras el intercambio biótico americano (Webb, 1985). También se han preservado paleosuelos con abundante contenido de icnofósiles (Verde *et al.*, 2007). En general se acepta una edad Pleistoceno Tardío para esta unidad, basada en su mastofauna. Se dispone de varias edades numéricas de alrededor de 40.000 años (ver detalles en Ubilla *et al.*, 2004). Para su unidad correlativa en Brasil, la Formación Touro Passo, existen resultados por diversos métodos de datación que abarcan un rango temporal mayor —entre 42.000 y 10.800 años AP— (Kerber *et al.*, 2011 y referencias allí incluidas).

No hay acuerdo en cuanto a las condiciones climáticas existentes en el momento de la depositación de esta unidad, sobre todo porque las asociaciones de fósiles indican variados contextos (Ubilla *et al.*, 2004). Se han propuesto ambientes depositacionales de tipo aluvio-fluviales y paleosuelos relacionados.

### 3.2.1 Arroyo Sopas

En esta localidad, ubicada en el departamento de Salto (figura 3.1 y 3.3) se advierte un predominio importante de paleosuelos, probablemente generado por planicies con buen drenaje, con importante contenido de icnofósiles —en especial cámaras de incubación de lombrices y tubos meniscados— (Verde *et al.*, 2007). Es particularmente abundante el registro de fósiles de cuerpo y cuevas del roedor caviomorfo *Microcavia criolloensis* (Ubilla, 2008). De estos mismos niveles superiores, de arenas finas intercaladas con facies pelíticas, proviene un resto craneano bastante deteriorado de escelidoterino (MG C-30-15). Se dispone de una edad TL/OSL de  $43.500 \pm 3.600$  años para esta localidad (Ubilla *et al.*, 2004).



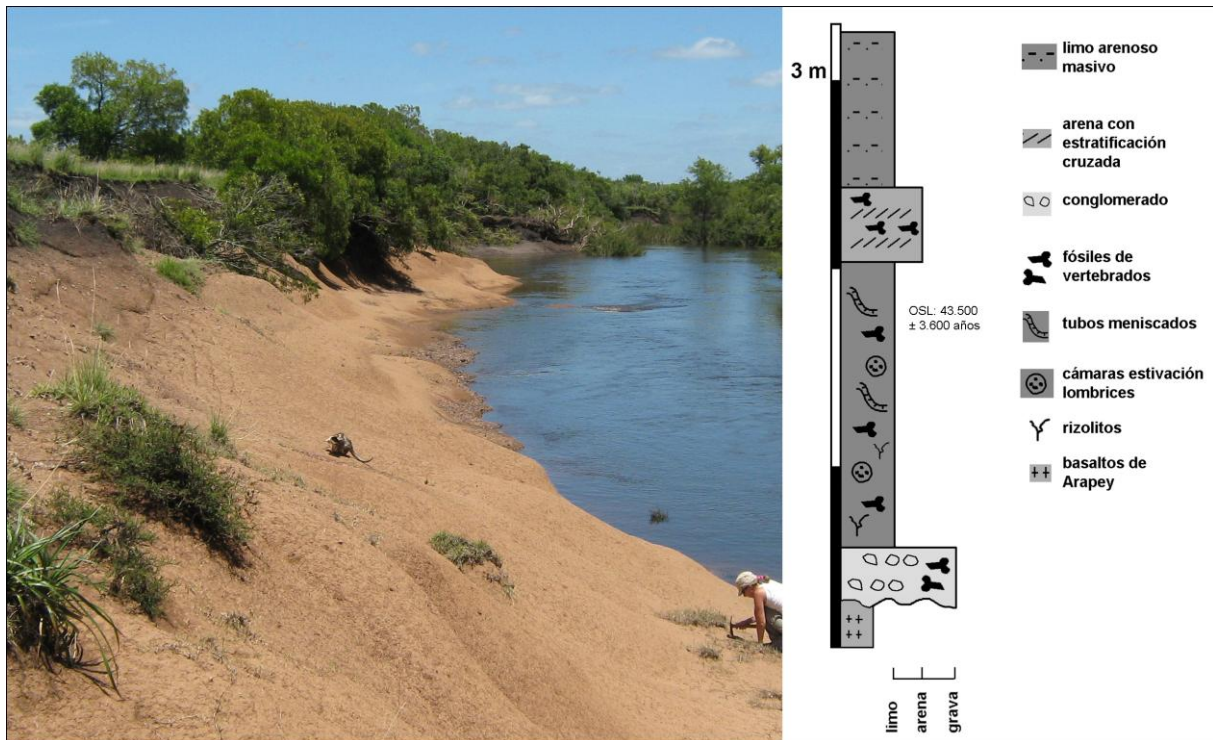


Figura 3.3. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el Arroyo Sopas, Salto. Modificado de Ubilla *et al.* (2004).

### 3.2.2 Arroyo Malo

El Arroyo Malo, en las inmediaciones de la localidad de Curtina (Tacuarembó, ver figura 3.1), posee varios afloramientos con una continuidad lateral de centenas de metros. En esta localidad pueden observarse las siguientes facies (Ubilla *et al.*, 2004. Figura 3.4): 1.- Set de potencia máxima de 1,50 m de conglomerados en matriz pelítica. Los cantos presentes son desde angulosos a bien redondeados, de tamaño variable. El contenido fosilífero, tanto de vertebrados como de moluscos, es importante. 2.- Arenas cuarzosas de granulometría variable incluidas en una matriz pelítica. Riples, gradación normal y estructuras lenticulares son frecuentes, así como moldes de moluscos. 3.- Fango predominantemente masivo, con clastos de tamaño grava dispersos. Hacia el tope de la sección son frecuentes los niveles carbonáticos. Son comunes los fósiles de vertebrados, moluscos y también los icnofósiles.

Las edades radiocarbónicas disponibles son edades mínimas de > 45.000 años AP, y la edad OSL indica  $58.300 \pm 7.400$  años (Ubilla *et al.*, 2004). De esta localidad proviene un fragmento mandibular de scelidoterino estudiado primariamente por Perea (1998).



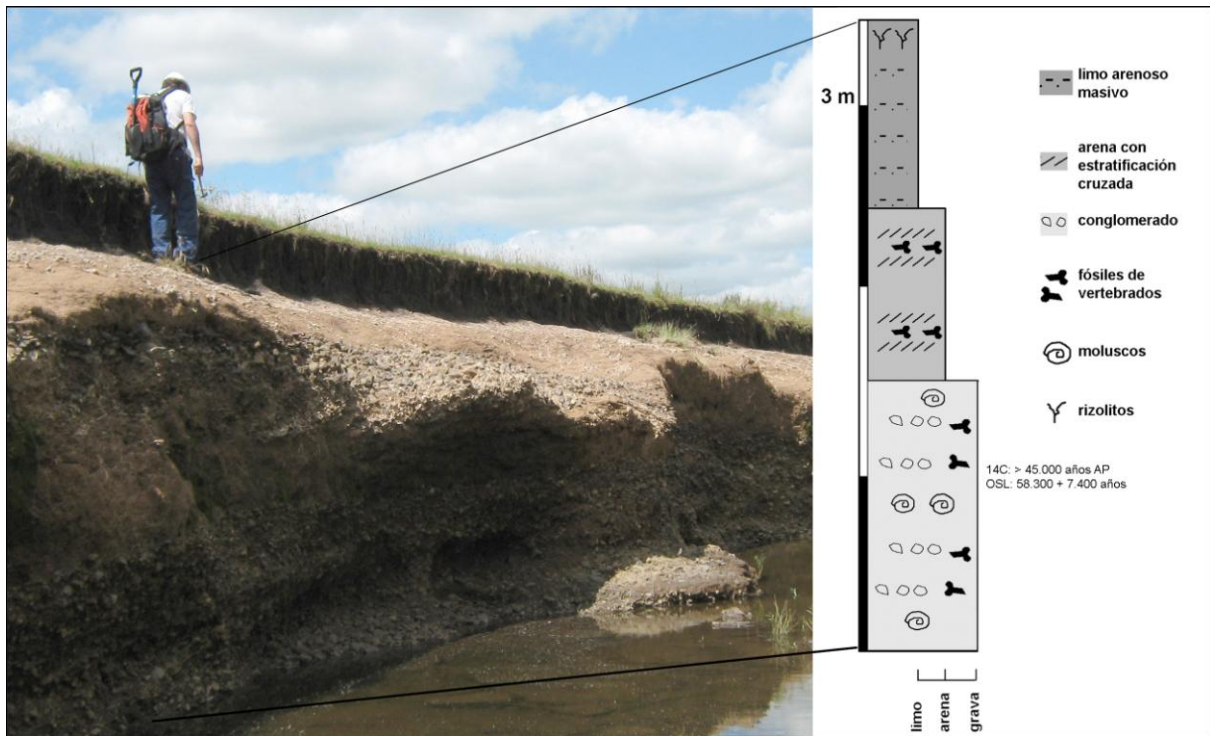


Figura 3.4. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el Arroyo Malo, Tacuarembó.

### 3.3 Formación Dolores

Esta unidad fue definida por Goso (1972) y corresponde en rigor a lo que Goso (1965) definió como Libertad II (*fide* Martínez y Ubilla, 2004). La Formación Dolores se caracteriza por presentar depósitos arcillo limosos y limo arcillosos, con arena y gravilla (fangolitas), coloración pardo y gris-verdosa con potencias máximas de 10 metros.

Si bien litológicamente la Formación Dolores es casi indistinguible de la Formación Libertad (Pleistoceno Medio tardío–Holoceno Temprano *sensu* Corona *et al.*, 2012), los investigadores utilizan criterios geomorfológicos (no recomendados por los códigos estratigráficos) para diferenciarlas. Así, la Formación Dolores exhibe superficies planas, mientras que la formación Libertad muestra superficies onduladas.

El contenido fosilífero de esta unidad incluye principalmente mamíferos, pero también aves, tortugas y moluscos de agua dulce. Se la considera de edad Pleistoceno Tardío y usualmente se la asimila a condiciones climáticas frías vinculadas al último episodio glacial (Ubilla y Perea, 1999). Esto ha sido corroborado por la presencia de algunos taxa que habitan regiones de Sudamérica con climas más

áridos y fríos que los que rigen actualmente en Uruguay. Entre éstos se encuentran *Lagostomus*, *Chaetophractus villosus* (Perea, 1993; Rego *et al.*, 2007), *Dolichotis patagonum* y *Microcavia* (Ubilla *et al.*, 2009).

Además, se han hallado fragmentos de *Prosopis* (algarrobo) y *Salix humboldtiana* (sauce criollo). A partir de estos restos de madera se han obtenido edades  $^{14}\text{C}$  en el rango de 11.600 a 10.500 años AP para los depósitos del Arroyo Gutiérrez y el Río Santa Lucía (Ubilla y Perea, 1999; Martínez y Ubilla, 2004). Recientemente, Ubilla *et al.* (2012) dieron a conocer nuevas edades OSL en el entorno de 30.000 años para sedimentos de la cuenca del Río Santa Lucía asignables a la Formación Dolores.

### 3.3.1 Arroyo Aparicio

Este arroyo pertenece a la cuenca del Río Santa Lucía. La sección estudiada en las barrancas de este (figura 3.1 y 3.5) muestra una potencia de unos 3m y está compuesta por pelitas pardas a gris-verdosas de importante continuidad lateral, intercaladas con algunos niveles (lentes) arenosos. Ocasionalmente, pueden observarse en los niveles basales algunas tonalidades rojizas a rosadas, producto del retrabajamiento de la unidad infrayacente (Formación Fray Bentos, Oligoceno Tardío). De esta localidad proviene uno de los especímenes más completos y mejor preservados de la subfamilia Scelidotheriinae que se conocen en Uruguay. Estos se hallaron en estrecha asociación a restos de otros xenartros: *Glossotherium* y *Propraopus*. Se conocen edades OSL para estos niveles que se ubican en el entorno de los 30.000 años (Ubilla *et al.*, 2012). Asimismo, una muestra ósea del mencionado ejemplar de scelidoterino fue analizada con vistas a obtener una edad  $^{14}\text{C}$ . El análisis no arrojó resultados positivos.

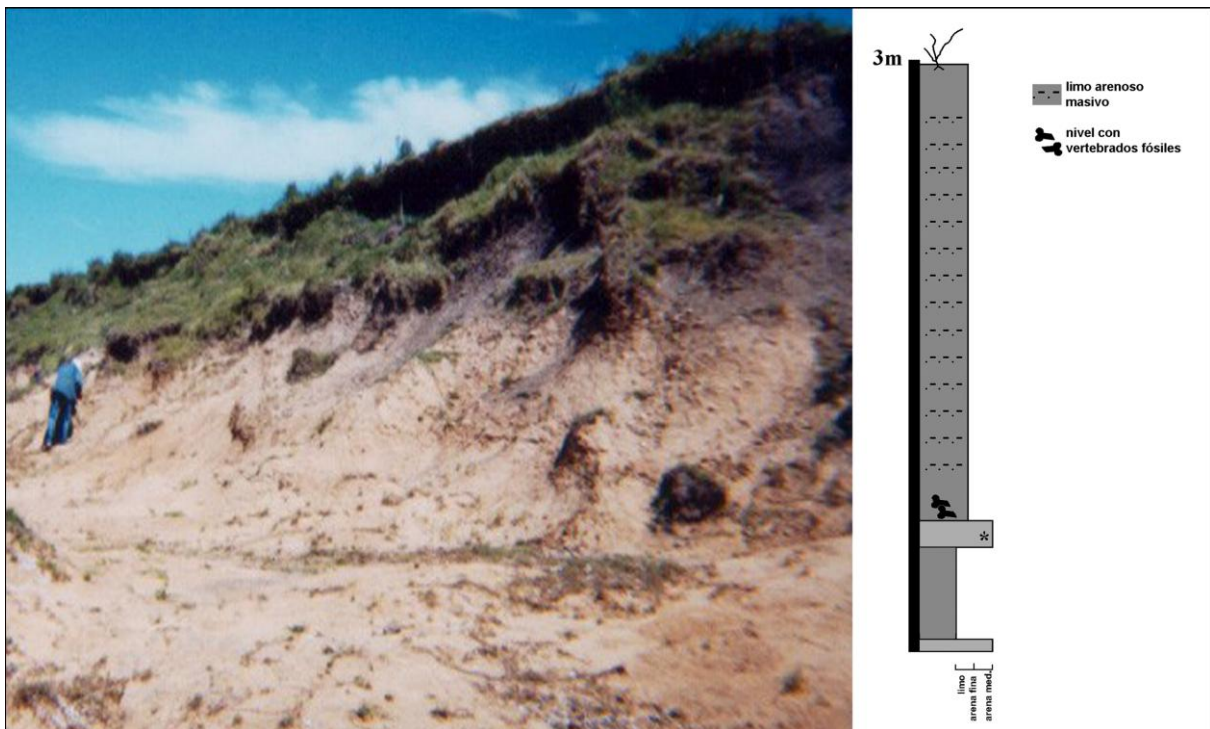


Figura 3.5. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el Arroyo Aparicio (\*: nivel datado en 30.000 años por Ubilla *et al.* (2012), nuevas muestras en proceso.)

### 3.3.2 Arroyo El Caño

Este arroyo, localizado muy cerca de la ciudad de Colonia (34°,23'S; 57°,53'W, figura 3.1), desemboca en aguas del Río de la Plata. Es justamente en las barrancas costeras sobre la desembocadura donde se han hallado numerosos fósiles de taxa típicos del Pleistoceno (Ubilla y Rinderknecht, 2001; Rinderknecht, 2006; Rinderknecht *et al.*, 2010). La secuencia sedimentaria incluye estratos de pelitas pardo-verdosas de entre 8 y 10 m de espesor, con intercalaciones de paquetes arenosos —arena fina a media— (figura 3.6). La gran mayoría de los fósiles de esta localidad han sido exhumados de los niveles pelíticos basales, casi en el contacto con la infrayacente Formación Camacho. No obstante, el material de scelidoterino proviene de niveles arenosos ubicados a unos 5 o 6 m de altura, asignables a la Formación Dolores. Estos estratos o lentes arenosos se interpretan como episodios de mayor energía dentro del mismo sistema depositacional. En uno de los estratos arenosos basales, por encima de los niveles pelíticos verdes, fue tomada una muestra para datación por OSL, para la cual se obtuvo la edad de  $16.070 \pm 930$  años (tabla 3.1). Todos los niveles descritos por encima de la Formación Camacho corresponden a la Formación Dolores.





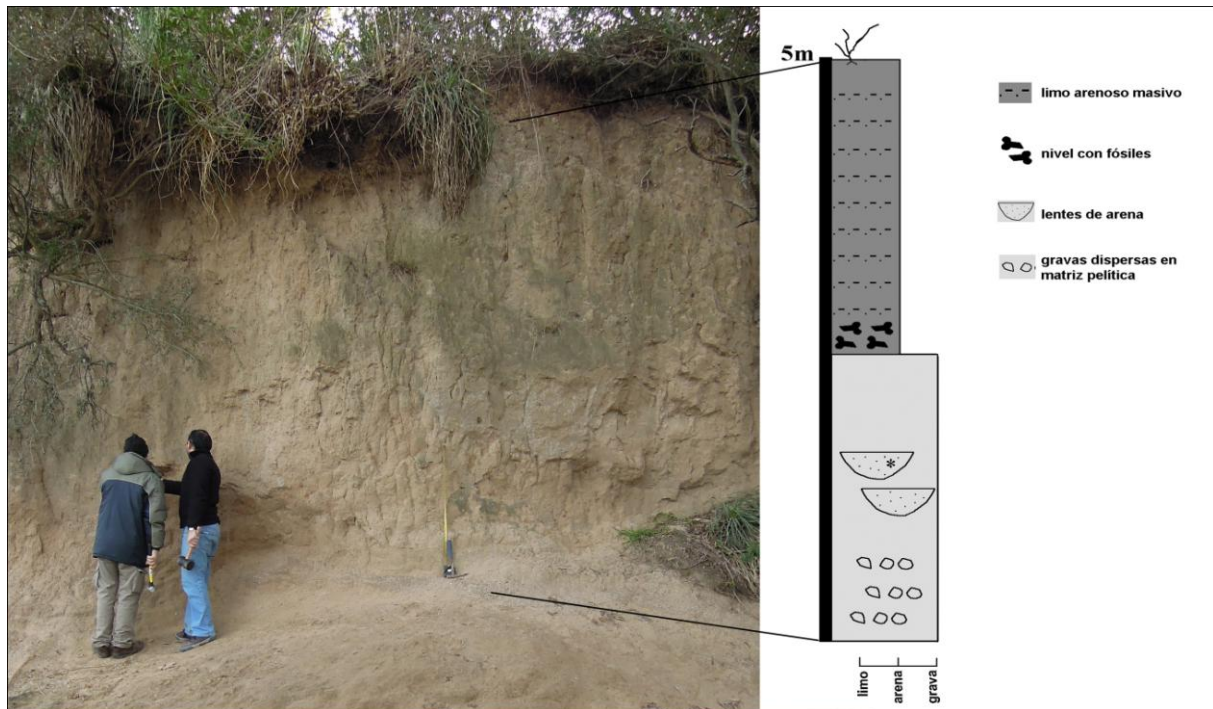


Figura 3.7. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en el Arroyo Chileno, Colonia (\*: UIC3040 = 15730 ± 925).

### 3.3.4 Cañada Denis

Las márgenes de la Cañada Denis (33°,63'S; 57°,27'W, Figura 3.8) no exhiben una potencia muy importante. En ellos se exponen sedimentos que corresponden a depósitos de fangos masivos, con abundante matriz pelítica y presencia de costras carbonáticas. Aparecen esporádicamente cantos dispersos y pobres niveles de arena (figura 3.7). Estas facies responden a un flujo gravitacional de barro o aluvión. Aunque se tomaron muestras para análisis de OSL, no se analizaron por no considerarse confiables debido las características genéticas del depósito. De esta misma localidad proceden varios restos de mamíferos típicos del Lujanense, incluyendo uno de los ejemplares de *Glyptodon clavipes* más completos del país. En la década del '20, Alejandro Berro colectó en estas sedimentitas la porción posterior de un cráneo de *Scelidotherium* (MPAB 30).



Figura 3.8. Perfil estratigráfico de la sección estudiada en Cañada Denis, Soriano.

Tabla 3.1. Edades OSL obtenidas para depósitos de la Formación Dolores. Fuente: Luminescence Dating Research Laboratory, University of Illinois, Chicago.

