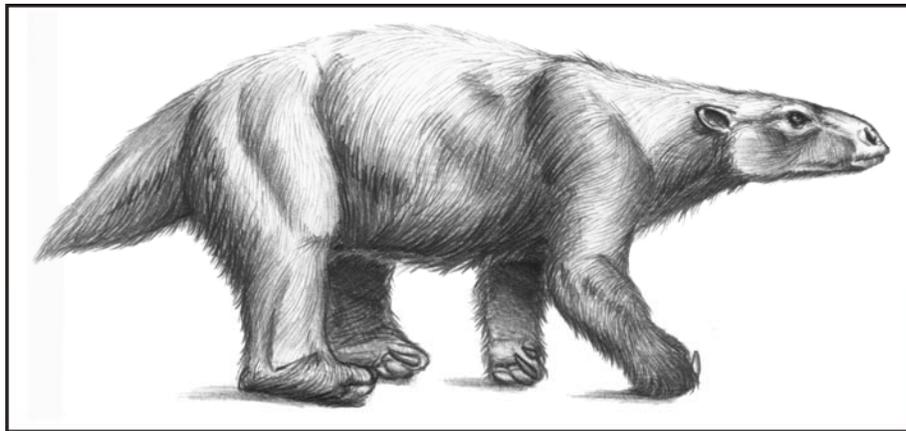


**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**

**SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN DE LOS
SCELIDOTHERIINAE (XENARTHRA, MYLODONTIDAE)
CUATERNARIOS DE LA ARGENTINA. IMPORTANCIA
BIOESTRATIGRÁFICA, PALEOBIOGEOGRÁFICA Y
PALEOAMBIENTAL**



Lic. Ángel Ramón Miño-Boilini

Director: Dr. Alfredo Armando Carlini

Co-director: Dr. Gustavo Juan Scillato-Yané

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

La Plata, 2012

Agradezco muy especialmente a mis padres,
a mi mujer Yanina y a mi hija Julieta.

La ilustración de la carátula fue tomada y modificada del libro: "*Mamíferos fósiles del Paraguay*" (Carlini y Tonni, 2000).

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo de Tesis Doctoral fue posible gracias a la colaboración de numerosas personas, cuya ayuda fue imprescindible para la elaboración de las actividades conducentes a la producción de este proyecto de trabajo.

Deseo expresar mi más profundo agradecimiento a mis Directores Alfredo Armando Carlini y Gustavo Juan Scillato-Yané, por el constante apoyo y dedicación.

A Alicia Isabel Lutz (CECOAL-CONICET) quien desinteresadamente me abrió las puertas a los estudios paleontológicos y compartí mis primeras campañas de campo.

A Alejandro Kramarz y Laura Edith Cruz (MACN); Marcelo Reguero y Lucas Pomi (MLP); Alejandro Dondas (MMP); Daniel Boh (MMPH); Roberto Daniel Peretti (FCS); José Luis Aguilar (MSP); Teresa Manera de Bianco y Rodrigo Tomassini (MD); Silvia Aramayo (UNS); Jaime Powell y Graciela Irene Esteban (PVL); Castor Cartelle (PUCMINAS); Freddy Paredes-Ríos (MNPA); Andrés Rinderknecht (MNHNA); Alejandra Rojas (Univ. de la República); Jorge Orlando Chiesa y Natalia Lucero (Univ. San Luis); Juan Friedrich y José Friedrich (PVE-F); Silvia Cornero y Fátima Solomita (MFCA); Adan Tauber (CORD-PZ) por facilitarme el acceso a las colecciones bajo su cargo.

A Hugh Gregory McDonald por enviar fotografías de los holotipos de *S. capellini* y *S. tarijensis*, además de responder a mis constantes consultas sobre escelidoterinos.

A Daniel Rubilar-Rogers, D. (MNHN-Santiago, Chile); Andersen Mogens (ZMUC); Andy Carrant (NHM); Kevin Seymour (ROM); José Luis Román-Carrión (EPN); Lars Werdelin (NRM-M); Jan Ove R. Ebbestad (PMU); Nicolás Chimento, (UNLP y Museo) por enviar fotografías.