<i>Field number</i>	<i>Laboratory number</i>	<i>Grain size (micron)</i>	<i>Equivalent dose (Grays)</i>	<i>Cosmic (mGrays/yr)</i>	<i>Dose rate (mGrays/yr)</i>	<i>Optical age (yr)</i>
A° Chileno	UIC3040	150-250	40.03 ± 2.10	0.14 ± 0.01	2.54 ± 0.13	15730± 925
A° El Caño	UIC3039	150-250	16.71 ± 0.88	0.10 ± 0.01	1.04 ± 0.05	16070± 930

## CAPÍTULO 4

### SISTEMÁTICA

En esta sección se describen y figuran los materiales de Scelidotheriinae de Uruguay, señalándose su procedencia (geográfica y estratigráfica), sus rasgos anatómicos más destacables y su importancia paleontológica. Las sinonimias incluyen solo las listas de los cambios nomenclaturales.

**Superorden XENARTHRA Cope 1889**

**Suborden FOLIVORA Delsuc *et al.* 2001**

**Familia MYLODONTIDAE Gill 1872**

**Subfamilia SCELIDOTHERIINAE Ameghino 1904**

***Proscelidodon* Bordas, 1935**

***Proscelidodon patrius* (Ameghino, 1888)**

Sinónimos:

*Scelidotherium patrium* Ameghino, 1888

*Scelidotherium pozzi* Moreno, 1888

*Scelidotherium australis* Moreno, 1888

*Scelidodon patrius* Ameghino, 1889

*Scelidodon pendolai* Rovereto, 1914

*Scelidodon corderoi* Kraglievich, 1932

**Material:** Astrágalo derecho casi completo (MNHN 1328, figura 4.1).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Bahía de Colonia; rodado.

Descripción: Se trata de un astrágalo pequeño. La tróclea medial es muy elongada y está modificada en una apófisis odontoides más o menos alta, para la articulación con la tibia. En la cara anterior se distingue claramente en posición inferior una faceta cóncava para la articulación del hueso cuboides. En esa misma cara, pero en posición superior, se observa la faceta articular para el navicular. Ambas facetas (cuboides y navicular) son ensanchadas en el sentido mediolateral. En la cara ventral, las facetas para el cuboides y el calcáneo no son continuas sino que están separadas por una superficie o surco angosto, el *sulcus tali*.

Medidas: Ancho máximo transverso: 6,5 cm; ancho transverso faceta cuboidal: 2,7 cm; ancho próximo-distal faceta cuboidal: 2,3 cm.



Figura 4.1. Astrágalo de *Proscelidodon patrius* (MNHN 1328) en vista fibular y ventral. Escala: 5 cm.

Comentarios: Existen diferencias de tamaño entre los astrágalos de *Proscelidodon*, *Catonyx*, *Scelidotheirum* y *Valgipes*. McDonald (1987) sostiene que la superficie lateral articular para la fíbula presenta una fuerte excavación en *Proscelidodon patrius*, que se pierde y es plana en las formas más modernas. El material aquí analizado tiene dimensiones similares a las de *Proscelidodon patrius* y



posee esta faceta excavada claramente marcada. En base a estos caracteres es posible asignar el material a este taxón.

***Proscelidodon cf. patrius***

**Material: Epífisis distal de fémur izquierdo (MPAB 2188, figura 4.2).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Punta de San Gregorio, San José; rodado.

Descripción: El fémur (muy comprimido en el sentido anteroposterior) corresponde al de un individuo adulto de tamaño pequeño. La epífisis se encuentra bien preservada y no muestra evidencias de desgaste ni en sus bordes ni en su superficie. La pieza presenta ambos cóndilos conectados visiblemente a la tróclea, siendo el cóndilo interno de mayor tamaño y subredondeado, en contraposición al cóndilo externo que es de forma más subrectangular, un poco más alargado en la dirección mediolateral. La tróclea es rectangular, con el diámetro transversal mayor que el próximo-distal y con el vértice superior interno prolongado en la dirección próximomedial.

Medidas: Longitud total de la pieza (medida paralela al eje longitudinal): 8 cm; AMd: 15 cm.

Comentarios: Cuando Kraglievich (1932) dio a conocer este material mencionó que era similar a *P. patrius*. De acuerdo con McDonald (1987) y Miño Boilini *et al.* (2011) una de las pocas características que permite diferenciar el fémur de *Proscelidodon* de aquel de los géneros cuaternarios es el pequeño tamaño. Incluso las proporciones (como la relación largo/ancho) y el grado de torsión del eje longitudinal del hueso pueden ser semejantes entre los géneros. Debido a lo fragmentario del material no es posible observar y comparar otros caracteres como la forma del *caput*, el cuello, la disposición de los trocánteres mayor y menor y de los márgenes de la diáfisis. Por lo tanto, en base a la morfología rectangular de la tróclea con el extremo distal levemente más ancho que el proximal, y la dimensión similar del ancho máximo distal con otros ejemplares de *P. patrius* con los que fue comparado, este material es asimilable a este último taxón.



Figura 4.2. Porción distal de fémur de *Proscelidodon* cf. *patrius* (holotipo de *Scelidodon corderoi*, MPAB 2188). Escala: 10 cm.

***Catonyx* Ameghino, 1891**

***Catonyx tarijensis* (Gervais y Ameghino, 1880)**

Sinónimos:

*Scelidotherium magnum* Bravard, 1857

*Scelidotherium tarijense* Gervais y Ameghino, 1880

*Scelidodon capellini* Gervais y Ameghino, 1880

*Scelidotherium capellini* Gervais y Ameghino, 1880

*Scelidotherium magnum* Burmeister, 1886

**Material:** Cráneo bastante completo, sin la porción póstero-dorsal. Fragmentos posteriores de ambas ramas mandibulares. Fragmentos de metacarpales (FC-DPV 805, figura 4.3).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Puerto Arazatí, San José; Formación Raigón.

Descripción: Ver McDonald y Perea (2002).

Comentarios: Se omite aquí la descripción de los materiales ya que esta fue realizada exhaustivamente por McDonald y Perea (2002). El ejemplar se inspeccionó detalladamente a los efectos comparativos, lo que permitió establecer claramente las diferencias con los demás restos craneanos de scelidoterinos de Uruguay.



Figura 4.3. Cráneo, fragmentos de ramas mandibulares y fragmento de hueso metacarpal de *Catonyx tarijensis* (FC-DPV 805). Escala: 10 cm.

**Material: Húmero derecho casi completo (AS 831, figura 4.4).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Aparicio, Rincón de Conde; rodado.

Descripción: La epífisis proximal y una parte del ectepicóndilo no están preservados. El hueso es notablemente robusto y corto y se insinúa una torsión medial hacia el extremo proximal. El ancho transversal a lo largo de toda la diáfisis se mantiene aproximadamente constante. La cara anterior está recorrida por una serie de importantes accidentes y crestas para la inserción de potentes músculos. Esto se evidencia particularmente en la tuberosidad deltoidea, donde se observan series longitudinales de crestas y surcos paralelos muy marcados. En la región distal se aprecia un foramen entepicóndiloideo muy grande, delimitado por una gruesa barra ósea que recorre el epicóndilo de forma casi transversal. El cóndilo es muy grande y redondeado. En posición inmediatamente próxima medial a este aparece una fuerte excavación o fosa supratroclear que se corresponde con una leve depresión olecraneana en la cara posterior. En la cara anterior, por encima de esta fosa supratroclear, la superficie aparece elevada, conformando una cresta longitudinal marcada que conecta esta zona con la tuberosidad deltoidea. Comparativamente, la longitud próxima distal de la epífisis distal —desde el borde inferior de la tuberosidad deltoidea hasta el borde inferior del cóndilo— es grande.

Medidas: LTh: 29 cm; AMmh: 10,4 cm; AMdh: 18 cm.



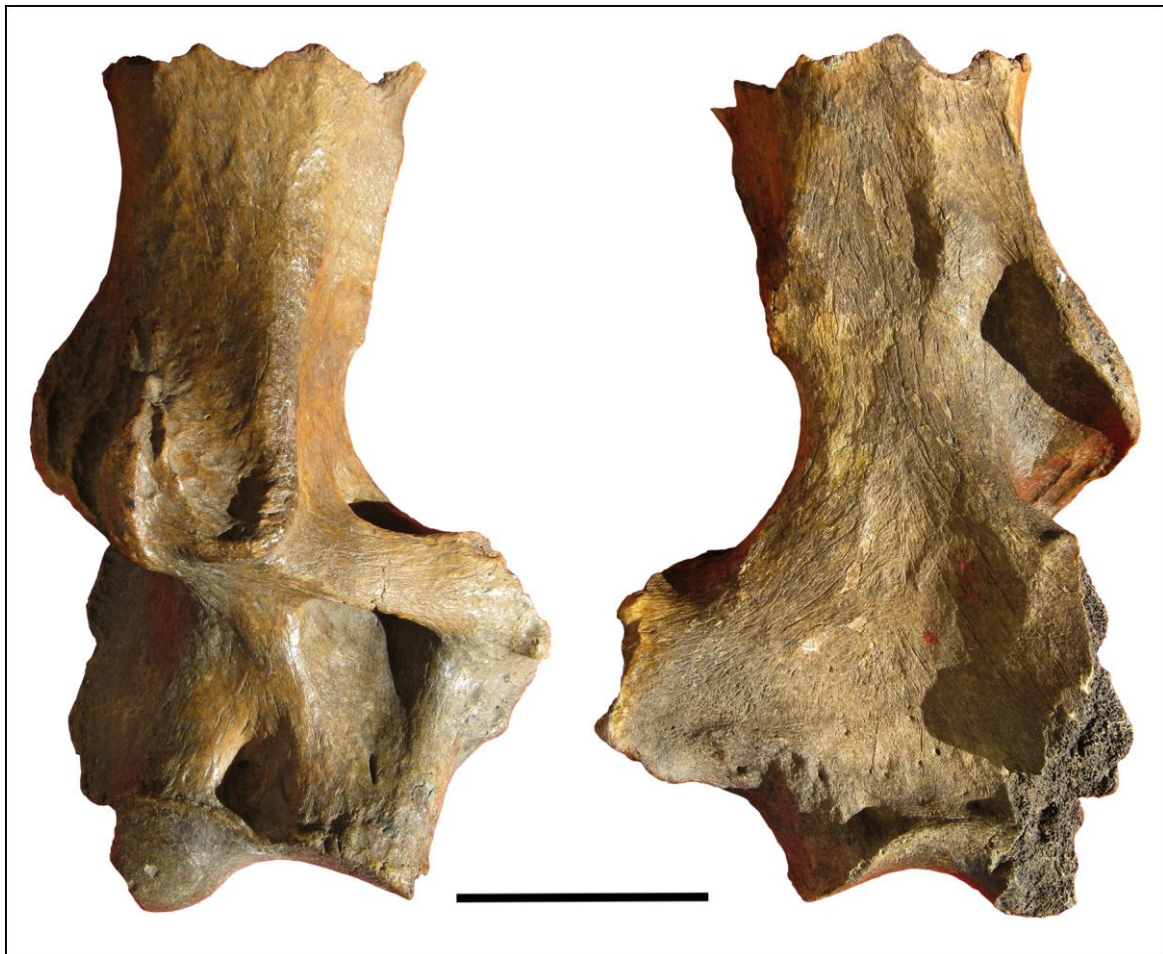


Figura 4.4. Húmero de *Catonyx tarijensis* (AS 831) en vista anterior y posterior. Escala: 10 cm.

Comentarios: Según McDonald (1987) existe una única característica morfológica que permitiría la diferenciación genérica: la ausencia de fosa olecraneana en *Scelidotherium*, la cual sí está presente en los demás géneros. Entendemos que este carácter resulta un tanto débil para efectuar tal determinación taxonómica. De la observación de la muestra de 5 húmeros de esclidoterinos de Uruguay (y de la muestra comparativa de colecciones de Argentina), se evidencia un rango importante de variabilidad en este carácter, desde ausencia de fosa anterior, fosa apenas marcada, fosa muy marcada y, en todos los casos ausencia, de fosa marcada en la cara posterior. Miño Boilini (2012) utiliza el grado de robustez para diferenciar géneros, exceptuando a *Valgipes* que posee un húmero bastante diferente al resto de los integrantes de la subfamilia: muy grácil, con una epífisis distal corta y no tan ensanchada y una diáfisis angosta, con el margen interno rectilíneo y el externo marcadamente cóncavo. En general se ha aceptado la ausencia de foramen entepicondiloideo como

carácter diagnóstico de *C. cuvieri* (McDonald, 1987; Pujos, 2000; Cartelle *et al.*, 2009). Se discuten más adelante (ver capítulo 7) los recaudos necesarios a tomar para considerar esta característica. Puede descartarse la pertenencia de este espécimen tanto a *C. cuvieri* como a *C. chiliensis* debido a que estas dos especies poseen húmeros mucho más gráciles, con la diáfisis estrecha y de bordes no rectilíneos, y una epífisis distal corta. En suma, el material estudiado muestra similitudes globales importantes con los húmeros de *Catonyx tarijensis* con los que fue comparado, permitiendo su asignación a esta especie. Si bien este ejemplar no se encontró *in situ*, es muy probable que provenga de los típicos depósitos de la Formación Dolores que forman parte de las barrancas del río Santa Lucía y sus afluentes. Este hallazgo confirma la presencia de la especie en el Pleistoceno Tardío de Uruguay, al igual que en Argentina y Bolivia, siendo el primer registro del taxón para la Formación Dolores.

**Material: Húmero izquierdo casi completo (MMLR 747, figura 4.5).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cañada del Sauce (Afluente Arroyo Víboras), Colonia; Formación Dolores/Libertad?

Descripción: Húmero muy robusto perteneciente a un individuo adulto. Al igual que el ejemplar anterior presenta una serie de accidentes muy conspicuos en ambas caras, para la inserción de poderosos músculos. La diáfisis es muy robusta manteniendo un ancho transversal prácticamente constante desde el extremo proximal al distal. El foramen entepicondiloideo es grande y está delimitado por una barra de hueso muy ancha. En contraposición al ejemplar anterior, la fosa supratroclear en la cara anterior es pequeña y por encima de ella la superficie del hueso es rugosa y se eleva formando una cresta. En la cara posterior se destaca, en el extremo proximal, la proyección de la cabeza (bien preservada) y, en el extremo distal, una sutil depresión olecraneana.

Medidas: LT: 38 cm; AMmh: 11,6 cm; AMdh: 20 cm.

Comentarios: Por su morfología, el espécimen pertenece a *Catonyx tarijensis*. En base a las comparaciones que pudieron establecerse es posible identificar y proponer algunos caracteres (de grado) que permitirían diagnosticar un húmero de *Catonyx tarijensis*: diáfisis muy robusta (más que en *Scelidotherium*) y con crestas y accidentes muy marcados; ancho transversal de la diáfisis casi constante desde el extremo proximal al distal, no estrechándose en la zona media (como sí ocurre en *Scelidotherium*); tuberosidad deltoidea conectada desde su borde inferior con la región supratroclear

a través de una cresta más o menos prominente; epífisis distal más larga que en *Scelidotherium* y el resto de las especies de *Catonyx*.



Figura 4.5. Húmero de *Catonyx tarijensis* (MMLR 747) en vista anterior y posterior. Escala: 10 cm.

### ***Catonyx cuvieri* (Lund, 1839)**

Sinónimos:

*Megalonyx cuvieri* Lund, 1839

*Megalonyx minutus* Lund, 1839

*Sphenodon* sp. Lund, 1839 nec. Gray, 1831

*Megalonyx jeffersonii* (Desmerest), Lund 1839 nec. Desmerest, 1822



*Platyonyx cuvieri* Lund, 1840 nec. *Platyonyx* Schonherr, 1826

*Platyonyx minutus* Lund, 1840 nec. *Platyonyx* Schonherr, 1826

*Platyonyx oweni* Lund, 1840-1842

*Platyonyx brongniarti* Lund, 1840-1842

*Platyonyx blainvilli* Lund, 1840 *nomen nudum*

*Scelidotherium cuvieri* (Lund) Owen, 1842

*Scelidotherium bucklandii* (Lund) Owen, 1842

*Scelidotherium minutus* (Lund) Owen, 1842

*Platyonyx agassizii* Lund, 1842

*Scelidotherium oweni* (Lund) Lund, 1846

(Part) *Scelidotherium bucklandii* (Lund) Lund, 1846

(Part) *Valgipes* sp. Gervais, 1877 nec. Gervais, 1874

*Scelidotherium ?bravardi* Lydekker, 1886

*Catonyx brongniarti* (Lund) Ameghino, 1891

*Maatschiella minuta* (Lund) Poche, 1904

*Sphenodotherium minutem* (Lund) Trouessart, 1904-1905

*Scelidotherium magnum* Winge, 1915

*Catonyx giganteus* Winge, 1915

(Part) *Scelidotherium wingei* Kraglievich, 1923

(Part) *Platyonyx giganteus* (Lund) Paula Couto, (1946)

(Part) *Scelidotherium (Parascelidodon) giganteum* (Lund-Winge) Hoffstetter, 1952

*Scelidotherium (Valgipes) cuvieri* (Lund) Hoffstetter, 1952 nec. *Valgipes* Gervais, 1874

*Scelidotherium (Catonyx) cuvieri* (Lund) Hoffstetter, 1954

*Scelidodon (Catonyx) cuvieri* (Lund) Paula Couto, 1973

*Scelidodon (Catonyx) cuvieri* (Lund) Paula Couto, 1980

La mayor parte de esta lista fue tomada de Hoffstetter (1954).

**Material: Cráneo casi completo, mandíbula y parte de mano derecha (MAMC 18, figuras 4.6, 4.7 y 4.8).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Aparicio, Rincón de Conde; Formación Dolores.

Descripción: El cráneo está prácticamente completo, aunque muestra signos de erosión en la porción postero dorsal. Debido a la porosidad de los huesos y a lo visibles que se presentan las suturas, es evidente que se trata de un individuo adulto joven. El cráneo es muy estrecho y elongado, con las crestas temporales bien visibles, no convergiendo en la línea media conformando una cresta sagital. Los molariformes son lateralmente muy comprimidos, más que en otras especies de *C. cuvieri*. El M1 es el más grande de la serie, con el lóbulo mesial de mayor tamaño que el posterior, estando ambos lóbulos separados por un fuerte surco lingual. Los siguientes tres molariformes (M2 a M4) son similares en tamaño y de forma triangular, con notorios vértices delimitando lóbulos y un marcado lóbulo en sus caras linguales. Las caras mesiales de estos dientes forman un ángulo de aproximadamente 45° con el plano sagital. El M5 es el más pequeño de la serie.

En la mandíbula no se preserva parte de la sínfisis ni de los cóndilos. Posee una serie de cuatro molariformes, siendo el m4 el de mayor tamaño. El m1 muestra forma de «boomerang», con un marcado surco lingual entre los lóbulos mesial y distal. Los siguientes molariformes (m2 y m3) son similares en tamaño y en forma, fuertemente triangulares, con suaves surcos linguales. El m4 es conspicuo, mucho más largo que los anteriores y trilobulado, con el lóbulo mesial más grande que el distal.

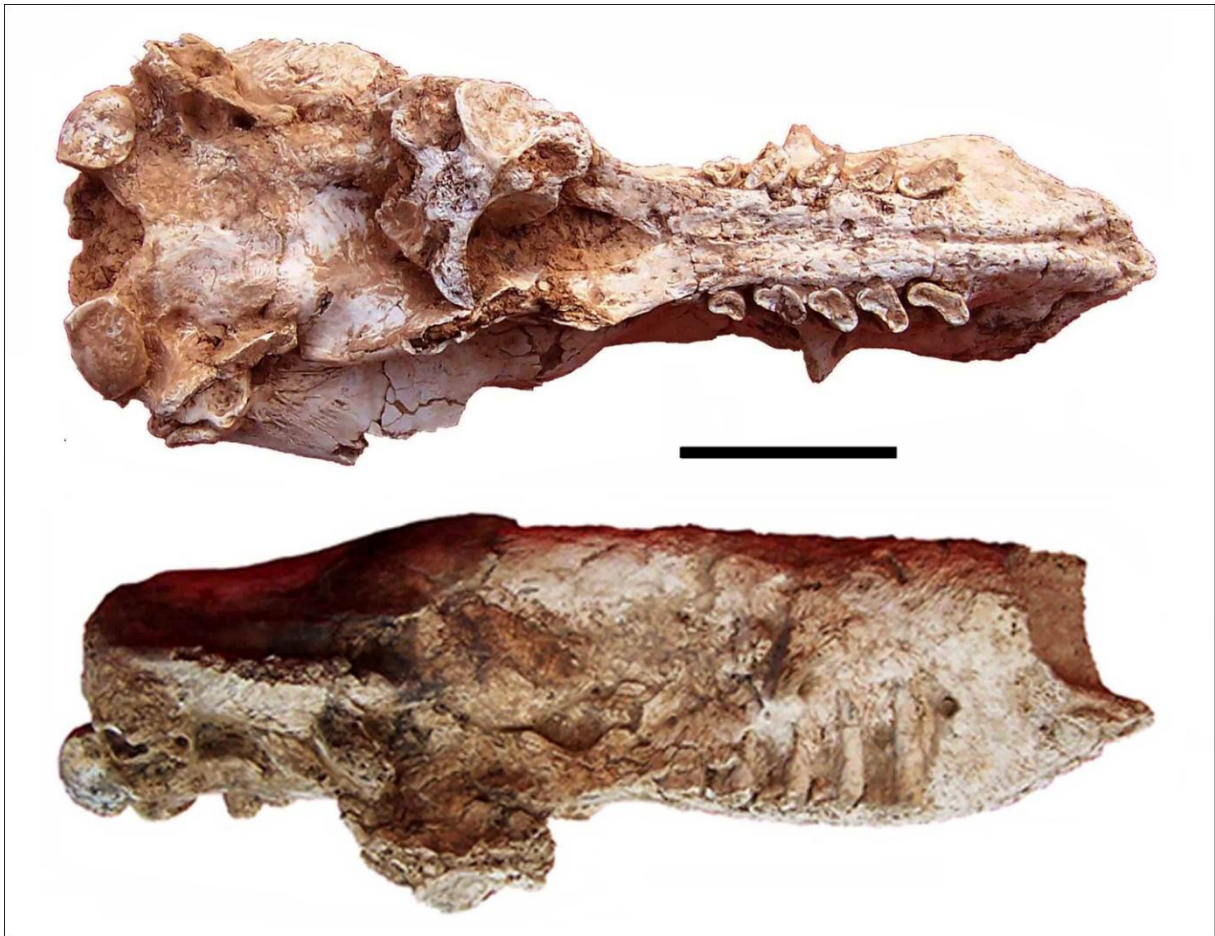


Figura 4.6. Cráneo de *Catonyx cuvieri* (MAMC 18) en vista ventral y lateral. Escala: 10 cm.

Se han preservado algunas porciones de la mano derecha de este ejemplar, aunque solo pudieron examinarse en su superficie dorsal debido al modo en que se ha preparado el material. La zona del carpo está muy deteriorada y solo es posible reconocer algunos huesos por su posición relativa y por su morfología general. Así, fue posible identificar el trapezoide, escafoide, *magnum* y semilunar. El tercer y cuarto metacarpal se encuentran mejor preservados, al igual que las falanges proximales y mediales correspondientes. Las falanges ungueales no se preservan.

Medidas: Distancia desde el borde proximal al distal del metacarpal II: 43.6 mm; ancho dorsal del borde proximal del metacarpal II: 43.6mm; distancia desde la superficie articular del metacarpal III al metacarpal IV: 28.3 mm.



Figura 4.7. Mandíbula de *Catonyx cuvieri* (MAMC 18) en vista oclusal. Escala: 10 cm.

Comentarios: Este espécimen es el scelidoterino más completo colectado en Uruguay. Presenta un grado intermedio de compresión lateral y profundidad de los surcos dentarios, comparado con otros ejemplares de *C. cuvieri* y también con *C. chiliensis* y *C. tarijensis*. El espécimen muestra tres caracteres que previamente solo habían sido reportados en *Scelidotherium*: presencia de una sutura recta entre el basiesfenoides y el basioccipital; ausencia de surcos palatinos y región predental del cráneo y de la mandíbula de mayor longitud que la serie dentaria. De todas formas, consideramos que las variaciones que se aprecian son aceptables dentro del rango de variación intraespecífica de *C. cuvieri*.



Figura 4.8. Mano derecha de *Catonyx cuvieri* (MAMC 18) en vista dorsal. Escala: 10 cm.

**Material: Cráneo completo (MPAC 418, figura 4.9).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Chileno, Colonia; Formación Dolores.

Descripción: Se trata del cráneo de un individuo adulto. El material está bien preservado, incluso se conservan las alas pterigoideas y solo carece de la porción anterior del premaxilar y de los nasales. No obstante, no es posible observar algunos caracteres de importancia como la forma de la sutura entre el premaxilar y el maxilar y el tipo de sutura entre el basiesfenoides y el basioccipital. Las crestas temporales no son muy conspicuas y no convergen en la línea media. El perfil dorsal de la caja craneana se muestra levemente cóncavo entre las suturas frontoparietales y la cresta occipital. Las series dentarias divergen mesialmente, manteniendo una distancia de unos 40 mm a nivel del M1. Solamente se conservan los molariformes M2 a M5 del lado derecho y el M4 y el M5 del lado izquierdo. El M5 es el más pequeño de las series. Todos los dientes son subtriangulares, con lóbulos bien definidos. Al igual que el ejemplar anterior, y en contraposición a otros especímenes de *C. cuvieri*, el M2 y el M3 no forman un ángulo recto con el plano sagital. El paladar cambia su curvatura



a nivel de M2-M3 y se dirige hacia arriba con un ángulo de aproximadamente 30°. No se observan surcos palatales.

Comentarios: Al igual que el espécimen anterior, este presenta una serie de caracteres que permiten su inclusión en *C. cuvieri* y las diferencias o modificaciones que exhibe se consideran menores y aceptables dentro del rango intraespecífico de variación.

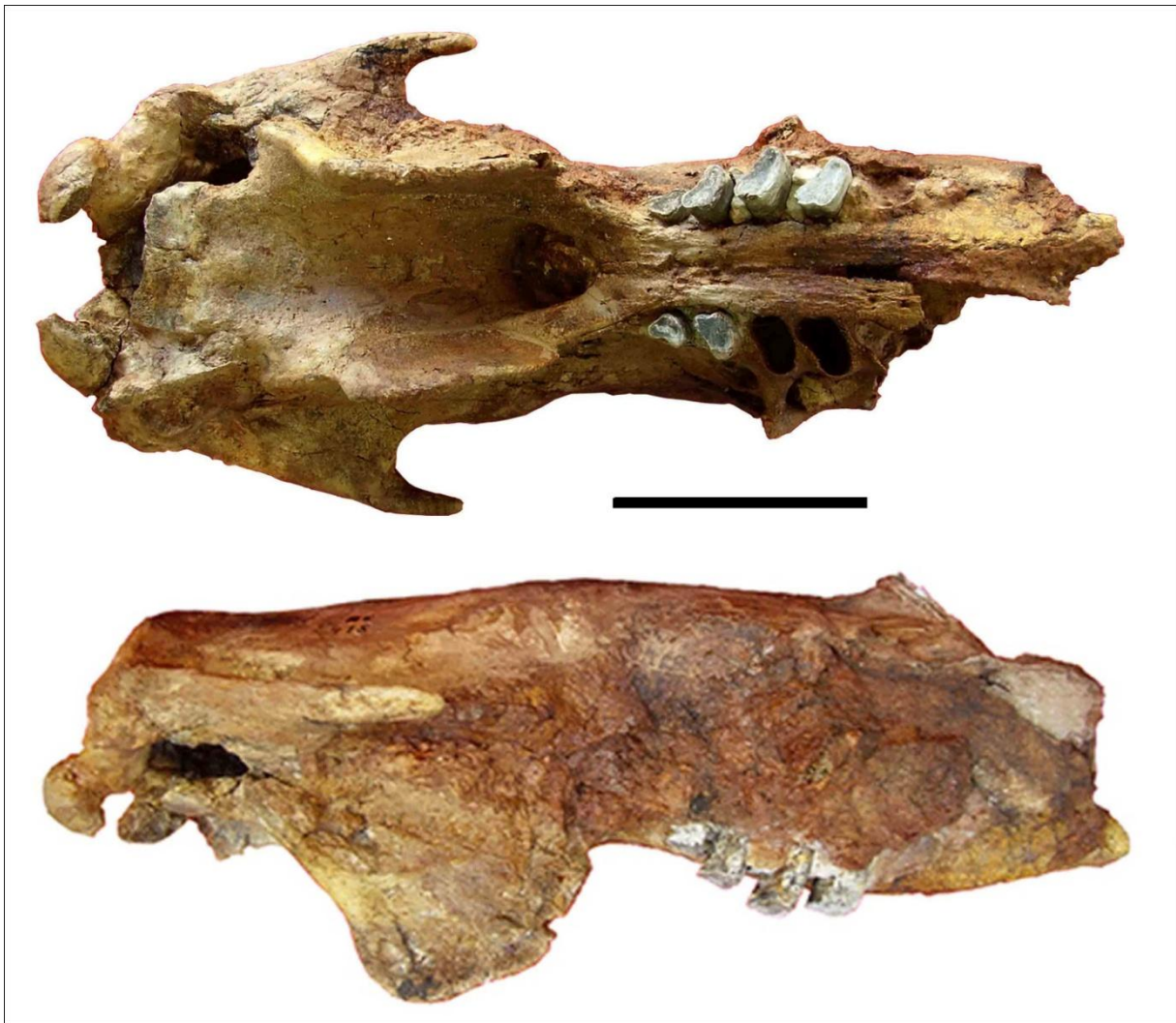


Figura 4.9. Cráneo de *Catonyx cuvieri* (MPAC 418) en vista ventral y lateral. Escala: 10 cm.

**Material:** Fragmento de rama mandibular izquierda con dientes (MNHNU 543, figura 4.10).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo El Caño, Colonia; Formación Dolores.

Descripción: La sínfisis y el cóndilo no se preservan. Los molariformes son menos elongados en el sentido anteroposterior comparados con el ejemplar MAMC 18. La serie dentaria es más corta, aunque la mandíbula es levemente más alta que la de este último. El m1 es bilobulado y carece de columna externa. M2 y m3 son similares, fuertemente triangulares. El último molariforme (m4) es trilobulado y más largo que los anteriores, con el lóbulo posterior curvo (labialmente convexo).



Figura 4.10. Fragmento de rama mandibular izquierda de *Catonyx cuvieri* (MNHNU 543). Escala: 10 cm.

Comentarios: La asignación de este ejemplar a *C. cuvieri* se basa en la morfología del m1 y el m4. El análisis comparado de las proporciones (ver capítulo 5) otorgó mayor fundamento a esta determinación.

**Material:** Fragmento bastante incompleto de rama mandibular derecha (MMLR 302, figura 4.11).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Arenal Chico, Soriano; Formación Dolores?

Descripción: Se trata de una porción de rama mandibular que preserva únicamente el alvéolo de m1 y m2. La sínfisis, el cóndilo y el margen ventral no están preservados. Se encuentran parcialmente



conservados el m3 y m4. Este es un ejemplar más robusto comparado con el anterior, con una serie dentaria más larga y siendo la mandíbula más alta a nivel del m3.

Comentarios: Aunque el espécimen está muy mal preservado, la morfología del m1 —inferida a partir del alvéolo— y la conformación general del m4, con un vestigio del lóbulo distal convexo, permiten su asignación a *C. cuvieri*. Cuando Roselli (1976) describió el material por primera vez, indicó que probablemente provenía de sedimentos de la Formación Nueva Palmira, aunque esta corresponde a depósitos de origen marino. Debido a que no fue posible acceder al sitio de colecta, por el momento la procedencia estratigráfica del material se entiende dudosa.



Figura 4.11. Fragmento de rama mandibular derecha de *Catonyx cuvieri* (MMLR 302). Escala: 10 cm.

### ***Catonyx* sp.**

**Material:** Fémur izquierdo sin epífisis (MPAB 28, figura 4.12).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cañada Denis, Soriano; Formación Dolores.

Descripción: Se trata de un fémur robusto, de forma rectangular, muy levemente torsionado. Se puede inferir que pertenecía a un individuo juvenil ya que hay evidencia de que las metáfisis no estaban aun soldadas. Los bordes de la diáfisis son subparalelos prácticamente en toda su extensión, tendiendo a hacerse cóncavos en los extremos, sobre todo en borde interno en su porción distal.

Tanto la cara anterior como posterior son planas, no existiendo crestas o cicatrices musculares conspicuas. Esto obedece también a la corta edad del individuo.

Medidas: LT: 34 cm.

Comentarios: Los distintos géneros de Scelidotheriinae pueden diferenciarse por la morfología del fémur (McDonald, 1987; Miño Boilini, 2012). En este caso, la forma del cuerpo cuadrangular y robusta, aunque menos robusto que lo evidenciado en especímenes de *Scelidotherium*, y con una leve torsión permiten asignar el material a *Catonyx* sp.



Figura 4.12. Fémur de *Catonyx* sp. en vista anterior y posterior. Escala: 10 cm.

**Cf. *Catonyx***

**Material: Cráneo muy fragmentario con M2-M5 derechos (MG C-30-15, figura 4.13).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Sopas; Formación Sopas.

Descripción: Se trata de un cráneo parcial, en muy mal estado de preservación, con restos de la serie dentaria derecha, en particular M2, M3, M4 parcial y M5. Las fracturas a lo largo de toda la pieza y la deformación son importantes. En general, el cráneo muestra una conformación robusta, no estrechándose en la porción rostral. En la zona posterior se observa un cóndilo occipital grande, aunque debido a la deformación no puede estimarse si su proyección original era ventral o posterior. Los dientes son proporcionalmente grandes y con los lóbulos más o menos definidos. El M2 y M3 son los más grandes y similares en tamaño. El M5 es el que está mejor preservado, con dos lóbulos relativamente bien definidos (uno mesial y otro «posterior») que forman un ángulo externo aproximadamente recto.

Medidas: LT: 45 cm; AM2: 21,5 mm; LM2: 24,5 mm; AM4: 15, 0 mm; LM4: 21,6 mm.

Comentarios: La morfología de la dentición y su tamaño relativo permiten asignar tentativamente este resto a *Catonyx*. Este espécimen representa el primer registro del taxón para la Formación Sopas.

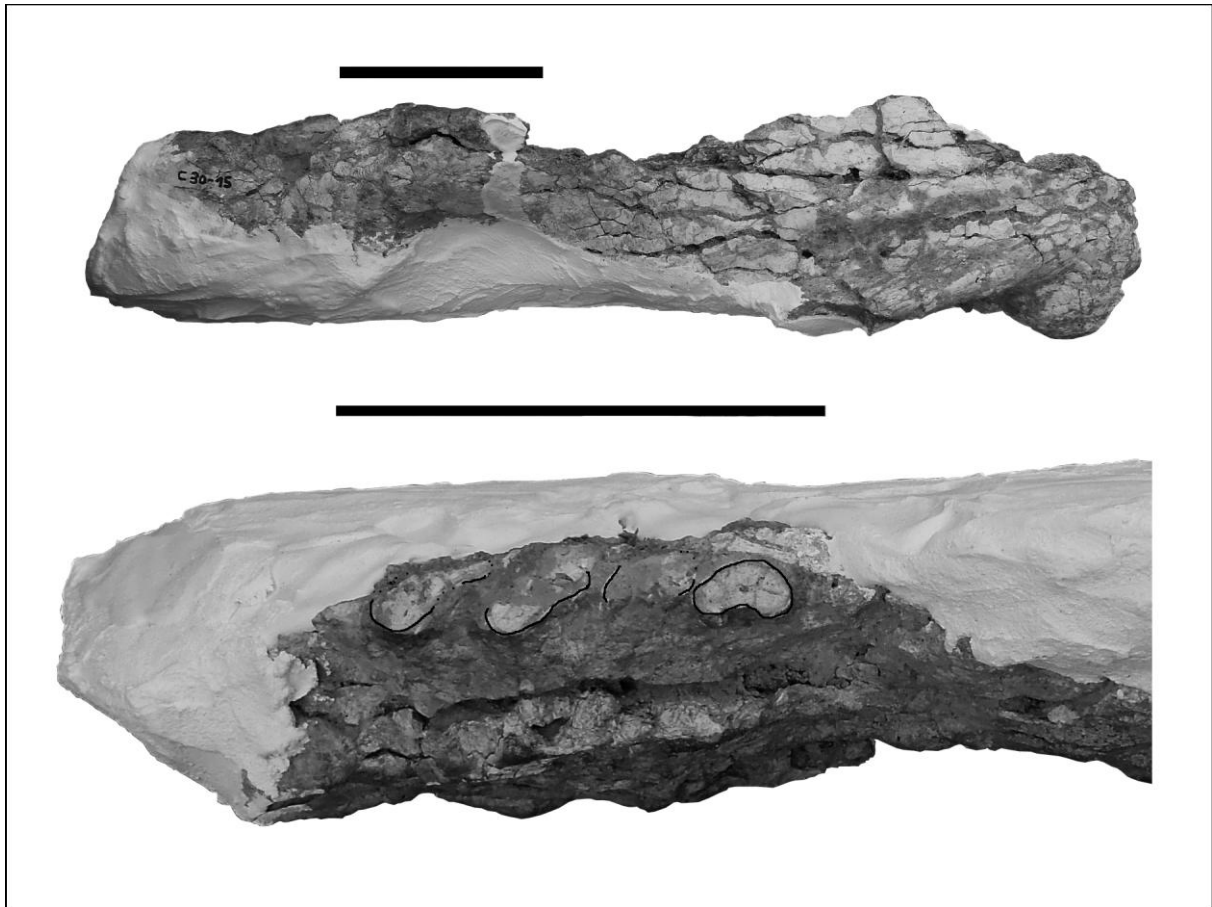


Figura 4.13. Cráneo de cf. *Catonyx* y detalle del paladar destacando la morfología de la dentición. Escala: 10 cm.

***Scelidotherium* Owen, 1839**

***Scelidotherium leptcephalum* Owen, 1839**

Sinónimos:

*Scelidotherium heterogenidens* Ameghino, 1898

*Scelidotherium carlesi* Bosca y Casanoves, 1917

**Material:** húmero izquierdo sin la epífisis proximal (AS BRA2 544, figura 4.14).

**Procedencia geográfica y estratigráfica:** Arroyo Pilatos; Formación Dolores.

Descripción: Es un húmero grande de un individuo juvenil (las epífisis están aun soldadas). Además, la superficie del hueso tiene una apariencia porosa y los accidentes óseos están apenas marcados. El hueso tiene una conformación bastante grácil, con una diáfisis larga que se ensancha notoriamente en ambos extremos. La porción distal es comparativamente más corta que en otros ejemplares del género y en su cara anterior se observa una pequeña fosa supratroclear. Por encima de esta, la superficie del hueso es deprimida.

Medidas: LT: 37,5 cm; AMmh: 9,6 cm; AMdh: 20,5 cm.

Comentarios: El hecho de que se trate de un ejemplar juvenil dificulta el reconocimiento de algunos caracteres. No se conocen húmeros de *S. copei*, aunque muy probablemente serían de mucho menor tamaño que *S. leptcephalum*. Asimismo, la morfología difiere de aquella de *S. bravardi*, que es mucho más grácil y de menor tamaño que *S. leptcephalum*, con los bordes de la diáfisis no rectilíneos y subparalelos, y el borde inferior de la tuberosidad deltoidea que recorre la diáfisis diagonalmente. Al igual que como ocurrió para los húmeros previamente descritos, la morfología se asemeja globalmente a *Scelidotherium leptcephalum*, sobre todo en la robustez no tan extrema como en *C. tarijensis* y la diáfisis levemente más estrecha en la región central, con las crestas de la tuberosidad deltoidea no tan marcadas. Si bien se trata de caracteres de grado (como para el caso de *C. tarijensis*), es posible considerarlos como diagnósticos de *S. leptcephalum*.





Figura 4.14. Húmero de *Scelidotherium leptocephalum* (AS BRA2 544) en vista anterior y posterior. Escala: 10 cm.

**Material:** Húmero izquierdo completo (MPAB 29, figura 4.15).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Grande; Formación Dolores?

Descripción: Es un húmero relativamente grácil y largo. Falta una pequeña porción del ectepicóndilo. La cabeza es de posición central y proyectada posteriormente. El troquín y el troquíter son muy visibles y claramente diferenciados de la cabeza. A pesar de su carácter grácil, la tuberosidad deltoidea es robusta y está recorrida por varias crestas. El cóndilo es comparativamente pequeño y la barra que cierra el foramen entepicondiloideo es un poco más estrecha que en otros ejemplares. No se destaca una fosa supratroclear marcada, como así tampoco una fosa olecraneana. La cara posterior es plana.