A Álvaro Mones por responder siempre de manera cordial a mis innumerables consultas y enviar publicaciones que enriquecieron este trabajo.

Al Cesar Chacaltana Budiel (INGEMMET) por enviar una copia de la Tesis de la Dra. Lidia Romero-Pittman.

A Daniel Perea, Andrea Corona, Pablo Toriño por la cordialidad durante mi visita al Uruguay.

A Arturo Kehr, Rodrigo Cajade y Valeria Gómez por haberme ayudado con diversos temas estadísticos.

A Alfredo Armado Zurita, por su amistad y constante apoyo.

A Oscar Gallego, por sus amistad, consejos y por los préstamos de “CD”.

A Castor Cartelle, nuevamente por las charlas electrónicas sobre esclidoterinos que enriquecieron este trabajo de Tesis.

A mis amigos, compañeros de trabajo, con los que compartí cursos, viajes de campo, visitas a museos, manuscritos etc.: Analía Francia, María Alejandra Alcaraz, Santiago Rodríguez-Bualó, Brenda S. Ferrero, Esteban y Leopoldo Soibelzon; Martín Ciancio; Gerardo Zacarías y Germán Gasparini.

A la SGCyT (UNNE) y CONICET, por el apoyo económico brindado.

A Eduardo P. Tonni y Alberto L. Cione por la numerosas consultas sobre bioestratigrafía.

A todo el personal del MNPA de Tarija por su cordialidad durante mis visitas a dicha institución.

A quienes me han enviado publicaciones que contribuyeron a enriquecer este trabajo de Tesis: Timothy Gaudin; Gerardo De Iuliis, Ana María Ribeiro, Renato P. Lopes, Rafael Labarca, Rodolfo M. Casamiquela, Susana Bargo, Sergio F. Vizcaíno, François Pujos, Alex Hubbe, Claude Guérin, Soledad de Esteban de Trevigno, Giuseppe Tito, Kenneth D. Rose, Bruce J. Shockey, Diego Brandoni, Jorge Ferigolo, Gustavo Martínez, Leopoldo Soibelzon, Martín Ubilla, Edgardo Ortiz-Jaureguizar, Robert K. McAfee y Steven E. Fields.

Por último, este agradecimiento va dirigido a los miembros del jurado de este trabajo de Tesis Doctoral, Dr. Eduardo P. Tonni, Dra. Graciela I. Esteban y Dr. Diego Brandoni, por las sugerencias efectuadas, las cuales ayudaron a la mejora sustancial de esta contribución.

RESUMEN

Los Scelidotheriinae representan un grupo sudamericano que, a pesar de tener una distribución geográfica muy amplia, no participaron del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA). Los representantes pleistocenos se registran en la Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Uruguay, Perú y Ecuador. Más precisamente, el registro de la Argentina es muy bueno en calidad y cantidad de especímenes, sobre todo en la región Pampeana.

El objetivo de la presente Tesis Doctoral fue realizar un estudio sistemático, taxonómico, paleobiogeográfico, bioestratigráfico y evolutivo de los Scelidotheriinae del Cuaternario con especial énfasis en los especímenes de la República Argentina. Para lograr un conocimiento más comprensivo del grupo se estudiaron y compararon con materiales del Pleistoceno de Bolivia, Brasil, Chile, Uruguay, Ecuador y Perú, depositados en diferentes colecciones de la Argentina y del exterior.

Se consideraron las siguientes hipótesis de trabajo: que los Scelidotheriinae del Cuaternario constituyen un grupo monofilético dentro de los Mylodontoidea, que los scelidoterinos cuaternarios presentes de la Argentina sólo están representados por dos géneros, que los taxones cuaternarios son buenos indicadores bioestratigráficos, y por último, que estos permiten definir diferentes ámbitos paleobiogeográficos.