Figura 4.15. Húmero de *Scelidotherium leptcephalum* (MPAB 29) en vista anterior y posterior. Escala: 10 cm.

Medidas: LT: 41 cm; AMmh: 10 cm; AMdh: 18 cm.

Comentarios: Los caracteres comentados para este ejemplar y para el anterior permiten su asignación sin dudas a *Scelidotherium leptcephalum*.

Materia: Húmero derecho completo (MMC s/n, figura 4.16).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Desconocida.



Descripción: De todos los húmeros de Scelidotheriinae de Uruguay estudiados éste es el de apariencia más grácil, aunque presenta las crestas en la tuberosidad deltoidea bien marcadas, al igual que la fosa olecranena en la cara posterior. La porción distal es muy conspicua y posee varios surcos, crestas y rugosidades para la inserción de poderosos músculos. El foramen entepicondiloideo, así como la barra que lo limita, son comparativamente pequeños. A diferencia del ejemplar anterior, la cara posterior no es plana, sino que tiende a ser convexa y está recorrida por algunos accidentes.



Figura 4.16. Húmero de *Scelidotherium leptcephalum* (MMC s/n) en vista anterior y posterior. Escala: 10 cm.

Medidas: LT: 37 cm; AMm: 9 cm; AMd: 19cm.

Comentarios: Indudablemente, este húmero corresponde a *S. leptcephalum*, aunque este carece de valor al no poseer información geográfica y estratigráfica asociada.



Figura 4.17. Húmeros de Scelidotheriinae de Uruguay en vista anterior. A-C: *Scelidotherium leptcephalum*; D-E: *Catonyx tarijensis*. Escala: 10cm.

***Scelidotherium cf. leptcephalum***

**Material: Porción posterior de cráneo (MPAB 30, figura 4.18).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cañada Denis, Soriano; Formación Dolores.

Descripción: El cráneo es de tamaño mediano y muestra las suturas bien visibles, lo que junto al aspecto poroso del hueso indica que se trata de un individuo joven. Las crestas temporales se disponen de forma paralela, separadas por un espacio relativamente amplio. La superficie postero-dorsal de la caja craneana es plana y los cóndilos occipitales se proyectan posteriormente. Todos estos caracteres son diagnósticos de *Scelidotherium*. Debido a lo fragmentario del material y a la mala preservación, no es posible apreciar algunos caracteres del basicráneo como la forma de la sutura basiesfenoides-basioccipital y las relaciones entre las apófisis mastoides y paraoccipital. Estos caracteres tienen importantes connotaciones sistemáticas y filogenéticas.

Medidas: ALTMÁX: 10,5 Cm; ACOCC: 9,5 cm; ACRESTEMP: 3,6 cm.

Comentarios: No es posible distinguir en el espécimen algunos detalles anatómicos que según Miño Boilini y Carlini (2009) permiten diferenciar las especies *S. bravardi* (Ensenadense) y *S. leptcephalum* (Lujanense). En base a las limitadas comparaciones que pudieron realizarse es posible asignar este material a *Scelidotherium* sp.



Figura 4.18. Porción posterior de cráneo de *Scelidotherium* cf. *leptocephalum* en vista dorsal y posterior. Escala: 10 cm.



***Scelidotherium* sp.**

**Material: Fémur derecho, sin epífisis proximal (MDF s/n, figura 4.19).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Desconocida.

Descripción: El hueso es muy comprimido en el sentido anteroposterior, con un espesor mínimo de 2 cm sobre uno de los bordes, en la región distal. Los bordes son subparalelos a lo largo de toda la diáfisis y divergen rápidamente en los extremos proximal y distal. El borde diafisiario interno es marcadamente cóncavo, sobre todo en el extremo distal. El epicóndilo es muy expandido en sentido transversal y los cóndilos están visiblemente conectados a la tróclea. Por encima de esta, la superficie del hueso es notoriamente deprimida. El cóndilo interno es visiblemente más grande que el externo y mucho más proyectado posteriormente que este. Varios accidentes a lo largo de todo el espécimen dan cuenta de la importante superficie para la inserción de potentes músculos. Todo el hueso está fuertemente torsionado. La torsión se aprecia colocando ambos cóndilos sobre una superficie horizontal, de esa manera, la porción proximal interna (cabeza) se ubica internamente al cóndilo interno y no en línea recta sobre éste.

Medidas: LTf: 38cm; espesor zona media: 8 cm; AMd: 25,5 cm; AMm: 25 cm.

Comentarios: Como se comentó para otro espécimen, es posible diferenciar géneros de Scelidotheriinae por la morfología del fémur (McDonald, 1987; Miño Boilini, 2012). En este caso, la forma del cuerpo groseramente cuadrangular, con una marcada torsión diafisiaria de por lo menos 40 grados y la concavidad del borde del cuerpo por encima del cóndilo interno, indican que se trata de un ejemplar de *Scelidotherium* sp. No existen caracteres en el fémur que permitan diferenciar a *S. bravardi* de *S. leptcephalum*, por lo que no es posible una determinación taxonómica más precisa. Una vez más, debido a la carencia de cualquier tipo de información asociada a este material su valor paleontológico es muy limitado.



Figura 4.19. Fémur de *Scelidotherium* sp. en vista anterior, posterior y proximal. Escala: 10 cm. Imagen inferior no a escala.

**Cf. *Scelidotherium***

**Material: Fragmento de paladar con M1 parcial, M2 y M3 derechos (FC-DPV 2427, Figura 4.20).**

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo? Queguay, cerca de Guichón; Formación Dolores?

Descripción: El foramen infraorbitario es grande y dirigido hacia adelante. El M1 es muy elongado en el sentido anteroposterior y no está completo. En el M2 se advierte un surco interno bastante marcado que tiende a delimitar dos pequeños lóbulos. El M3 es un poco más pequeño que el M2 y se dispone aproximadamente con la misma orientación que este, pero no muestra los lóbulos marcados.

Comentarios: Perea (1998) asignó este material a cf. *Scelidotherium*, reconociendo que no cuenta con caracteres diagnósticos. La morfología del M2 y M3 no tan triangulares, con lóbulos no muy definidos, muestra cierta afinidad con este género. No obstante, es necesario contar con más elementos para confirmar esta determinación. Es oportuno aclarar que la procedencia estratigráfica de este material no pudo ser confirmada. Perea (1998) asumió que provenía de la Formación Sopas, por la existencia de afloramientos de esta unidad en relativa proximidad al sitio de colecta. Sin embargo, las litologías aflorantes en el área en cuestión se corresponden más precisamente con la Formación Dolores.





Figura 4.20. Fragmento de paladar de cf. *Scelidotherium* (FC-DPV 2427).

#### **Scelidotheriinae g. et. sp. indet.**

**Material:** Fragmento de rama mandibular izquierda con m1-m4 (MGT 717, figura 4.21).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, Tacuarembó; Formación Sopas.

Descripción: El material presenta numerosos clastos tamaño grava y concreciones calcáreas adheridos en su superficie. Se trata de un ejemplar juvenil: el tamaño es pequeño y la superficie del hueso se presenta sumamente porosa. La serie dentaria está completa. El m1 es bilobulado, con ambos lóbulos formando un ángulo interno de más de 90°. Externamente presenta una pequeña columna accesoria. El m2 y el m3 son muy similares en tamaño, elongados y sin lóbulos definidos. El m4 es el más grande, con un lóbulo anterior y otro posterior bien marcados, el posterior fracturado a nivel de la corona.

**Medidas:** Largo total de la pieza: 13 cm; ALTm3: 5,5 cm; Ld: 7,6 cm; Am1: 8 mm; Lm1: 12 mm; Am2: 11 mm; Lm2: 13 mm; Am3: 12 mm; Lm3: 11 mm; Am4: 10 mm; Lm4: 28 mm.

**Comentarios:** Perea (1998) determinó el material como Cf. *Scelidotherium*. Lamentablemente, el espécimen carece de caracteres que permitan su distinción genérica, siendo útiles en este sentido la morfología del borde inferior de la mandíbula y la forma y disposición de la sínfisis mandibular.



Figura 4.21. Mandíbula de Scelidotheriinae g. et. sp. indet. en vista oclusal. Escala: 5 cm.

**Material:** Tibia izquierda (MMC s/n, figura 4.22).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Desconocida.

**Material:** Tibia izquierda (MPAB 2311, figura 4.22).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Río de la Plata, San José; rodada.

**Material:** Tibia derecha (MPAB 2467, figura 4.22).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Arachichú, Soriano; Formación Dolores?

**Material:** Tibia derecha (MPAB 3380, figura 4.22).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Desconocida.

Descripción comparada: Todos los especímenes son bastante conservadores en cuanto a su morfología, siendo elongados y estrechos en la zona media de la diáfisis (sobre todo el ejemplar MPAB 3380), lo que los asemeja más a las tibias de los lestodontinos. La cara anterior es visiblemente plana, deprimiéndose levemente en la zona distal, generando una concavidad (depresión) con diferentes grados de expresión, más marcada en el espécimen MPAB 2467. Los anchos máximos transversos de la epífisis son subiguales, estando presente en algunos casos evidencia de la fusión proximal con la fíbula. Sin embargo, el ancho anteroposterior es bastante variable, siendo el espécimen MPAB 2311 el más ensanchado y el MMC s/n el más comprimido. La cara posterior en todos los ejemplares es muy similar, cóncava y recorrida por algunas crestas más o menos marcadas. Todos los especímenes se asemejan en la configuración de las facetas articulares distales, caracterizándose por la presencia de una faceta externa de grado variable de profundidad para la articulación con el astrágalo. Esta faceta responde a la modificación morfofuncional de los pies y parte de los miembros posteriores para el movimiento pedolateral (McDonald, 2012) y no está presente, o lo está de forma muy leve, en las tibias de los milodontinos y lestodontinos.

Comentarios: McDonald (1987) y Miño Boilini (2012) mencionan que las diferencias genéricas a nivel de la tibia son muy sutiles, existiendo una leve tendencia al engrosamiento en la zona media en *Scelidotherium* respecto de *Catonyx*. McDonald (1987) y Pujos (2000) mencionan la presencia de una barra sobre la cicatriz de inserción del músculo *semimembranosus*, aunque Cartelle (2009) no menciona este carácter. Entendemos que, de manera similar a lo que ocurre con el foramen entepicondiloideo, este carácter es muy débil (ver capítulo 7). Por tanto, creemos que las tibias carecen de suficientes y claros elementos diagnósticos. Por la existencia de similitudes globales en base a comparaciones con una muestra representativa de especímenes, los elementos óseos aquí descritos no se corresponden con *Proscelidodon*, *C. cuvieri* y *Valgipes*, pudiendo tratarse entonces tanto de *Scelidotherium* como de *C. tarijensis* o *C. chiliensis*. Por el momento, no es posible una determinación más precisa.

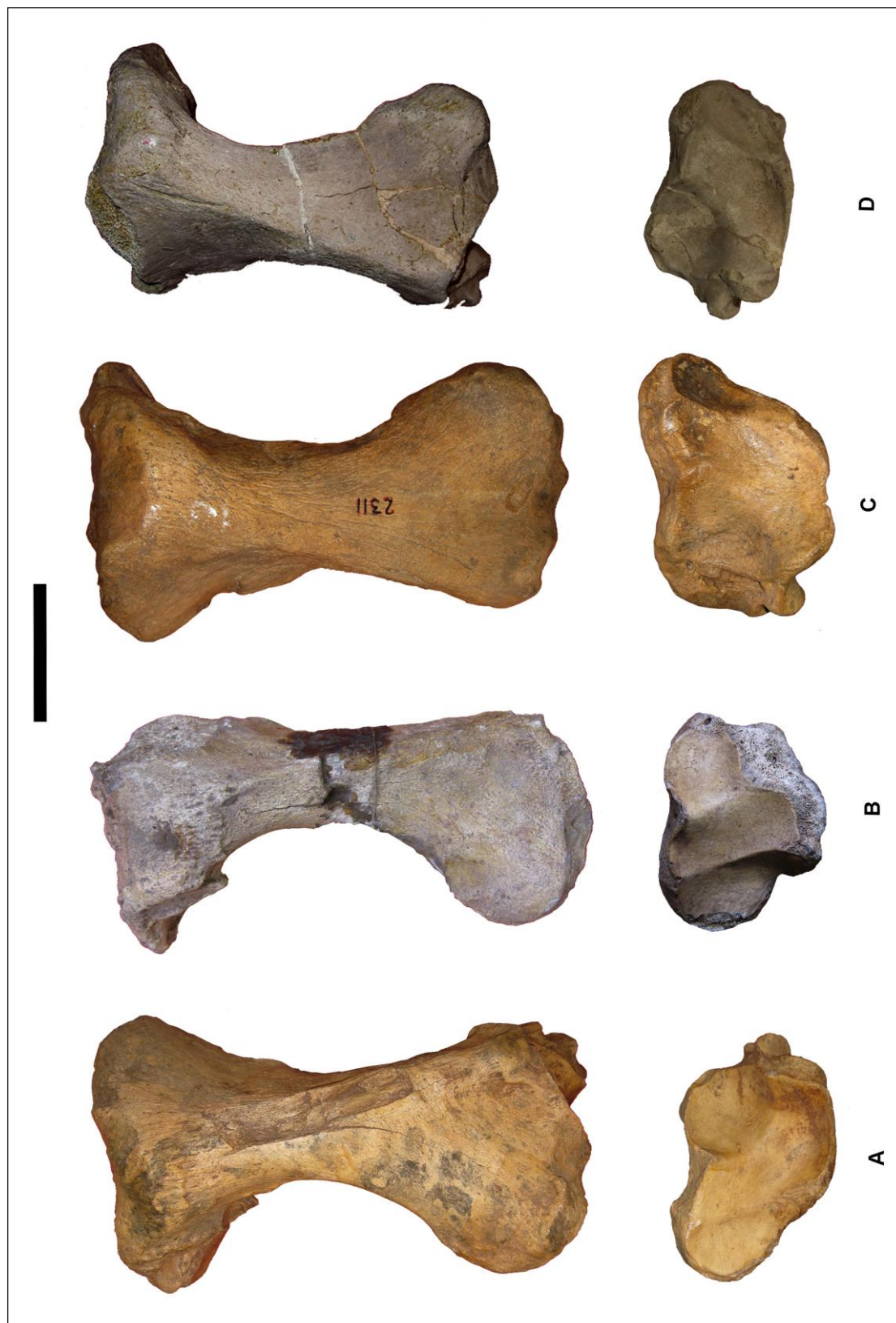


Figura 4.22. Tibias de Scelidotheriinae g. et. sp. indet. en vista anterior y distal: A, MPAB 2467; B, MPAB 3380; C, MPAB 2311; D, MMC s/n. Escala: 10 cm.

**Material:** Astrágalo izquierdo (MMC s/n, figura 4.23).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Desconocida.

Descripción comparada: El espécimen se encuentra bien preservado y es conservador en su morfología, incluso comparado con el espécimen de *Proscelidodon* descrito más arriba. La apófisis odontoides es elongada y levemente redondeada en su extremo. La faceta para el cuboides es fuertemente excavada y en la cara ventral está separada de la faceta para el calcáneo por un surco poco profundo. Se observa la faceta lateral articular para la fíbula relativamente excavada.

Comentarios: La morfología es conservadora. El tamaño está dentro del promedio de *Scelidotherium* y *Scelidodon*. Según McDonald (1987) la carilla excavada para la articulación fibular está presente sólo en *Proscelidodon*, pero se descarta este género por el tamaño.



Figura 4.23. Astrágalo de Scelidotheriinae g. et. sp. indet. en vista fibular y ventral. Escala: 4 cm.

Se listan a continuación algunos especímenes que pueden asignarse a Scelidotheriinae (figura 4.24) cuyo carácter muy fragmentario impide una determinación más precisa. En algunos casos, su valor es muy limitado debido a que se desconoce cualquier tipo de información asociada.

Distal de húmero derecho (MPAB 3636) [Arroyo Asencio, Soriano].

Distal de húmero izquierdo (FC-DPV 2763) [sin datos].



Rama mandibular derecha, juvenil (MPAC 185) [sin datos].

Molariforme (MPAB 131) [Arroyo Perico Flaco, Soriano].

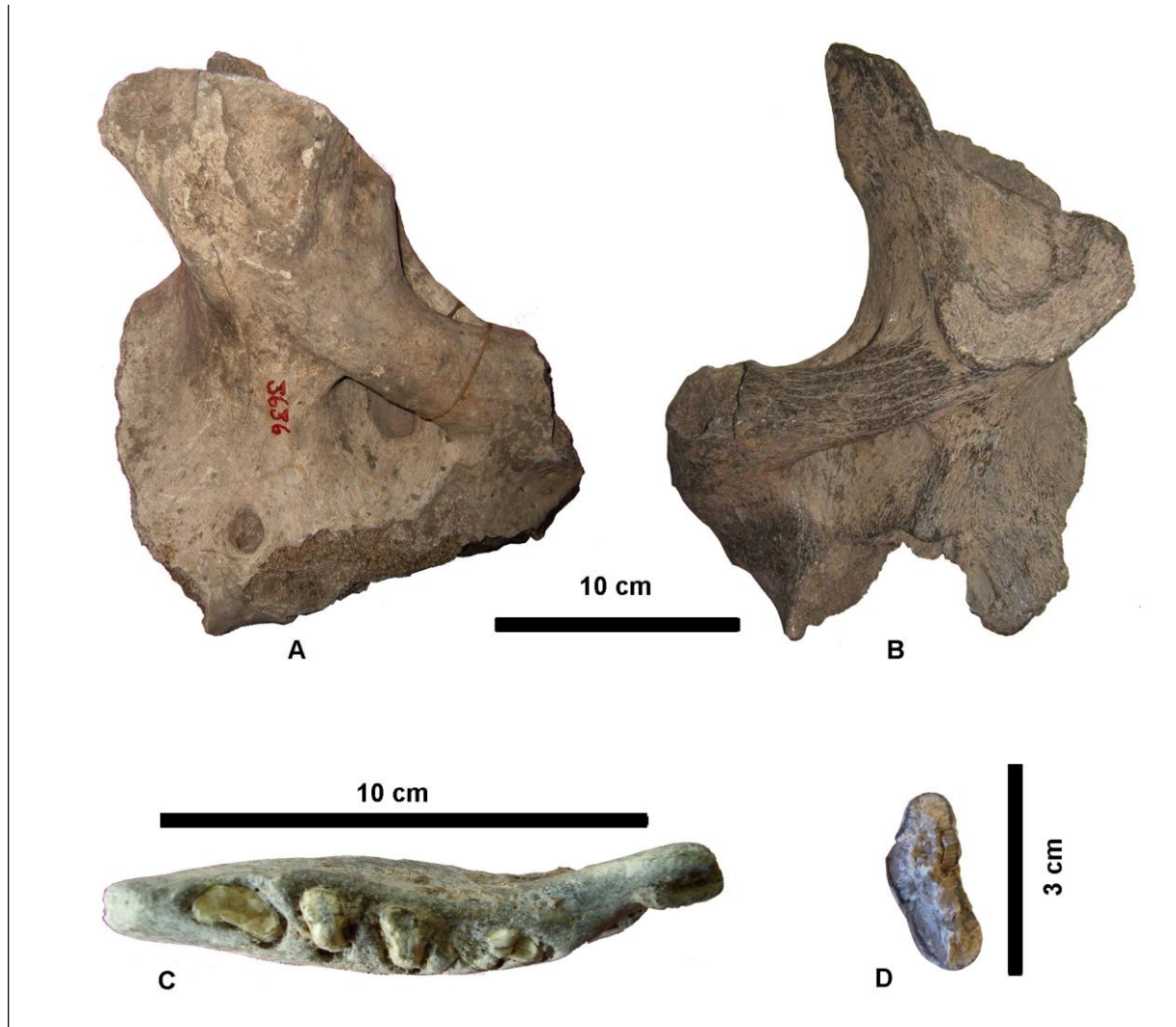


Figura 4.24. Materiales asignados a Scelidotheriinae g. et. sp. indet.. A, MPAB 3636; B, FC-DPV 2763, C, MPAC 185; D, MPAB 131.

## CAPÍTULO 5

### ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Como se describió en el capítulo 2, a partir de la información recabada por McDonald (1987) se generó una matriz que incluyó 48 especímenes de colecciones de todo el mundo, con los cuales se realizaron una serie de análisis estadísticos (tabla 5.1). Es importante aclarar que debido a la cantidad y calidad de información que brindan, se utilizaron en estos análisis únicamente los cráneos. Si bien hay caracteres importantes en la mandíbula y algunos elementos post craneanos, existen pocos especímenes que preserven esos elementos asociados al cráneo y su utilización hubiera debilitado, o incluso hubiera hecho imposible, la realización de los análisis al trabajar con un  $n$  muy reducido. El objetivo central que persiguen los análisis estadísticos realizados es encontrar variables que permitan explicar la heterogeneidad morfológica dentro de la subfamilia y describir cuantitativamente la variabilidad del grupo.

Tabla 5.1: Ejemplares utilizados en todos los análisis estadísticos.

<b>Taxón</b>	<b>Número colección</b>	<b>Localidad</b>
<i>S. l. (S. bravardi type)</i>	BM (NH) 37626	Río de la Plata, Buenos Aires
<i>S. l. (S. carlesi type)</i>	MV 64-7	Río Salado, Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 127S	Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 549S	Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 702S	Playa las Palomas, Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MLP 3-671	Olavarría, Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MLP 3-401	Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 9S	Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MNHNF PAM 228	Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 12S	Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 128S	Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 1155M	Santa Clara, Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MACN 8678	Punta Piedras, Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 31S	Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 157S	Mar del Plata, Buenos Aires
<i>S. leptcephalum</i>	MMP 458S	Cano de desagua, Buenos Aires
<i>S. parodii</i>	MACN 5108 tipo	Miramar, Buenos Aires
<i>C. tarijensis type</i>	MNHN TAR 1260	Tarija
<i>C. tarijensis</i>	FMNH 14243	Tarija
<i>C. tarijensis</i>	MUT 166	Tarija
<i>C. tarijensis</i>	MUT 32	Tarija



<i>C. tarijensis</i>	MUT 298	Tarija
<i>S. capellini</i>	MMP 1266M	Mar del Plata, Buenos Aires
<i>C. tarijensis</i>	FC DPV 805	Puerto Arazatí, San José, Uruguay
<i>C. chiliensis</i> type	BM (NH) M 2819	Tamarugal, Tarapaca, Chile
<i>C. chiliensis</i>	BM (NH) M 2820	Tamarugal, Tarapaca, Chile
<i>C. chiliensis</i>	ROM 4572	La Carolina, Guayas, Ecuador
<i>C. chiliensis</i>	ROM 2089	La Carolina, Guayas, Ecuador
<i>C. chiliensis</i>	ROM 2088	La Carolina, Guayas, Ecuador
<i>C. chiliensis</i>	ROM 2086	La Carolina, Guayas, Ecuador
<i>C. chiliensis</i>	ROM 2114	Talara, Piura, Perú
<i>C. cuvieri</i>	ZMUC 1667	Lapa da Escrivania 1, MG, Brasil
<i>C. cuvieri</i>	ZMUC 1668	Lapa Bahu, MG, Brazil
<i>C. cuvieri</i>	ZMUC 9185	Lapa da Escrivania, MG, Brasil
<i>C. cuvieri</i>	ZMUC 3337	Lapa dos Tatus, MG, Brazil
<i>C. cuvieri</i> ( <i>P. brongniarti</i> type)	ZMUC uncat	Lapa da Pedra dos Indios 4, MG, Brasil
<i>C. cuvieri</i>	MAMC 18	Arroyo Aparicio, Canelones, Uruguay
<i>C. cuvieri</i>	MPAC 418	Arroyo Chileno, Colonia, Uruguay
<i>P. patrius</i> type	MACN A 223	Montehermoso, Buenos Aires
<i>P. patrius</i> (type <i>S. pendolai</i> )	MACN 8075	Buenos Aires
<i>P. patrius</i>	MLP 3-672	Montehermoso, Buenos Aires
<i>P. patrius</i>	MACN 9524	Montehermoso, Prov. Buenos Aires
<i>P. patrius</i>	MACN 8076	Montehermoso, Buenos Aires
<i>P. rothi</i> type	MLP 3-762	Barranca de los Lobos, Buenos Aires
<i>P. rothi</i>	MMP 1001M	Bajada de los Lobos, Buenos Aires
<i>P. gracillimus</i> type	MACN 8470	Las Huayquerias de san Carlos, Mendoza
<i>P. gracillimus</i>	MLP 66-XII-135	Guamini, Buenos Aires

La matriz original de datos (tabla 5.2) fue transformada (transformación *log*) y con esos datos se realizaron los análisis. Se realizó un análisis discriminante de tipo *forward stepwise* (por pasos). Con esta estrategia las variables se van incorporando de a una al modelo discriminante y es posible, así, evaluar la contribución individual de cada una. Esta técnica brinda funciones discriminantes canónicas, procedimientos de clasificación y criterios de selección a partir de un grupo de variables discriminantes. El análisis discriminante arrojó dos funciones canónicas discriminantes (número de grupos menos 1) tras 9 pasos (tabla 5.3) Las funciones discriminantes (ortogonales e independientes entre sí) se extraen de manera jerárquica, de tal forma que la primera función explica el máximo posible de las diferencias entre los grupos, la segunda función explica el máximo de las diferencias aun no explicadas y así sucesivamente hasta alcanzar el 100% de las diferencias existentes.

Tabla 5.2: Tabla original de datos sin transformar. Sl: *S. leptocephalum*; Sp: *S. parodii*; Cta: *C. tarijensis*; C.ch: *C. chiliensis*; Ccu: *C. cuvieri*; Pp: *P. patrius*; Pr: *P. rothi*; Pg: *P. gracillimus*.

taxón/carácter	lpmxM1	lmxM1	lM1occ	allength	lpalate	lM5occ	ltempfossa	wmastpr	woccond	hocciput	winfrfor	anglepal
Sl1	154	113	361	104	181	260	206	145	93.6	89.2		12
Sl2	160	112	366	101	179	268	235	146	106	92.1	70.7	17
Sl3	138	104	369	103	154	267	224	153	102	98.1	67.7	24
Sl4	160	120	359	97.1	194	266	226	155	102	88.7	77	17
Sl5		101	368	100	217	269	225	148	87.6		61.9	
Sl6	163	107	379	110	193	268	250	145	101	88.9	72.2	13
Sl7	157	96.3	338	106	194	236	215	137	90.1	91.5	70	10
Sl8		112	311	90.5	168	224	201	120	84.1	80.8	60.3	17
Sl9		108	336	94.7		250	203	139	97.6	86.1	64	
Sl10			368	107	165	262	229	144		90	79.7	18
Sl11			337	95.2	171	244	219	146	99.7	92.2	70.2	15
Sl12	167	128	375	105	194	274	239	161	116	100	75	25
Sl13	161	125	363	107	222	258	202	149	98.6	88.4	81.5	14
Sl14		143	399	110	224	286	228	150	116	98.1	79.6	18
Sl15	155	117	340	97.8	180	238	213	138	102	87.1	63.6	15
Sl16	113	90.7	296	84.8	150	215	202	123	89.2	81.1	61.7	16
Sp		38.3	216	65.2	100	153	140	93	65.7	62.3	49.2	28
Cta1		86.9	416				255	166	109	103	84	
Cta2	123	90	401	116	180	288	288	170	114	116	87.2	
Cta3		57.6	399	122	164	282	265	149	106	103	70.7	25
Cta4		65.8	398	117		283	284	160	109		70	
Cta5		99.8	402	126	214	274	256				87	24
Cta6	151	88.9	431	135	216	295	299	188	124	118	93.4	23
Cta7	131	84.5		123	202						87.5	
Cch1				97		239	248	149	99.9	91.1	72.5	
Cch2				88.5		242	254	154	103	88.7	66.8	
Cch3		81.9	402	126	183	275	243	152	113	97.9	85.8	30
Cch4		84.4	411	121	185	288	285	167	119		83.3	27
Cch5		80	377	121	182	253	234	156	112	98.1	76.5	28
Cch6		78.7	390	115	179	271	239	150	107	96.8	77.6	32
Cch7		67.7	368	113	150	254	252	145	113	95.1	85.3	25
Ccu1		72.6	319	96.3	176	218	219	147	89.7	97.3	71.2	20
Ccu2							231	142	100	95.7		
Ccu3		72.4		105	179						77.3	32
Ccu4		67.5		112	181							17
Ccu5	66.3	44.7		84.5	121			127		81	56.5	20
Ccu6	109.6	78.6	365	105.8	170	255	260	150	112.2	101	69	22
Ccu7	72.8	64.1	335	96.9	109.3	234	250		98	99.9	80.8	30
Pp1		55.1	257	77.3	131	180	170	99.4	61.5	68	55.2	15
Pp2		38.3	216	65.2	100	153	140	93	65.7	62.3	49.2	28
Pp3		53.3	264	80.6	125	186	185	107	67.5	77.2	57.4	27
Pp4		37	237	71.3	110	168	163	97.3	67.5	70.4	50.8	15
Pp5		57.3	273	76.5	136	198	179	108	74.7	75.1	57.7	18
Pp6	82.5	58		84.6	132						48	
Pr1		58.3		93.6	152		194				63.3	21
Pr2	79.6	43.1	297	87.7	140	210	204	119	87.8	80.9	68.4	17
Pg1		34	218	69.5	99	150	134	86	58	52.4		
Pg2						167	158	98	66.4	62.2		

El estadístico Lambda de Wilks indica cuáles variables independientes contribuyen significativamente a las funciones discriminantes. Este estadístico puede asumir valores entre 0 (discriminación perfecta) y 1 (no discriminación). Si el valor del Lambda de Wilks para una variable es bajo, significa que las medias (centroides) de los grupos están muy distantes entre sí, o sea, esos grupos son bien separados por dicha variable.

Tabla 5.3: Resumen del análisis discriminante. En negrita valores con significación. *Step 9. N of variables in model: 9; Grouping: Genus (3 groups). Wilks' Lambda: 0.00944 approx. F (18.74) = 38.201 p < 0.0000.*

N=48 variables	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (2,37)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
<b>lpmxM1</b>	<b>0,029830</b>	<b>0,316478</b>	<b>39,95595</b>	<b>0,000000</b>	<b>0,425261</b>	<b>0,574739</b>
wmastpr	0,009651	0,978152	0,41322	0,664534	0,112715	0,887285
<b>lmxM1</b>	<b>0,017123</b>	<b>0,551328</b>	<b>15,05537</b>	<b>0,000016</b>	<b>0,236349</b>	<b>0,763651</b>
<b>lpalate</b>	<b>0,013947</b>	<b>0,676888</b>	<b>8,83098</b>	<b>0,000732</b>	<b>0,149765</b>	<b>0,850235</b>
<b>anglepal</b>	<b>0,012185</b>	<b>0,774762</b>	<b>5,37831</b>	<b>0,008905</b>	<b>0,782410</b>	<b>0,217590</b>
<b>IM1occond</b>	<b>0,013153</b>	<b>0,717763</b>	<b>7,27452</b>	<b>0,002166</b>	<b>0,053390</b>	<b>0,946610</b>
<b>IM5occond</b>	<b>0,013881</b>	<b>0,680113</b>	<b>8,70138</b>	<b>0,000799</b>	<b>0,051090</b>	<b>0,948910</b>
lalvser	0,010854	0,869750	2,77049	0,075647	0,248247	0,751753
<b>hocciput</b>	0,010145	0,930528	1,38119	0,263932	0,155772	0,844228

En este análisis en concreto, de acuerdo a la Lambda de Wilks, las variables que más contribuyen a la diferenciación de los tres grupos involucrados (*Scelidotherium*, *Catonyx* y *Proscelidodon*) son: lpmxM1, lmxM1, lpalate, anglepal, IM1occ y IM5occ. Las variables wmastproc, allength y hocciput también fueron incluidas en las funciones discriminantes, pero su contribución en la discriminación no fue significativa. Tras cada paso del análisis el valor de la lambda de Wilks va disminuyendo, lo que indica que, conforme van incorporándose variables al modelo, los grupos van estando cada vez menos solapados.

La tabla o matriz de predicción (tabla 5.4) permite determinar la performance del análisis. Este procedimiento se realiza para efectuar la clasificación de los mismos casos utilizados para obtener la función discriminante, lo que permite comprobar el grado de eficacia de la función desde el punto de vista de la clasificación. Esta matriz contiene, en las filas, las distintas categorías observadas de las variables dependientes y, en las columnas, las categorías esperadas. En una predicción 100% correcta —como en este caso—, todos los casos se ubican en la diagonal de la matriz; es decir, el análisis pudo clasificar correctamente a todos los especímenes de Scelidotheriinae estudiados, ubicándolos en uno de los tres grupos preestablecidos —*Proscelidodon*, *Catonyx* y *Scelidotherium*—, en base a la menor distancia cuadrada de Mahalanobis. Debido a que estos resultados son satisfactorios, la función discriminante obtenida puede utilizarse para clasificar futuros casos en los que, conociendo los valores de las variables independientes, se desconozca el grupo al que pertenecen.

Tabla 5.4. Matriz de clasificación: filas: categorías observadas; columnas: categorías esperadas.

	<b>Percent correct</b>	<b><i>Scelidotherium</i> p = 0.35417</b>	<b><i>Catonyx</i> p = 0.43750</b>	<b><i>Proscelidodon</i> p = 0.20833</b>
<i>Scelidotherium</i>	100	17	0	0
<i>Catonyx</i>	100	0	21	0
<i>Proscelidodon</i>	100	0	0	10
Total	100	17	21	10

Teniendo en cuenta los valores de las medias de las variables canónicas discriminantes (tabla 5.5), se puede observar que la primera función permite discriminar muy bien los especímenes de *Scelidotherium* tanto de los de *Catonyx* como de los de *Proscelidodon*. Esto debido a la ubicación del centroide (punto imaginario que tiene coordenadas que representan la media del grupo para cada variable y la posición espacial típica para este grupo) para *Scelidotherium*, localizado en la porción negativa del eje, mientras que para *Catonyx* y *Proscelidodon* el centroide se ubica en la región positiva (tabla 5.5 y figura 5.1). Por esta misma razón, la segunda función discriminante permite diferenciar claramente a *Proscelidodon* de *Scelidotherium* y *Catonyx*. El gráfico referido proporciona un resumen visual de las relaciones entre los grupos y revela la forma y dispersión de cada uno, permitiendo además descubrir si estos están o no solapados. Es importante señalar que la muestra de los ejemplares de *Catonyx* incluye las especies *C. cuvieri*, *C. tarijensis* y *C. chiliensis*, las últimas dos incluidas por muchos autores en «*Scelidodon*». Nuestros análisis permiten distinguir con buen soporte a *Catonyx* de los otros dos géneros, apoyando previas interpretaciones de la sinonimia de ambos géneros. Por su parte, *Proscelidodon* muestra más dispersión de sus individuos en el espacio multivariado respecto a los otros dos géneros. Esto quizá esté indicando que las especies incluidas en el género podrían corresponder a géneros diferentes, por lo que sería recomendable, en un futuro, reevaluar el *status* de las especies de *Proscelidodon*.

Tabla 5.5. Medias de las variables canónicas discriminantes.

<b>Group</b>	<b>Root 1</b>	<b>Root 2</b>
<i>Scelidotherium</i>	-5.20503	0.22856
<i>Catonyx</i>	3.10754	1.77465
<i>Proscelidodon</i>	2.32271	-4.11532

La tabla de coeficientes estandarizados (tabla 5.6) contiene una versión estandarizada de los coeficientes de la función canónica discriminante. Estos coeficientes son independientes de la métrica original de las variables discriminantes y, por lo tanto, son preferibles a los coeficientes brutos, sobre todo cuando las variables tienen una métrica muy diferente. El valor absoluto de los coeficientes estandarizados de las variables canónicas muestra la importancia relativa de las variables independientes en cada una de las dimensiones. En este sentido, en la primera función discriminante las variables que tienen «más peso» son: IM5occ, lmxM1, IM1occ, lpalate y lpmxM1. Mientras tanto, en la segunda función discriminante las variables más significativas son IM1occ y IM5occ, con un aporte significativamente mayor que el resto. Esta capacidad discriminativa viene dada por el autovalor (*eigenvalue*), que es el cociente entre la variación debida a las diferencias entre los grupos y la variación que se da dentro de cada grupo. En este caso, el autovalor indica que la primera función discrimina mejor a los grupos que la segunda función, explicando además el 75% de la varianza.

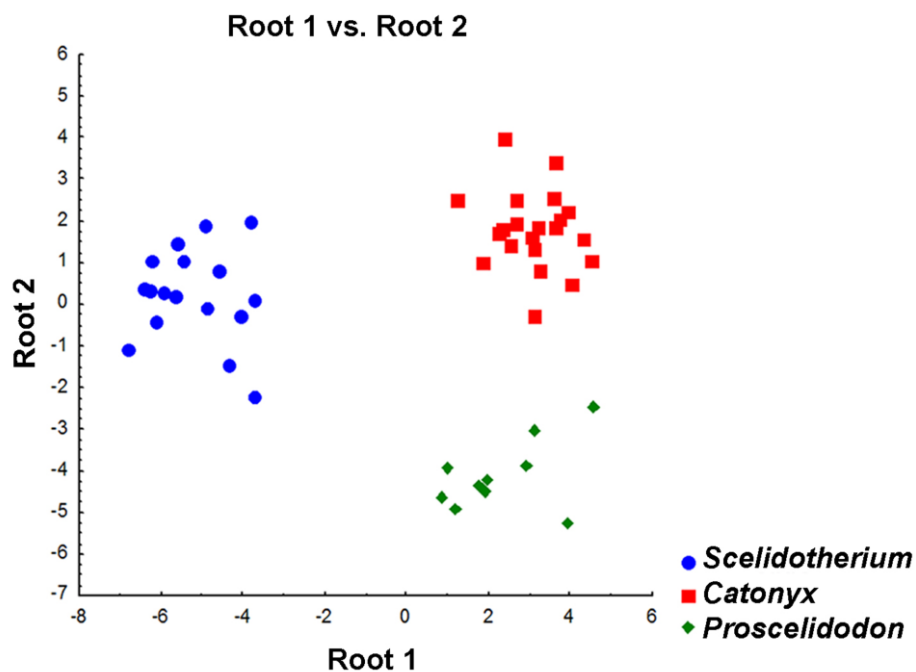


Figura 5.1. Resultado gráfico del análisis discriminante. Se observan los 3 géneros representados en el espacio multivariado.

Las variables implicadas en la discriminación de los grupos son aquellas que tienen que ver con la longitud, mientras que las relacionadas a los «anchos» han sido excluidas de los modelos o incluidas

con poca significación. En la figura 5.2 se muestra un resumen de las variables en las que se basa la discriminación de los géneros, indicándose sus valores máximos, mínimos, medias y desvíos estándar.

Tabla 5.6: Coeficientes estandarizados de las funciones canónicas discriminantes.