Se estudiaron los materiales depositados básicamente en las colecciones de diferentes museos e instituciones de Argentina, Bolivia, Uruguay, Brasil y Chile y se consultaron los más representativos de colecciones de Estados Unidos, Inglaterra y Suiza. Gracias a ello se hallaron un gran número de materiales que no fueron estudiados en revisiones previas efectuadas por otros autores, ni descriptos al momento. Se identificaron los ejemplares tipo de cada uno de los taxones nominales, y a su vez se realizó la redefinición y delimitación de los que se consideraron como taxones válidos.

Además, se realizó por primera vez un análisis morfométrico multivariado de los taxones considerados válidos, con el fin de determinar el valor diagnóstico de los caracteres métricos del cráneo, mandíbula, húmero y fémur. Los resultados del análisis permiten rescatar algunas de las variables para su uso con fines sistemáticos.

Se realizó un estudio sobre las posibles relaciones filogenéticas del grupo, utilizando la metodología cladística; se usaron 12 taxones, uno (*Nematherium*) es el grupo externo (“outgroup”) y los otros 11 constituyen el grupo interno (“ingroup”). En este análisis se incluyeron a *Neonematherium flabellatum* y *Sibyllotherium guenguelianum* del Terciario, taxones que no fueron frecuentemente utilizados en análisis filogenéticos previos. En total se utilizaron 25 caracteres, correspondientes al cráneo y dentición superior (0 al 12), mandíbula y dentición inferior (13 al 16), y al postcráneo (17 al 24). A su vez todos los caracteres y sus estados fueron descritos e ilustrados. Los análisis fueron efectuados con el programa TNT (*Tree Analysis Using Parsimony*), versión 1.1, se obtuvo un sólo árbol de con un total de 34 pasos; un Índice de Consistencia (IC) de 0,765; un Índice de Retención (IR) de 0,8; y un Índice de Consistencia Reescalado (ICR) de 0,612.

Como resultado de este trabajo de Tesis, se amplió el conocimiento sobre la diversidad del grupo durante el Pleistoceno y sus posibles relaciones filogenéticas. Así, desde un punto de vista sistemático se reconocen claramente cuatro géneros de Scelidotheriinae cuaternarios: *Scelidotherium* Owen, 1839 (con dos especies válidas, *S. leptcephalum* Owen, 1839 y *S. bravardi* (Lydekker, 1886); “*Scelidodon*” Ameghino, 1881 [con dos especies válidas, “*Sc.*” *tarijensis* (Gervais y Ameghino, 1880) y “*Sc.*” *chiliensis* (Lydekker, 1886)]; *Valgipes* Gervais, 1873 [con una especie válida, *V. bucklandi* (Lund, 1839)]; y *Catonyx*, 1891 [con una especie válida, *C. cuvieri* (Lund, 1839)].

Según el análisis filogenético realizado, se ha logrado una mayor resolución en cuanto a las relaciones de taxones terciarios con los del pleistoceno. Las posibles relaciones filogenéticas planteadas en el análisis, sugieren que los Scelidotheriinae Pleistocenos provienen de líneas independientes desde el Terciario; que *Neonematherium flabellatum* y *Sibyllotherium guenguelianum* son los más plesiomórficos del grupo interno, y que a su vez este último taxón es el grupo hermano de los demás scelidoterinos aquí estudiados. Las dos especies de *Proscelidodon* incluidas en este análisis no están relacionadas entre sí, en tanto *P. rothi* aparece como el grupo hermano del clado que finaliza con las especies de “*Scelidodon*”, y *P. patrius* con el que lo hace con las de *Scelidotherium*. A su vez, “*Scelidodon*” y *Scelidotherium* se presentan como

grupos naturales, y con historias filogenéticas independientes diferenciadas desde el Terciario. *Scelidotheridium parodii* es el grupo hermano de *Scelidotherium bravardi* y *S. leptcephalum*, estas dos últimas especies son las más derivadas del grupo interno. Por otro lado, *C. cuvieri* es el grupo hermano de “*Sc.*” *tarijensis* y “*Sc.*” *chiliensis*.