<b>Variable</b>	<b>Root 1</b>	<b>Root 2</b>
lpmxM1	-1.19428	0.56184
wmastpr	0.33105	0.32861
lmxM1	-1.40283	-0.23545
lpalate	1.32999	-0.76607
anglepal	0.51161	0.22248
IM1occ	1.38848	2.03305
IM5occ	-2.32890	-1.17388
allength	0.74470	-0.05815
hocciput	0.63981	0.26902
Eigenval	15.94029	5.25298
Cum.Prop	0.75214	1.00000



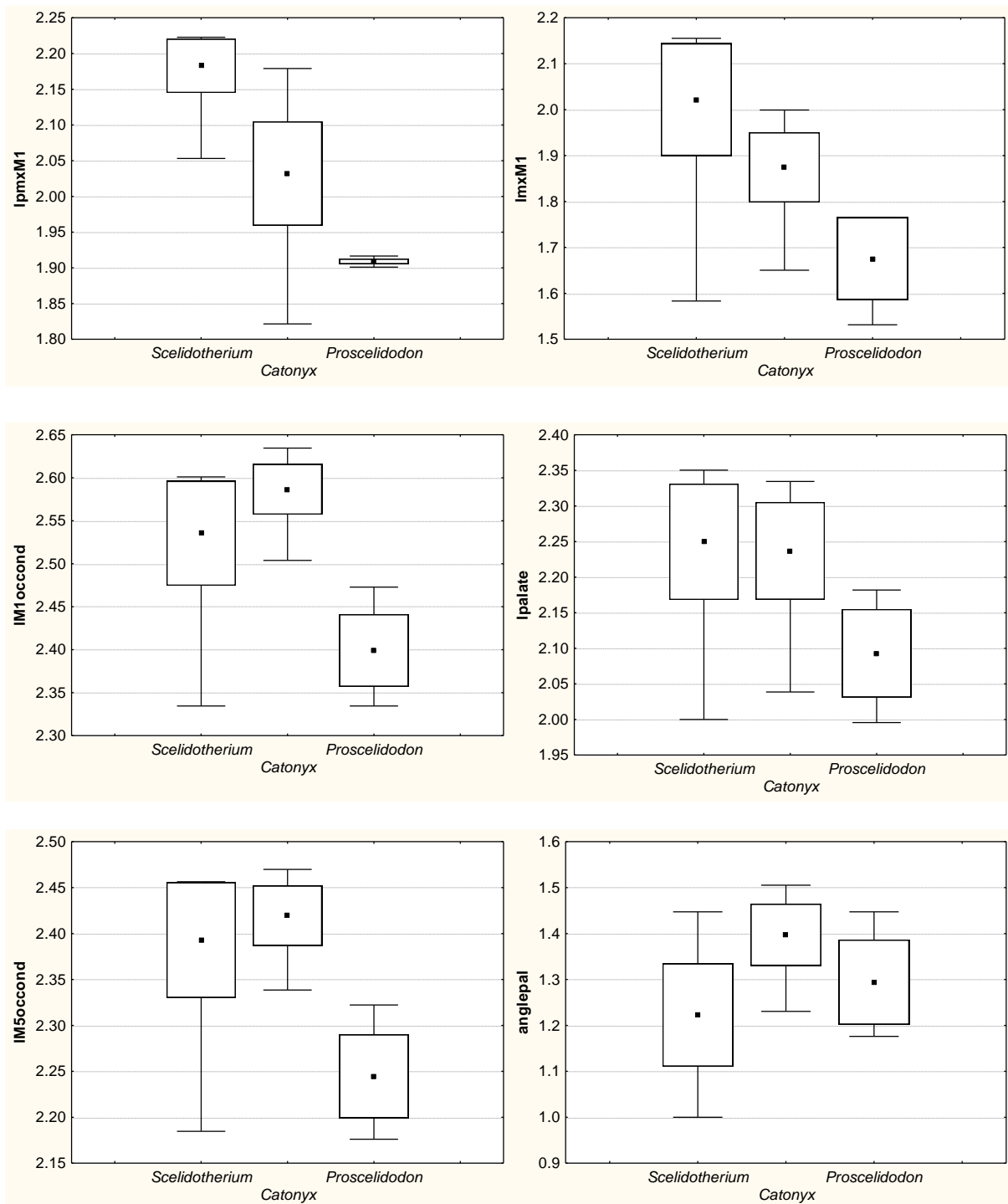


Figura 5.2: Resumen gráfico de las variables en las que se basa la discriminación de los géneros. Se indican los valores máximos, mínimos, medias y desvíos estándar.

Con el fin de evaluar el grado de variabilidad intraespecífica, los especímenes MAMC 18, MNHNU 543 y MMLR 302 de *C. cuvieri* descritos en el capítulo precedente fueron comparados entre sí y con

otros esclidoterinos (tabla 5.7). El resultado de la comparación puede verse en el diagrama de proporciones de la figura 5.3. En lo que respecta al carácter C (longitud de la serie dentaria), MMLR se aproxima más a *C. cuvieri* que los otros dos (MAMC 18 y MNHNU 543), que son más pequeños. En cuanto al carácter D (altura de la mandíbula a nivel de m3), los ejemplares MNHNU 543 y MCMC 18 son similares entre sí, pero difieren del ejemplar de *C. cuvieri* de Brasil en el cual es más baja. El espécimen MMLR 302 tiene el valor más alto de todos para este carácter. Comparando el carácter F (D/C), se evidencia que las mandíbulas MNHNU 543 y MMLR 302 son idénticas, pero difieren de *C. cuvieri*, en la cual esa proporción es menor. Teniendo en cuenta todas estas observaciones, es posible concluir que los ejemplares MNHNU 543 y MMLR 302 son más similares entre sí que con MAMC 18. MMLR 302 es más grande y alta que MNHNU 543, pero mantiene proporciones similares.

Tabla 5.7. Tabla comparativa de algunos caracteres de MNHNU 543, MMLR 302 y MAMC 18 con S.l (*S. leptcephalum*, MNHNF PAM 228), C.cu (*C. cuvieri*, ZMUC 3540), C.ch (*C. chiliensis*, ROM 4571 y ROM 3846) y C.ta (*C. tarijensis*, MMP 1266M). A: longitud de la mandíbula; B: longitud de la sínfisis mandibular; C: longitud de la serie dentaria; D: altura a nivel de m3; E: ángulo sinfusal; F: relación D/C; G: relación C/B.

carácter	S.l.	C.ch	C.ch.	C.ta	C.cu	MNHNU543	MAMC18	MMLR 302
A	393	340	370	457				
B	173	121	129	167	130			
C	97,7	109	122	136	109	102,2	108,5	118,5
D	86,4	72	78,1	117	72,4	82,4	79	96,7
E	10	30	33	25	26			
F	0,88	0,66	0,64	0,86	0,66	0,81	0,73	0,82
G	1,7	1,1	1	1,23	1,19			

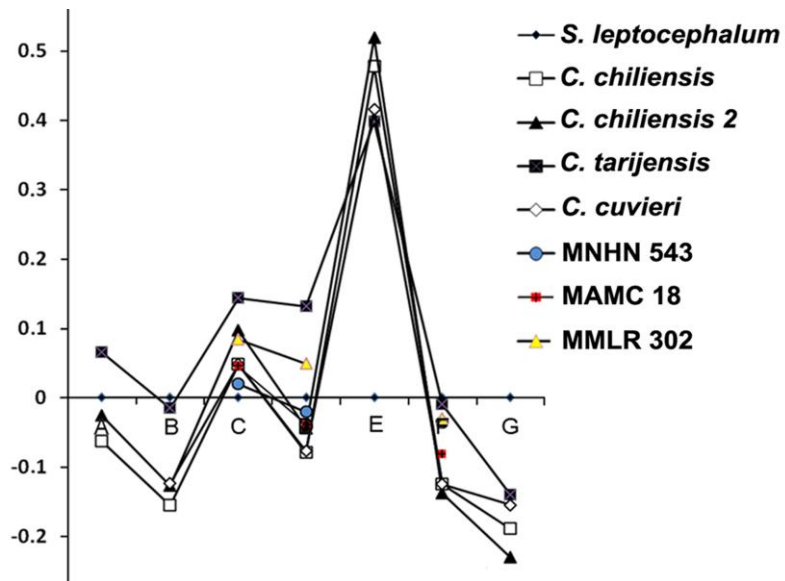


Figura 5.3. Diagrama comparando las proporciones de las mandíbulas de los especímenes MNHNU 543, MMLR 302 y MAMC 18 con *S. leptocephalum* (MNHNF PAM 228), *C. cuvieri* (ZMUC 3540), *C. chiliensis* (ROM 4571, ROM 3846) y *C. tarijensis* (MMP 1266M). A: longitud de la mandíbula; B: longitud de la sínfisis mandibular; C: longitud de la serie dentaria; D: altura a nivel de m3; E: ángulo sinfisal; F: relación D/C; G: relación C/B.

CAPÍTULO 6

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

En esta sección se muestran algunos resultados de los análisis filogenéticos preliminares obtenidos a partir de la matriz generada por McDonald y Perea (2002), modificada por Cartelle *et al.* (2009) e incorporando los nuevos restos craneanos de Uruguay (tabla 5.1). La inclusión de los especímenes uruguayos permitió mejorar la codificación de algunos caracteres de *C. cuvieri*, aunque introdujo ambigüedad en otros. Asimismo, una nueva comparación y evaluación de algunos caracteres motivaron un cambio en la codificación original.

Tabla 6.1. Matriz de base para los análisis filogenéticos. *Character matrix editor for matrix «Character Matrix»*. Type of matrix: Standard Categorical Data (compacted). Number of characters: 27. Number of taxa: 11. Number of characters excluded: 0. Proportion of missing data: 0.06734007. Proportion of inapplicable codings: 0.0.

<u>Taxón</u>	<u>caracteres</u>
<i>Nematherium</i>	000??0000001000000000000000
<i>N.flabellatum</i>	110??0101?0????? 01011?10000
<i>P.gracillimus</i>	000000101000000000110111??0
<i>P.patrius</i>	0100000110010010011101110?0
<i>P.rothi</i>	01000101010000??1?1101110?0
<i>S.copei</i>	1011100100101100110111110?1
<i>S.leptocephalum</i>	101110010010110011011111011
<i>C.cuvieri</i>	0100101111?1001101010111100
<i>C.chiliensis</i>	010111111101001101010111000
<i>C.tarijensis</i>	010111111101001101010111000
<i>V.bucklandi</i>	111111111100001100110111000

La búsqueda exhaustiva con 1000 réplicas arrojó 13 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 46 pasos. Uno de los problemas de este análisis resulta de la información parcial que porta la matriz por el número de entradas faltantes. Para el software no es posible utilizar los taxa con entradas faltantes en los algoritmos de optimización de caracteres (*branch-swapping*). Por lo tanto, el número de pasos posibles —el costo filogenético— de ese carácter faltante lleva el mismo número de pasos en cualquier árbol, por lo que, finalmente, no ayuda a seleccionar uno u otro árbol.

El consenso estricto de los 13 árboles (figura 6.1) muestra una politomía basal que incluye a *Nematherium*, *Neonematherium*, *P. gracillimus*, *P. patrius*, *P. rothi*, *C. cuvieri*, *C. chiliensis*, *C. tarijensis* y *V. bucklandi*. Únicamente se resuelve el nodo que agrupa a las especies del género *Scelidotherium*, ya que este clado es el único que está presente en el 100% de los árboles, sustentado por al menos 14 sinapomorfías (figura 6.2). El árbol de consenso de mayoría (figura 6.3), que retiene los clados que están presentes en la mayoría (más del 50%) de los árboles, logra un grado mayor de resolución de las relaciones. Se puede ver que *P. gracillimus* aparece en el 100 % de los árboles como la especie más ancestral, hermana del resto de los esclidoterinos. A su vez, no queda resuelta la politomía que reúne por un lado a *S. copei* y *S. leptocephalum* entre sí —100 %— con el resto de las especies.

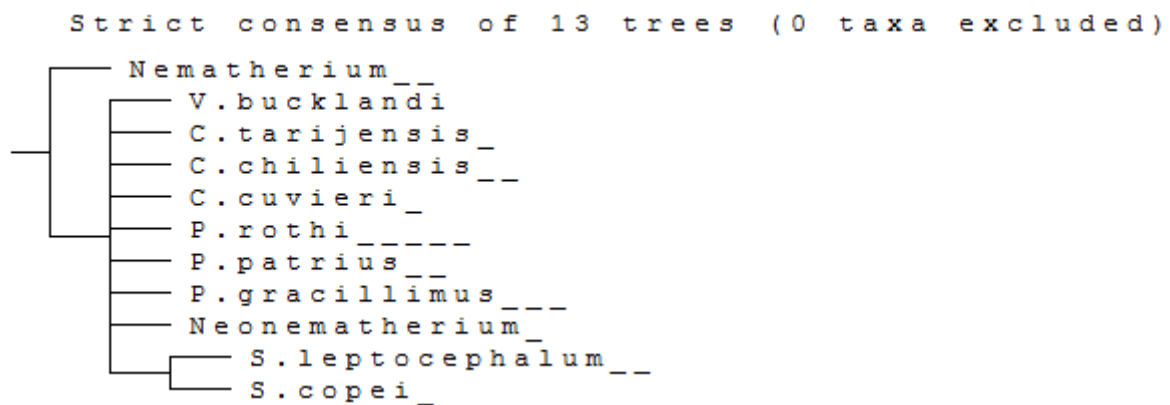


Figura 6.1: Árbol de consenso estricto calculado a partir de los 13 árboles obtenidos en la búsqueda.

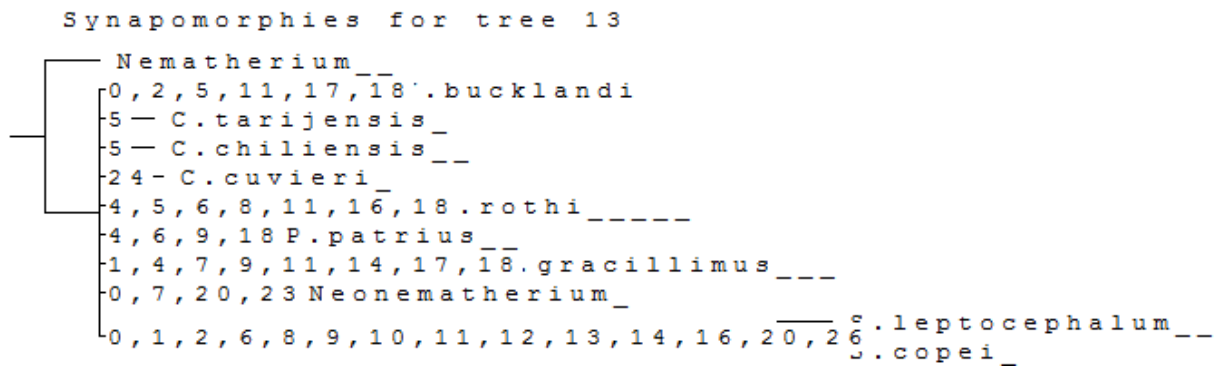


Figura 6.2. Árbol de consenso estricto con el mapeo de las sinapomorfías.

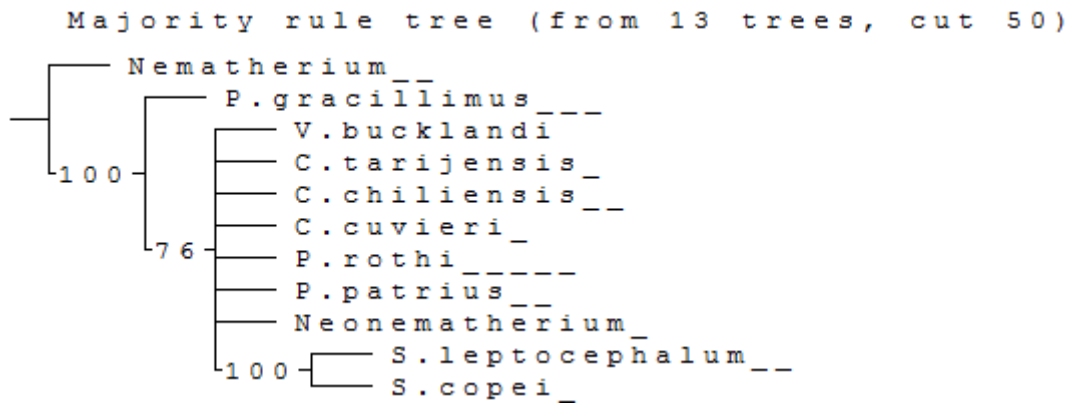


Figura 6.3. Árbol de consenso de mayorías. Los números indican el porcentaje de árboles en los que aparece cada nodo.

En síntesis, los resultados primarios muestran una politomía basal que no permite extraer demasiada información respecto a las relaciones de las especies involucradas. Una de las formas de resolver este problema es tratando de identificar cuál o cuáles son los taxa inestables que están introduciendo más ruido. En este caso, el programa detectó que *Neonematherium* es un taxón «flotante» y que «podándolo» es posible ganar un nodo (figura 6.4). *Neonematherium flabellatum* es una especie conflictiva ya que toma múltiples posiciones en los árboles más parsimoniosos, generando gran incertidumbre. Si observamos la tabla 5.1 podemos atribuir este comportamiento al gran número de entradas faltantes que posee el taxón (30%), siendo el que carece de mayor cantidad de datos. Esto genera que se obtengan muchos árboles y que, por lo tanto, el consenso estricto sea una gran politomía. Una vez identificado este problema se calculó un árbol de consenso reducido, excluyendo a *N. flabellatum* (figura 6.5).



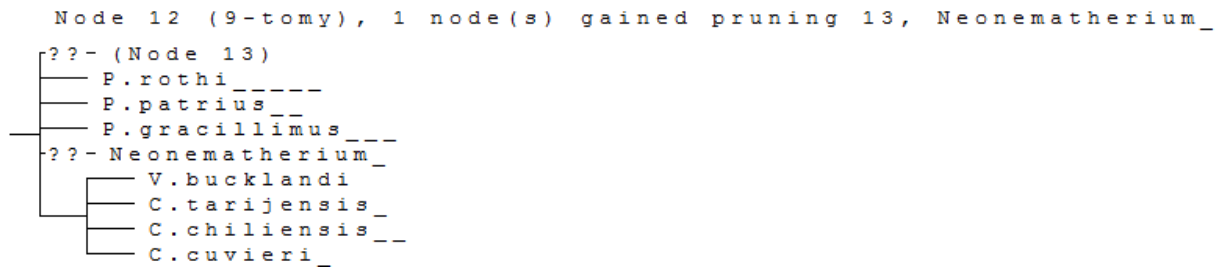


Figura 6.4. Solución indicada por TNT eliminando el taxón detectado como problemático: *Neonematherium*.

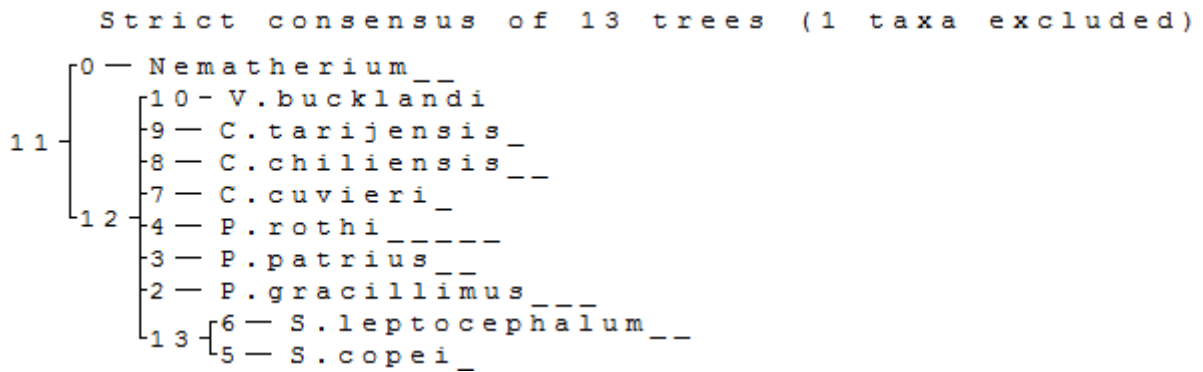


Figura 6.5. Árbol de consenso reducido.

Por el momento, con los datos disponibles para este trabajo, no es posible resolver con mayor precisión las relaciones entre los scelidoterinos. Bajo estas circunstancias puede ser útil eliminar provisoriamente de los análisis los taxones conflictivos y trabajar con una matriz más reducida, pero que porta mayor información filogenética que la primera. Al eliminar a *Neonematherium flabellatum* de la matriz se obtuvieron 4 árboles más parsimoniosos con una longitud de 42 pasos. A continuación se muestran los árboles de consenso estricto, de consenso de mayorías y el mapeo de las sinapomorfías:

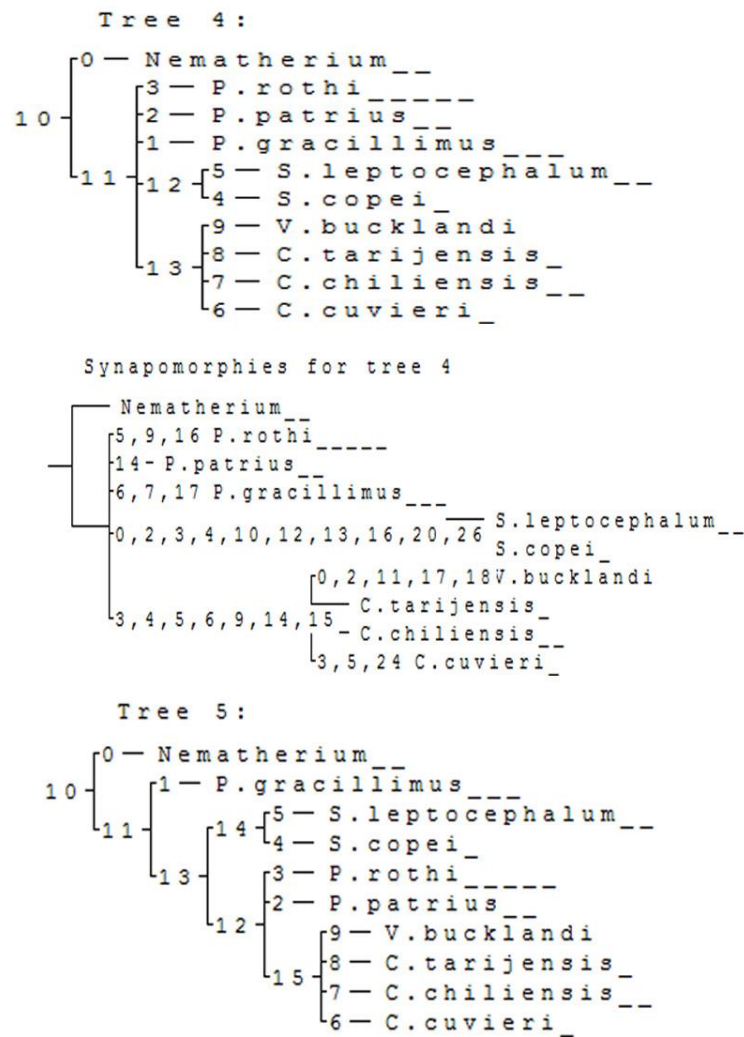


Figura 6.6. Árbol de consenso estricto (arriba) -C.I.: 0,574; R.I.: 0,672-, consenso estricto con mapeo de sinapomorfías (centro) y consenso de mayorías (abajo).

Estos árboles muestran un grado un poco mayor de resolución. Es evidente la separación de todos los linajes de scelidoterinos (*Proscelidodon*, *Scelidotherium* y *Catonyx*) de forma muy temprana, lo que ya había quedado evidenciado en los análisis previos de McDonald y Perea (2002) y Cartelle *et al.* (2009). El clado que agrupa a las especies de *Scelidotherium* se mantiene con fuerte soporte y *Valgipes* permanece más emparentado con *Catonyx*. El soporte de Bremer para los árboles de consenso no es bueno, lo que indica que con pocos pasos más —incluso solamente con un paso más—, los nodos colapsan.

## CAPÍTULO 7

### CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

#### 7.1 Sistemática

Los esclidoterinos son un grupo morfológicamente conservador, mostrando pocos cambios a lo largo de su evolución, lo que se ve reflejado en un relativamente bajo número de géneros y especies, sobre todo en comparación con su grupo hermano, los milodontinos (McDonald, 1987). Paradójicamente, la sistemática de la subfamilia Scelidotheriinae es compleja, en particular en lo que refiere a las especies cuaternarias (las mejor conocidas). La discusión vigente entre los especialistas está centrada en la validez y distinción de los morfotipos *Catonyx* y *Scelidodon*. Actualmente, algunos autores consideran válido a *Scelidodon* para las especies de Perú, Chile, Bolivia y Argentina y concuerdan en que debe mantenerse *Catonyx* para los ejemplares brasileños (Pujos, 2000; Guèrin y Faure, 2004; Miño Boilini y Carlini, 2009; Miño Boilini *et al.*, 2009; Miño Boilini, 2012). Sin embargo, estos autores no han explicitado claramente las diferencias entre ambos géneros. La propuesta clasificatoria de McDonald, seguida en este trabajo y basada en la revisión de toda la subfamilia, sostiene que *Scelidodon* y *Catonyx* no exhiben morfologías tan disímiles como para ser géneros diferentes. En este sentido, los resultados de esta tesis mostrados en los capítulos 4, 5 y 6 aportan argumentos —fundados en datos de fuentes independientes, e.g: filogenéticos, estadísticos— a favor de la propuesta clasificatoria de McDonald. Por lo tanto, este trabajo permite sustentar que no existen razones para que *Catonyx* y *Scelidodon* sean dos géneros diferentes, sino que ambos corresponden a una misma entidad. Los métodos de análisis discriminante aquí utilizados permitieron diferenciar a los géneros *Proscelidodon*, *Catonyx* y *Scelidothorium* e identificar las variables que intervienen en esa diferenciación: lpmxM1, lmxM1, lpalate, anglepal, IM1occ y IM5occ. Asimismo, la performance de estos análisis fue muy buena ya que el 100% de los especímenes pudo ser correctamente clasificado. Debido a que estos resultados son satisfactorios, la función discriminante obtenida puede utilizarse para clasificar futuros casos en los que, conociendo los valores de esas variables, se desconozca el grupo al que pertenecen.

En Uruguay se registran tres géneros y cuatro especies de esclidoterinos: *Proscelidodon patrius*, *Catonyx tarijensis*, *Catonyx cuvieri* y *Scelidothorium leptcephalum*, representados por 30 piezas de cráneo y postcráneo. De acuerdo a la información recabada en algunos documentos originales

(manuscritos, cuadernos de campo, catálogos particulares), es evidente que el número de ejemplares de Scelidotheriinae colectados en Uruguay es mayor que el dado a conocer en este trabajo. Concretamente, varios materiales —incluyendo vértebras, algunos fragmentos mandibulares y un cráneo completo— permanecen extraviados. A esto se suma el hecho de que por diversas razones no fue posible consultar la colección del Museo Histórico Departamental de Artigas (la que potencialmente podría contener especímenes de interés), como así tampoco fue posible recuperar el catálogo del Museo Paleontológico «Armando Calcaterra».

El conocimiento de los taxones presentes en nuestro país fue sustancial en cuanto a su aporte a la comprensión de la variabilidad que ostenta el grupo. En este sentido, resulta interesante destacar dos casos de caracteres «diagnósticos» problemáticos y los recaudos a tener en cuenta en su utilización. Por un lado, se ha postulado que la ausencia de foramen entepicondiloideo en el húmero es diagnóstico de *Catonyx cuvieri*. De acuerdo con Landry (1958), este carácter es muy variable en varios grupos de mamíferos, incluso dentro de una misma especie, por lo que su valor diagnóstico resulta por el momento altamente cuestionable. Más aun, en esta especie fue verificado un grado relativamente alto de variación morfológica a nivel craneano por lo que es factible pensar que dicha variabilidad se refleje también en el esqueleto postcraneano. Por otro lado, existe una tendencia cada vez mayor entre los especialistas de basar las diferencias específicas exclusivamente en el tamaño de los especímenes. Precisamente, uno de los casos que ejemplifican mejor este hecho en los scelidoterinos es el caso de los astrágalos. Las evidencias permiten comprobar que no existen diferencias morfológicas contundentes entre los astrágalos de los distintos géneros, por lo que a menudo el único criterio utilizado para diferenciarlos ha sido el tamaño (McDonald, 1987; Miño Boilini *et al.*, 2011; Miño Boilini, 2012). Si bien en esta tesis algunas asignaciones se han realizado por esta razón (la única disponible), esto no es del todo aconsejable, sobre todo por los errores que podrían cometerse al trabajar con astrágalos aislados. Más aun, se han citado géneros (e.g. *Chubutherium*, *Octodontotherium*) que poseen la faceta cuboidal en el astrágalo cóncava, al igual que todos los scelidoterinos, sin tratarse sin embargo de taxones emparentados. En general se acepta que dicho carácter es convergente en estos taxones (McDonald, 1987; Ortega, 1967; Miño Boilini, 2012).

Las herramientas de sistemática filogenética han contribuido a realizar interpretaciones respecto a la diversidad del grupo y sus primarias relaciones internas. Por el momento los resultados confirman la monofilia de Scelidotheriinae *s. str.* (*Scelidotheirum* + *Catonyx* en Gaudin, 2004), aunque no existe acuerdo en las hipótesis que vinculan a estos géneros con los más basales. Los resultados

filogenéticos preliminares muestran que los esclidoterinos se separan tempranamente y evolucionan en líneas independientes, lo que concuerda con análisis previos (McDonald y Perea, 2002; Cartelle et al., 2009). La monofilia del clado conformado por las especies de *Scelidotherium* tiene fuerte apoyo, sustentándose, de acuerdo a nuestros análisis, en 14 sinapomorfías. Por su parte, aun no se ha logrado resolver la politomía del clado *Catonyx–Valgipes*, siendo todas las soluciones igualmente parsimoniosas. *Proscelidodon* aparece como un grupo polifilético, sugiriendo que probablemente incluya especies que bien podrían corresponder a géneros diferentes, lo que amerita su revisión.

## 7.2 Juicios taxonómicos y cuestiones nomenclaturales

El Superorden Xenarthra Cope 1889 comprende los órdenes Cingulata (armadillos y gliptodontes) y Pilosa (osos hormigueros y perezosos). Los perezosos, a su vez, se reúnen en un suborden al cual los investigadores han referido indistintamente como Tardigrada Latham y Davies 1795, Phyllophaga Owen 1842 y Folivora Delsuc *et al.* 2001. Sin embargo, los dos primeros términos han sido utilizados previamente para denominar a otros grupos zoológicos. En 1776, Spallanzani reunió bajo el nombre Tardigrada a un grupo de invertebrados «vermiformes» y Phyllophaga se acuñó en 1827 para referirse a un género de escarabajos. Estos casos de homonimia no están contemplados por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999) ya que este se ocupa de grupos por debajo del rango de familia, aunque lo más recomendable sería no utilizar el mismo término para taxa diferentes. Delsuc *et al.* (2001) proponen la utilización del nombre Folivora para nominar a los perezosos, en sustitución de todos los anteriores. Fariña y Vizcaíno (2003) discuten estas cuestiones, aunque sin proponer una solución. Actualmente existe una tendencia cada vez mayor a aceptar la propuesta de Delsuc *et al.* (2001) y cada vez más trabajos refieren el grupo a Folivora, de la misma manera que se ha hecho en esta tesis.

Respecto a las observaciones sistemáticas señaladas más arriba vinculadas a los morfotipos *Catonyx–Scelidodon*: McDonald (1987) identificó por primera vez que el material tipo de la especie tipo de *Scelidodon* (*Scelidodon copei*, MACN 1158) pertenece sin dudas a *Scelidotherium*. Por lo tanto, *Scelidodon* Ameghino 1881, es un sinónimo posterior de *Scelidotherium*. Siguiendo esta línea de razonamiento, es necesario encontrar otro nombre para el resto de las especies de *Scelidodon*, excepto *S. copei*. El siguiente nombre válido disponible es *Catonyx* Ameghino 1891, que McDonald (1987) utilizó para nominar a todas las especies tradicionalmente incluidas en *Scelidodon*. En el

marco de esta tesis se revisó personalmente el material tipo de *Scelidodon copei* Ameghino 1881, haciendo acuerdo con los juicios taxonómicos de McDonald y reconociendo que este material posee caracteres que permiten asignarlo a *Scelidotherium*. Por otra parte, debido al pequeño tamaño y a las similitudes dentarias, *S. copei* probablemente corresponda a la especie *Scelidotherium parodii* Kraglievich 1923 (McDonald, 1987; McDonald y Perea, 2002). Si esto se confirmara, siguiendo el principio de prioridad (ICZN, 1999: artículo 23), el epíteto específico válido es *copei*, lo que genera la nueva combinación: *Scelidotherium copei* nov. comb., quedando *Scelidotherium parodii* como sinónimo posterior.

Miño Boilini (2012) sostiene que el material tipo es demasiado fragmentario y no permite una determinación más precisa por debajo del nivel de subfamilia. Por ende, considera a *S. copei* como *nomen vanum*: taxón cuyo material tipo y la diagnosis original resultan inadecuados para su correcta validación (Mones, 1989). Esta categoría no está contemplada en el ICZN. Miño Boilini (2012) no resuelve por ahora el problema y se refiere al taxón como «*Scelidodon*».

Las razones expuestas sugieren que, independientemente de cuál criterio se adopte, si el taxón portador del nombre *Scelidodon* —*Scelidodon copei*— en realidad queda incluido en *Scelidotherium* o, en su defecto, en Scelidotheriinae g. et. sp. indet., es necesario dar otro nombre al resto de las especies antes incluidas en *Scelidodon* junto con *S. copei*. De esta manera McDonald (1987) denominó al grupo con el sinónimo más antiguo disponible (ICZN, 1999: artículo 23.3.5), *Catonyx*. La designación de un neotipo (ICZN, 1999: artículo 75.5) para *S. copei* podría ser otra solución posible, aunque este procedimiento es un poco complicado y requiere la aprobación de la ICZN.

### 7.3 Estratigrafía y geocronología

El registro de scelidoterinos de Uruguay se restringe a las Formaciones Raigón, Sopas y Dolores. No obstante, el valor bioestratigráfico de los Scelidotheriinae en general es relativamente limitado, sobre todo por la distribución geográfica restringida de algunas especies (e.g. *Proscelidodon* spp, *S. leptcephalum*, *C. cuvieri*). De todas formas, es posible establecer algunas correlaciones de corte regional.

La especie *Proscelidodon patrius* se restringe al Piso/Edad Montehermosense. Esto sugiere que los restos colectados en Uruguay en las costas del Río de La Plata y asignados a esta especie —aunque



removidos— podrían provenir de la Formación Raigón, para la cual algunos otros fósiles sugerían tal edad. Por otra parte, de esta misma unidad provienen los únicos restos craneanos de *C. tarijensis* que se conocen para nuestro país. De la misma manera, por el biocrón de este taxón puede asumirse que la depositación de esta unidad podría haber continuado hasta el Piso/Edad Lujanense. Estos datos sugieren que los depósitos que suprayacen a la Formación Camacho (Mioceno Superior) en las costas del Río de la Plata estarían representando un lapso mayor que lo pensado.

Fue posible obtener nuevas edades numéricas (OSL) basadas en niveles sedimentarios de la Formación Dolores portadores de esclidoterinos. Estos datos para los depósitos costeros de Colonia (Arroyos El Caño y Chileno) son coherentes con las hipótesis cronológicas previas para esta unidad.

#### **7.4 Paleobiogeografía y paleoambientes**

Los resultados de este trabajo permitieron ampliar el rango geográfico de distribución de la mayoría de las especies estudiadas. En primer lugar, se confirmó por primera vez la presencia de *Proscelidodon patrius* fuera del territorio argentino. Hasta ahora la especie sólo se había recuperado en la Provincia de Buenos Aires. Esto sugiere que por lo menos durante el Montehermosense, y en general durante buena parte del Plioceno y Pleistoceno, no existieron barreras físicas que impidieran la dispersión del grupo. Probablemente, su distribución habría obedecido más a factores ecológicos o etológicos.

Durante el Cuaternario, Uruguay exhibió una heterogeneidad de ambientes, probablemente a consecuencia de su situación ecotonal entre la región pampeana al sur y la floresta brasilera al norte. Esta diversidad ambiental seguramente incidió en su composición faunística. También se ha registrado por primera vez en Uruguay la especie *Scelidotherium leptcephalum*, que hasta entonces sólo se restringía a Argentina (provincias de Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Salta, Formosa y San Luis). Existe, sin embargo, un registro dudoso en Paraguay.

Coexistiendo con *Scelidotherium leptcephalum* también se encontraba en nuestro país *Catonyx cuvieri*, previamente registrada en el nordeste de Brasil (Estados de Minas Gerais, Sao Paulo, Bahia, Paraíba, Ceará, Piauí, Paraná y Rio Grande do Sul), con su límite de distribución más austral en el Arroyo Chui. La presencia de la especie en Uruguay amplía su distribución geográfica, que ya no se

limita a latitudes más bajas de ambientes cálidos y vegetación cerrada como ha sido sugerido (Pujos, 2000; Guèrin y Faure, 2004).

### 7.5 Paleoecología

Los diversos hábitats presentes en Uruguay durante el Cuaternario permitieron la coexistencia de al menos 2 géneros, particularmente adaptados a hábitos alimentarios específicos. Estas diferentes adaptaciones se pueden ver con claridad en las variaciones morfológicas que exhiben el premaxilar, el maxilar y la mandíbula. El premaxilar de *Scelidotherium* es elongado y rectangular, mientras que el de *Catonyx* es comparativamente más corto y de forma triangular.

McDonald (1987) sugirió que *S. leptcephalum* habría tenido una dieta herbívora selectiva, probablemente buscando porciones vegetales enterradas (raíces, tubérculos) con ayuda de sus fuertes extremidades anteriores, en ambientes más abiertos, como pastizales. *S. leptcephalum* tiene el mayor índice de hipsodoncia (91) entre los milodóntidos (Bargo *et al.*, 2006), valores que hasta entonces se han visto en animales exclusivamente pastadores. Bargo y Vizcaíno (2008) sugirieron que *S. leptcephalum* habría sido un comedor mixto o selectivo, con un labio prensil que utilizaría para tomar el alimento. Los trabajos recientes de De Esteban Trivigno (2011) han propuesto una dieta más omnívora/frugívora.

No existen estudios morfométricos ni biomecánicos que tengan en cuenta a *Catonyx cuvieri* ni a *Catonyx tarijensis*, especies que en Uruguay habrían coexistido con *S. leptcephalum*. Miño Boilini (2012) calculó sus índices de hipsodoncia, que alcanzaron valores de 76 para *C. tarijensis* y de 50 para *C. cuvieri*. El premaxilar mucho más corto de ambas especies en comparación con *S. leptcephalum* sugiere que habrían tenido un hocico menos flexible que utilizarían de forma diferente a *S. leptcephalum* para la obtención del alimento, probablemente consumiendo otras porciones de la planta o plantas diferentes, quizá en porciones del ambiente con vegetación más cerrada.

Otro hecho a destacar es que el ejemplar de *C. tarijensis* de la localidad de Arazatí se halló próximo a una estructura similar a una cueva, de sección subelíptica, de aproximadamente 1,2 m de ancho y 0,9 m de altura. Su estudio no pudo abordarse ya que la estructura no se preserva actualmente. La capacidad cavadora de los milodóntidos ha sido sugerida por varios investigadores (Tavera, 1968; Casamiquela, 1969; Cuenca Anaya, 1995, entre otros) y algunos estudios han demostrado que sus

miembros anteriores estaban aptos para esa tarea (Bargo *et al.*, 2000). Concretamente en Mar del Plata las evidencias sugieren que *Scelidotherium leptcephalum* habría construido cuevas y túneles con diferentes propósitos, entre los que se postulan: escape de predadores, regulación térmica y búsqueda de alimento (Vizcaíno *et al.*, 2001; Dondas *et al.*, 2009; Genise y Farina, 2012).

## 7.6 Conclusiones

1. Se ha ampliado el conocimiento de los Scelidotheriinae de Uruguay, habiéndose recuperado y confirmado la presencia de 30 piezas óseas de cráneo y postcráneo en colecciones de nuestro país.
2. En Uruguay, los esclidoterinos están representados por al menos tres géneros y cuatro especies: *Proscelidodon patrius*, *Catonyx tarijensis*, *Catonyx cuvieri* y *Scelidotherium leptcephalum*.
3. Los análisis filogenéticos y estadísticos sustentan con datos independientes la hipótesis de que no existen diferencias entre «*Scelidodon*» y *Catonyx*, apoyando, por tanto, la sinonimia de ambos géneros y la denominación de *Catonyx* para ese morfotipo.
4. *Scelidotherium* es una entidad biológica fuertemente cohesionada, al igual que *Catonyx* (aunque en menor grado). Por su parte, *Proscelidodon* exhibe una alta variabilidad morfológica que queda evidenciada tanto en los resultados numéricos como a través de las distintas posiciones filogenéticas que toman las especies. Esto hace pensar que el género requiere una revisión más exhaustiva.
5. Los resultados filogenéticos primarios muestran que los esclidoterinos se separan y evolucionan en líneas independientes de forma muy temprana, lo que concuerda con análisis previos. No ha sido posible hasta el momento resolver las relaciones filogenéticas dentro de *Catonyx*, existiendo varias hipótesis igualmente parsimoniosas. Si bien la matriz con la que se trabajó porta información filogenética, se vuelve necesario ampliarla. Los esfuerzos deberían dirigirse a identificar nuevos caracteres, a reevaluar otros y a tratar de eliminar, sustituir o resolver los caracteres que aparecen como ambiguos.
6. Los esclidoterinos de Uruguay se encuentran representados en las Formaciones Raigón, Sopas y Dolores. Si bien los especímenes de *Proscelidodon patrius* no se recuperaron *in situ*, es muy probable que provengan de la Formación Raigón, lo que permite proponer la presencia del Piso/Edad Montehermosense en estos depósitos, incrementando así el lapso que representan. Se ha registrado

por primera vez el género *Catonyx* en la Formación Sopas y la especie de gran tamaño *C. tarijensis* en la Formación Dolores. Esto último confirma el largo biocrón de la especie (Ensenadense–Lujanense), que ya había sido verificado en Argentina y Bolivia, demostrando el gran éxito adaptativo del taxón.