En los aspectos bioestratigráficos y paleobiogeográficos se concluye que en verdad el valor bioestratigráfico de los taxones cuaternarios de esclidoterios es relativo y debe estar restringido a la localización geográfica de los sedimentos portadores. Esta situación se deriva de sus registros, dado que *Scelidotherium bravardi* presenta registros en las provincia de Buenos Aires durante el Ensenadense (ca. 2 Ma - 0.4 Ma), y en el Pleistoceno de la provincia de San Luis. *Scelidotherium leptcephalum* presenta registros durante el Bonaerense y Lujanense (ca. 0.4 Ma - 8.5 ka) de la provincia de Buenos Aires; en el Lujanense (130 - 8.5 ka) de las provincias de Córdoba, Corrientes, Salta, Formosa. “*Scelidodon*” *tarijensis* presenta registros en la provincia de Buenos Aires durante el Ensenadense - Lujanense (ca. 2 Ma - 8.5 ka), en el Lujanense de las provincias de Corrientes y en el Pleistoceno de la provincia de Córdoba y Salta. Fuera de Argentina, esta especie se registra en el Pleistoceno tardío de Bolivia y Uruguay. “*Scelidodon*” *chiliensis* se registra en el Lujanense de las provincias de San Luis y Tucumán. Fuera de Argentina, esta especie se registra en el Pleistoceno tardío de Chile, Bolivia, Perú y Ecuador. *Catonyx cuvieri* se registra en el Pleistoceno tardío en el Estado de Minas Gerais, Rio Grande do Sul, Iporanga, Sergipe y São Paulo, a su vez probablemente se registre en el Pleistoceno tardío de Uruguay. *Valgipes bucklandi* se registra en el Pleistoceno tardío del Estado de Minas Gerais, Bahia y Piauí.

ABSTRACT

The Scelidotheriinae represents a South American group which did not participate in the Great American Biotic Interchange (GABI); however, they reached in this subcontinent a wide geographic distribution. The Pleistocene taxa are recorded in Argentina, Bolivia, Brazil, Uruguay, Peru and Ecuador. In fact, the

records coming from Argentina (especially those of the current Pampean Region) are the best of the Subfamily in South America.

In this scenery, the main purpose of this contribution is doing a systematic, taxonomic, paleobiogeographic, biostratigraphic and evolutionary study of the Quaternary Scelidotheriinae, making emphasis in the Argentinean specimens. To obtain a more integral knowledge of this group, specimens from the Pleistocene of Peru, Bolivia, Chile, Ecuador, and Uruguay were studied and compared.

The following hypothesis were considered: - the Scelidotheriinae of the Pleistocene constitutes a monophyletic group within the Mylodontoidea; - the Scelidotheriinae from the Pleistocene of Argentina are only represented by two genera; - the Scelidotheriinae allows us to delimit different paleobiogeographic areas.

Specimens located in the collections of different Institutions of Argentina, Uruguay, Brazil and Chile were analyzed; in addition, the most representative specimens from USA, England and Switzerland were studied. As a consequence of this, a large number of unpublished and non studied specimens were located in this study. The type material of each taxon was identified; in addition a redefinition and delimitation of the taxa considered as valid was done.

In turn, a multivariate morphometric analysis of the valid taxa was done for the first time in this group. The purpose of this was to determinate the real diagnostic value of the metric characters of the skull, mandible, humerus and femur. The results of this analysis allow us to identify some variable that can be used in Systematic studies.

A cladistic study of the Scelidotheriinae was done. 12 taxa were analyzed, whereas *Nematherium* was utilized as "out group". In this cladistic analysis were included the Tertiary taxa *Neonematherium flabellatum* and *Sibyllotherium guenguelianum*, which were included in this kind of analysis for the first time. 25 characters were used: (0-12) skull and upper dentition; (13-16) mandible and lower dentition; and (17-24) appendicular skeleton. All characters and states were illustrated and described. The analysis was carried out using the software TNT (*Tree Analysis Using Parsimony*), 1.1 version. A single most parsimonious tree was obtained (tree length 34; CI 0.765; IR: 0.8; ICR 0.612).