7. Se dispone de nuevos datos cronológicos (OSL) para la Formación Dolores, los que se ubican en el rango de 15.000 a 16.000 años A.P. para los depósitos de las costas rioplatenses (Arroyos El Caño y Chileno), siendo estas las primeras edades numéricas para estas localidades.

8. La diversidad de Scelidotheriinae en el Cuaternario de Uruguay es alta. Esto obedece probablemente a la heterogeneidad de ambientes presentes en nuestro país durante ese período. Esto, a su vez, guarda relación con su posición geográfica, que lo conecta con las zonas subtropicales de Brasil por un lado y con la región pampeana de Argentina por otro. Esta situación ecotonal seguramente permitió la coexistencia de especies con diferentes requerimientos ecológicos, adaptadas a nichos específicos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1881. La antigüedad del hombre en el Plata. Mazon - Igon Hnos. París - Buenos Aires. 557pp.
- Ameghino, F. 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. P.E Coni. Buenos Aires. 17pp.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias Córdoba, VI. 1027pp + 98 láminas.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinos: Especies nuevas: adiciones y correcciones. Revista Argentina de Historia Natural 1: 240-250.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. En: 2º Censo de la República Argentina 1: 111-255.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. Anales de la Sociedad Científica Argentina 58:225–291.
- Anaya, F. y MacFaden, B. 1995. Pliocene mammals from Inchasi, Bolivia: the endemic fauna just before the Great American Interchange. Bulletin of the Florida Museum of Natural History 39: 87-140.
- Antón, D. 1975. Evolución geomorfológica del norte del Uruguay. Dirección de Suelos y Fertilizantes, Ministerio de Agricultura y Pesca. Montevideo. 22pp.
- Bargo, M.S., and S. Vizcaíno. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. Ameghiniana 45: 175–196.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M. y Blanco, R.E. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene - Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). Journal of Vertebrate Paleontology 20: 601-610.
- Bargo, M.S., De Iullis, G. y Vizcaíno, S.F. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. Acta Palaeontologica Polonica 51: 53-61.

- Bengston, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology* 31(1): 223-227.
- Bordas, A. 1935. Observaciones sobre los géneros *Scelidodon* Ameghino y *Proscelidodon* n. gen. *Physis* 11: 484-491.
- Bosca y Casanoves, E. 1917. Colección paleontológica J. Rodrigo Botet (Donada a Valencia). Restos pertenecientes al género (*Scelidotherium*) Owen. Publicaciones de la Asociación Española para el Progreso de las Ciencias 4: 35-57.
- Bossi, J., Ortiz, A. y Perea, D. 2009. Pliocene to middle Pleistocene in Uruguay: A model of climate evolution. *Quaternary International* 210: 37-43.
- Bravard, A. 1857. Observaciones geológicas sobre diferentes terrenos de transporte en la hoya del Plata. Imprenta y Litografía J.A. Bernhein, Buenos Aires. 80 pp.
- Burmeister, H. 1886. Osteologie der Gravigraden oder Riesen Faulthiere/Osteología de los gravígrados ó perezosos gigantes. En: Burmeister, H. (Eds.), Atlas de la description physique de la République Argentine contenant des vues pittoresques et des figures d' histoire naturelle, Deuxième Section, Mammifères (3). P.E. Coni, Buenos Aires. 65-125.
- Caballero, W. 1975. Introducción a la Estadística. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA. 290pp.
- Caorsi, J.H. y Goñi, J.C. 1958. Geología uruguaya, Instituto Geológico del Uruguay, Imprenta Nacional, Montevideo. 73pp + 41 láminas.
- Carlini, A. y Tonni, E.P. 2000. Mamíferos fósiles del Paraguay. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana. Proyecto Sistema Ambiental del Chaco. Proyecto Sistema Ambiental Región Oriental, 108 pp.
- Cartelle, C., De Iulis, G. y Lopes Ferreira, R. 2009. Systematic revision of tropical brazilian Scelidotheriine sloths (Xenarthra, Mylodontoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 555-566.
- Casamiquela, R. M. 1969. Comentario en torno del "Megaterio" de Conchalí. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 13(155): 5-7.



- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of Southern South America: Principles, Practices, and the "Uquian" Problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En: De Barrio, R.E.; Etcheverry, R.O.; Caballe, M.F. y Llambías, E. (eds.). *Geología y Recursos minerales de la Provincia de Buenos Aires*. 16<sup>º</sup> Congreso Geológico Argentino. Relatorio 11: 183-200.
- Coltorti, M., Abbazzi, L., Ferreti, M., Lacumin, P., Paredes Ríos, F., Pellegrini, M., Pieruccini, P., Rustioni, M., Tito, G. y Rook, L. 2007. Last Glacial Mammals in South America: a new scenario from the Tarija Basin (Bolivia). *Naturwissenschaften* 94: 288-299.
- Cope, E.D. 1889. The Edentata of North America. *American Naturalist* 23:657–664.
- Corona, A. y Perea, D. 2010. Los Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) de Uruguay: Primera síntesis. *Actas I Congreso Uruguayo de Zoología*:84, Montevideo.
- Corona, A., Perea, D. y McDonald, H.G. 2011. First report of *Catonyx cuvieri* (Xenarthra, Mylodontidae, Scelidotheriinae) from the Late Pleistocene of Uruguay. *Atas XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia*:791-792, Natal.
- Corona, A., Perea, D. Toriño, P. y Goso, C. 2012. Taphonomy, sedimentology and chronology of a fossiliferous outcrop from the continental Pleistocene of Uruguay. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 29(2): 514-525.
- Cuenca Anaya, J. 1995. El aparato locomotor de los esclidoterios (Edentata, Mammalia) y su paleobiología. Colección "Estudis" 6, Adjuntament de Valencia, Valencia. 452pp.
- Cruz, L.E., Bargo, M.S., Tonni, E.P. y Figini, A.J. 2010. Radiocarbon date on megafauna from the late Pleistocene-early Holocene of Córdoba province, Argentina: stratigraphic and paleoclimatic significance. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 470-476.
- De Esteban Trivigno, S. 2011. Ecomorfología de xenartros extintos: análisis de la mandíbula con métodos de morfometría geométrica. *Ameghiniana* 48(3): 381-398.

- De Esteban Trivigno, S., Mendoza, M. y De Renzi, M. 2008. Body Mass Estimation in Xenarthra: A predictive equation suitable for all quadrupedal terrestrial Placentals? *Journal of morphology* 269: 1276–1293.
- Dondas, A., Isla, F. y Carballido, L. 2009. Paleocaves exhumed from the Miramar Formation (Ensenadan Stage-age, Pleistocene), Mar del Plata, Argentina. *Quaternary International* 210: 44–50.
- Fariña R.A., y Vizcaíno S.F. 2003. Slow moving or browsers? A note on nomenclature. En: Fariña, R.A, Vizcaíno, S.F. y Storch, G. (Eds.): *Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia)*. *Senckenbergiana Biologica* 83: 3-4.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene - Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5: 87-108.
- Ferrero, B.S. 2008. *Scelidodon* Ameghino (Tardigrada: Scelidotheriinae) en la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Miscelánea INSUGEO* 17: 21-30.
- Francis, J.C. y Mones, Á. 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.
- Gaudin, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255-305.
- Genise, J. y Farina, J.L. 2012. Ants and xenarthrans involved in a Quaternary food web from Argentina as reflected by their fossil nests and palaeocaves. *Lethaia* 45: 411-422.
- Gervais, P. 1873. Mémoire sur plusieurs especes de mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale. *Mémoires de la Société Géologique de France* 2: 1-44.
- Gervais, P. 1874. *Lestodon trigonidens* et *Valgipes deformis*. *Journal de Zoologie* 3:162–164.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. *Los Mamíferos de la América Meridional*. Igon Hermanos, Buenos Aires. 225 pp.

- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. Smithsonian Miscellaneous Collections 11:1–98.
- Goloboff, P., Farris, S., y Nixon, C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics 24: 774-786.
- Goso, H., 1965, El Cenozoico en el Uruguay: Montevideo, Instituto Geológico de Uruguay, Informe interno, 36 p.
- Goso, H., 1972, Cuaternario. Programa de Estudio y Levantamiento de Suelos: Montevideo, 12 p.
- Goso, H. y Bossi, J. 1966. Cenozoico. En: Bossi J. (Ed.). Geología del Uruguay. Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, Montevideo: 259-305.
- Guèrin, C. y Faure, M. 2004. *Scelidodon piauiense* nov. sp., nouveau Mylodontidae Scelidotheriinae (Mammalia, Xenarthra) du Quaternaire de la région du parc national Serra da Capivara (Piauí, Brésil). Palevol 3: 35-42.
- Hirschfield, S.E. 1985. Ground sloths from the Friasian La Venta Fauna of Colombia, with additions to the Pre-Friasian Cayaima Fauna of Colombia, South America. University of California Press. Geological Science 128: 91pp.
- Hoffstetter, R.J. 1954. Les gravigrades (Edentés Xénarthres) des cavernes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brésil). Annales des Sciences Natureles, Zoologie 16:741–764.
- Hoffstetter, R.J. 1963. La faune Pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle 2: 194-203.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition, adopted by the International Union of Biological Sciences. International Trust for Zoological Nomenclature. London. xxix + 306 pp.
- Kerber, L., Kinoshita, A., Augusto José, F., Graciano Figueiredo, A.M., Oliveira, É. y Baffa, O. 2011. Electron Spin Resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments. Quaternary International 245: 201-208.

- Kraglievich, L. 1928. Apuntes para la geología y paleontología de la República Oriental del Uruguay. Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología 2: 5-61.
- Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la Geo-Paleontología uruguaya. Anales del museo de Historia Natural de Montevideo Serie 2 3(3). 35pp + 11 láminas.
- Landry, S.O. 1958. The function of the entepicondylar foramen in mammals. American Midland Naturalist 60: 100–112.
- Lopes, R.P. y Pereira, J.C. 2010. Fossils of Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Xenarthra, Pilosa) in the Pleistocene deposits of Rio Grande do Sul, Brazil. GAEA-Journal of Geoscience 6: 44-52.
- Lund, P.W. 1839a. Extrait d'une letter de M. Lund, écrite de Lagoa Santa (brésil), le 5 novembre 1838, et donnant un aperçu des espèces de mammifères fossiles qu'il a découvertes au Brésil. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 8: 570-577.
- Lund, P.W. 1839b. Blik paa Brasiliens Dpreverden for sidste Jordomvæltning, Anden Afhandling: Pattedyrene. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger 8: 61-144.
- Lund, P.W. 1840. Nouvelles recherches sur la faune fossile du Brésil. Annales des Sciences Naturelles 2: 310-319.
- Lund, P.W. 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvæltning. Tredie Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger 9: 137-208.
- Lund, P.W. 1846. Meddelelse af Det Udbytte de i 1844 undersøgte knoglehuler Have afgivet til hundskaben om Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvæltning. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger 12: 1-94.
- Lydekker, R. 1886. Description of three species of *Scelidotherium*. Proceedings of the Zoological Society of London 32: 491-498.
- Lydekker, R. 1894. Contributions to the knowledge of the fossil Vertebrates of Argentina, 2: Edentates of Argentina. Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina 3: 118pp.

- Martínez, S. y Perea, D. 2011. Los testigos del mar entrerriense. En: Perea, D. (ed). Fósiles de Uruguay. DIRAC – Facultad de Ciencias. 265-277.
- McDonald, H.G. 1987. A systematic review of the Plio-Pleistocene Scelidotheriinae ground sloths (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). PhD Dissertation. University of Toronto. 478pp.
- McDonald, H.G. 1997. Xenarthrans: Pilosans. En: Kay, R. MAadden, R.H., Cifelli, R.L Y Flynn, J.J. (eds.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 233-245.
- McDonald, H.G. 2012. Evolution of the Pedolateral Foot in Ground Sloths: Patterns of Change in the Astragalus. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 209-215.
- McDonald, H.G. y Perea, D. 2002. The large Scelidotherid *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 677-683.
- McDonald, H.G. y De Iullis, G. 2008. Fossil history of sloths. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (eds). The biology of the Xenarthra. University Press of Florida, Gainesville: 39-55.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R. 2010. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.74. <http://mesquiteproject.org>.
- Miño Boilini, Á.R. 2012. Sistemática y evolución de los Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) cuaternarios de la Argentina. Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental. Universidad Nacional de La Plata. Tesis doctoral. 317pp.
- Miño Boilini, A.R. y Carlini, A.A. 2009. The Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Phyllophaga, Xenarthra) from the Ensenadan-Lujanian Stage/Ages (Early Pleistocene to Early-Middle Pleistocene - Early Holocene) of Argentina. *Quaternary International* 210: 93-101.
- Miño Boilini, A.R., Carlini, A.A., Chiesa, J.O., Lucero, N.P. y Zurita, A.E. 2009. First record of *Scelidodon chiliense* (Lydekker) (Phyllophaga, Scelidotheriinae) from the Lujanian Stage (Late Pleistocene- Early Holocene) of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 253: 373-381.

- Miño Boilini, A.R., Tomassini, R., Oliva, C., Manera, T.M. 2011. Adiciones al conocimiento de *Proscelidodon* Bordas, 1935 (Mammalia, Xenarthra, Scelidotheriinae). *Revista Brasileira de Paleontología* 14(3): 269-278.
- Mones, Á. 1986. *Paleovertebrata Sudamericana*. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y Bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1-625.
- Mones, Á. 1989. Nomen Dubium vs. Nomen Vanum. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 9: 232-234.
- Mones, Á. y Francis, J.C. 1973. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay II. Mammalia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 4(1): 39-97.
- Moreno, F. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo La Plata, durante el primer semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata*. 35pp.
- Owen, R. 1839. Fossil Mammalia (3). En: Darwin, C. (ed). *The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle*. Smith, Elder and Co. 65-80, láminas 18-27.
- Owen, R. 1842. Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Myodon robustus*, Owen, with observations on the osteology, natural affinities, and probable habits of the megatherioid quadrupeds in general. R. & Taylor, J.E.: 1-176.
- Ortega, E. 1967. Descripción de los restos de un Scelidotheriinae (Edentata, Mylodontidae) de edad Huayqueriense. *Ameghiniana* 5: 109-120.
- Panario, D. y Gutiérrez, O. 1999. The continental Uruguayan Cenozoic: an overview. *Quaternary International* 62: 75–84.
- Paula Couto, C. de. 1973. Edentados fósseis de Sao Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 45: 261-275.
- Perea, D. 1993. Nuevos Dasypodidae Fósiles del Uruguay. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:149-154.

- Perea, D. 1998. Xenarthra fósiles del Uruguay: distribución estratigráfica, caracterización osteológica y sistemática de algunos Tardigrada. Tesis de doctorado. Pedeciba Biología. UdelaR, Montevideo. 107pp.
- Perea, D. (ed.). 2011. Fósiles de Uruguay, segunda edición. DIRAC – Facultad de Ciencias. Montevideo. 346pp.
- Perea, D. y Martínez, S. 2004. Estratigrafía del Mioceno – Pleistoceno en el litoral sur-oeste de Uruguay. En: Veroslavsky, G., Ubilla, M. Y Martínez, S. (eds.). Cuencas Sedimentarias de Uruguay – Cenozoico. DIRAC–Facultad de Ciencias. 105-124.
- Perea, D., Ubilla, y Rinderknecht, A. 2011. La fauna continental durante el Terciario: el auge de los mamíferos. En Perea, D. (ed.). Fósiles de Uruguay, segunda edición. DIRAC – Facultad de Ciencias. Montevideo. 249-264.
- Pujos, F. 2000. *Scelidodon chiliensis* (Xenarthra, Mammalia) du Pléistocène Terminal de “Pampa de los fósiles” (Nord-Pérou). Quaternaire 11 (3-4): 197-206.
- Rego, N., Perea, D., Toriño, P., y Sánchez, A. 2007. *Chaetophractus villosus* (Desmarest, 1804) (Xenarthra: Dasypodidae) e inferidas condiciones de aridez para la Formación Dolores (Pleistoceno Tardío), Uruguay. V Congreso Uruguayo Geología. CD-ROM.
- Rinderknecht, A. 1999. Estudios sobre la familia Glyptodontidae Gray, 1869. I. Nuevos registros para el Uruguay y consideraciones sistemáticas (Mammalia: Cingulata). Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 2 (31): 145-156.
- Rinderknecht, A. 2006. Vertebrados fósiles de la costa uruguaya. En: R. Menafra, R., Rodríguez, L., Scarabino, F. y Conde, D. (eds.). Bases para la conservación y manejo de la costa Uruguaya, Vida Silvestre, Montevideo. 343-349.
- Rinderknecht, A., Rodríguez, J., Bostelmann, E., y Varela, S. 2010. Análisis tafonómico preliminar de un yacimiento del Pleistoceno tardío del Uruguay. Actas I Congreso Uruguayo de Zoología: 120.
- Rosa, Á., Milder, S., Oliveira, E. 2000. Consideracoes sobre a megafauna pleistocênica da regio centro-oeste do Rio Grande do Sul. Segundo Simposio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Rio de Janeiro.



- Roselli, L. 1976. ¿*Scelidodon* sp.? Contribución al estudio de la geopaleontología, departamentos de Colonia y Soriano (Rep. Or. del Urug.) IMCO, Montevideo, 175pp.
- Scillato-Yané, G. 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 Chasiquense, Plioceno Temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia" 2(5): 123-140.
- Scillato -Yané, G. y Carlini, A.A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensis* 34: 43- 67.
- Sneath, P.H.A. y Sokal, R. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practices of numerical classification, Freeman and Co., San Francisco. 573pp.
- Sokal, R. y Rohlf, F. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones, Rosario, Madrid. 832 pp.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Tavera, J. 1968. Ambiente sedimentario, condiciones de yacimiento y edad geológica de los restos de *Megatherium* hallados en Conchalí. *Boletín Universitario*: 85-86.
- Tonni, E.P., Soibelzon, E., Cione, A.L., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G., Zurita, A.E. y Paredes Ríos, F. 2009. Preliminar correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. *Quaternary International* 210: 57-65.
- Toriño, P. y Rinderknecht, A. 2005. Nuevo registro de Panochthini (Mammalia: Glyptodontidae) en el Departamento de San José. *Actas de las VIII Jornadas de Zoología del Uruguay*, Montevideo. 112.
- Ubilla, M. 2008. Postcranial morphology of the extinct caviine rodent *Microcavia criolloensis* (Late Pleistocene, South America). *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 795–806.
- Ubilla, M. y Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75-90.

- Ubilla, M. y Rinderknecht, A. 2001. Consideraciones sobre el género *Galea* Meyen, 1831 (Rodentia, Caviidae), su registro en el pleistoceno de Uruguay y descripción de una nueva especie extinguida. *Boletín de La Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)* 96: 111–122.
- Ubilla, M., Perea, D., Goso, C. y Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114: 129-142.
- Ubilla, M., Perea, D., Lorenzo, N., Gutiérrez, M. y Rinderknecht, A. 2011. Fauna cuaternaria continental. En: Perea, D. (ed.). *Fósiles de Uruguay*. DIRAC – Facultad de Ciencias. 283-314.
- Ubilla, M., Perea, D., Rinderknecht, A., y Corona, A. 2009. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. En: Ribeiro, A.M., Girardi, S. y Scherer, C. (eds.). *Quaternário do Rio Grande do Sul: integrando conhecimentos*. Monografías Sociedade Brasileira de Paleontología, Porto Alegre. 217–230.
- Ubilla, M., Rinderknecht, A., Perea, D., y Sánchez, A. 2011. Late Pleistocene -Early Holocene mammals of the Santa Lucía basin (Southern Uruguay). *Ameghiniana* 48: R131.
- Ubilla, M., Rinderknecht, A., Perea, D., Corona, A. y Sánchez, A. 2012. Mamíferos del Pleistoceno Tardío – Holoceno Temprano de la cuenca del Río Santa Lucía (Sur de Uruguay). III Jornadas del Cenozoico. CD-ROM.
- Verde, M., Ubilla, M., Jiménez, J.J., Genise, J.F. 2007. A new earthworm trace fossil from paleosols: Aestivation chambers from the Late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243: 339-347.
- Vizcaíno, S., Zárate, M., Bargo, M.S. y Dondas, A. 2001. Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. *Acta Palaeontologica Polonica* 46(2): 289-301.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En: Stehli, F.G. y Webb, D. (eds.). *The Great American biotic interchange*. Plenum press, New York and London. 357-386.
- Winge, H. 1915. Jordfunde og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien. *E. Museo Lundii*. Copenhague. 3: 321 pp.