As a result of this contribution, the knowledge of the Pleistocene diversity of this group and the possible phylogenetic relationship among the species was increased. From a systematic perspective four Quaternary genera are recognized as valid: *Scelidotherium* Owen, 1839 (including two valid species, *S. leptocephalum* Owen, 1839 and *S. bravardi* (Lydekker, 1886); “*Scelidodon*” Ameghino, 1881 [including two valid species, “*Sc.*” *tarijensis* (Gervais and Ameghino, 1880) and “*Sc.*” *chiliensis* (Lydekker, 1886)]; *Valgipes* Gervais, 1873 [including *V. bucklandi* (Lund, 1839)]; and *Catonyx*, 1891 [*C. cuvieri* (Lund, 1839)].

The cladistic analysis suggests the following: the Pleistocene Scelidotheriinae comes from independent lineages since the Tertiary; *Neonematherium flabellatum* and *Sibyllotherium guenguelianum* are the most plesiomorphic taxa of the “in group”; in turn *Sibyllotherium guenguelianum* constitutes the sister taxa of the remaining Scelidotheriinae analyzed in this contribution. The two species of *Proscelidodon* included in this study are not related, since *P. rothi* appears as the sister group of the clade formed by the species of “*Scelidodon*”, *P. patrius*, and the *Scelidotherium* species. In turn, “*Scelidodon*” and *Scelidotherium* appear as natural groups, with independent evolutionary stories from the Tertiary. *Scelidotheridium parodii* is the sister group of *Scelidotherium bravardi* and *S. leptocephalum*, whereas these two species are the most derived of the in group. *C. cuvieri* is the sister group of “*Sc.*” *tarijensis* and “*Sc.*” *chiliensis*.

In that concerning the real biostratigraphic and paleobiogeographic importance of the Scelidotheriinae, it is important to mention that this importance is relative and must be restricted to the geographic location of the bearing sediments. This situation is a result of its records, since *Scelidotherium bravardi* is recorded in the Ensenadan (ca. 2 Ma - 0.4 Ma) of the Buenos Aires province, and in the Pleistocene of San Luis province. In turn *Scelidotherium leptocephalum* is recorded in the Bonaerian and Lujanian (ca. 0.4 Ma - 8.5 Ka) of the Buenos Aires province; in the Lujanian (130 - 8.5 Ka) of the Córdoba, Corrientes, Salta and Formosa provinces. “*Scelidodon*” *tarijensis* is recorded in the Ensenadan-Lujanian lapse of the Buenos Aires province, in the Lujanian of Corrientes province and in the Pleistocene of Córdoba and Salta provinces. Outside Argentina, this species is

recorded in the Late Pleistocene of Bolivia and Uruguay. "*Scelidodon*" *chiliensis* is recorded in the Lujanian of San Luis and Tucumán provinces. Outside Argentina this species is restricted to the Late Pleistocene of Chile, Bolivia and Ecuador. *Catonyx cuvieri* is limited to the Late Pleistocene of the Minas Gerais, Rio Grande do Sul, Iporanga, Sergipe and São Paulo; the record of Uruguay are not confirmed. Finally, *Valgipes bucklandi* is recorded in the late Pleistocene of Minas Gerais, Bahia and Piauí, Brazil.

Contenido

AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	iv
ABSTRACT	vi
1. INTRODUCCIÓN	
1.1. Introducción.....	1
1.2. Hipótesis de trabajo.....	3
1.3. Objetivos.....	4
1.4. Abreviaturas.....	4
1.5. Repositorios.....	7
2. ANTECEDENTES	
2.1. Estudios previos sobre los Scelidotheriinae cuaternarios.....	11
2.2. Principales esquemas clasificatorios de los Scelidotheriinae pleistocenos.....	15
2.3. Reseña de la cronología del Neógeno y Cuaternario del extremo Sur de América del Sur.....	16
2.3.1. Cronología del Neógeno y Cuaternario de la región Pampeana.....	17
2.3.2. Cronología del Valle de Tarija, Bolivia.....	21
2.4. Extinción.....	22

2.4.1. Consideraciones.....	23
2.4.2. Dataciones en Scelidotheriinae cuaternarios.....	23
2.5. Consideraciones paleobiológicas y paleoecológicas de los escelidoterinos.....	24
3. METODOLOGÍA	
3.1. Metodología.....	27
3.2. Consideración nomenclatural.....	30
3.3. Medidas utilizadas.....	30
3.4. Índice de hipsodoncia.....	37
3.5. Análisis filogenético.....	37
4. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA GENERAL DE LOS SCOLIDOTHERIINAE	
4.1. Antecedentes.....	45
4.2. Cráneo.....	46
4.3. Mandíbula.....	50
4.4. Series dentarias.....	51
4.5. Columna vertebral.....	53
4.6. Escápula.....	53
4.7. Húmero.....	54
4.8. Ulna y radio.....	55
4.9. Mano.....	55
4.10. Pelvis.....	56
4.11. Fémur.....	57
4.12. Tibia y fíbula.....	58

4.13. Pie.....	59
4.13.1. Astrágalo.....	59
4.13.2. Calcáneo.....	60
4.13.3. Rotación del pie.....	61
4.14. Osículos dérmicos.....	61
4.14. Análisis morfométricos	
4.14.1. Análisis de Componentes Principales (ACP).....	63
4.14.2. Análisis Factorial Discriminante (AFD).....	77
5. REVISIÓN SISTEMÁTICA, TAXONÓMICA Y DESCRIPCIÓN DE LOS TAXONES	
5.1. Antecedentes.....	89
5.2. Lista de los Scelidotheriinae cuaternarios de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Ecuador, Perú y Uruguay nominados.....	91
5.3. Reseñas históricas de los géneros cuaternarios	
5.3.1. <i>Scelidotherium</i> Owen, 1839.....	92
5.3.2. <i>Valgipes</i> Gervais, 1873.....	92
5.3.3. <i>Scelidodon</i> Ameghino, 1881.....	93
5.3.4. <i>Catonyx</i> Ameghino, 1891.....	93
5.4. Sistemática Paleontológica	
5.4.1. <i>Scelidotherium leptcephalum</i>	95
5.4.2. <i>Scelidotherium bravardi</i>	104
5.4.3. " <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i>	118
5.4.4. " <i>Scelidodon</i> " <i>chiliensis</i>	127
5.4.5. <i>Valgipes bucklandi</i>	132

5.4.6. <i>Catonyx cuvieri</i>	136
5.5. Los esclidoterinos del Terciario.....	140
5.6. Discusión.....	146
5.6.1. Nomenclatura y sistemática.....	146
5.6.2. Posible dimorfismo sexual en “ <i>Scelidodon</i> ” <i>tarijensis</i> , “ <i>Scelidodon</i> ” <i>chiliensis</i> y <i>Catonyx cuvieri</i>	148
5.6.3. Comentarios sobre individuos juveniles subadultos.....	153
5.6.4. Observaciones y comentarios de los Scelidotheriinae pleistocenos de Brasil.....	155
5.6.5. Extinción.....	156
6. FILOGENIA	
6.1. Antecedentes.....	158
6.2. Consideraciones sobre la Familia Mylodontidae.....	158
6.3. Consideraciones sobre la Subfamilia Scelidotheriinae.....	159
6.3.1. Origen.....	159
6.3.2. Hipótesis filogenéticas previas.....	162
6.3.3. Comentarios.....	168
6.4. Descripción, codificación e ilustración de los caracteres utilizados....	170
6.5. Descripción del análisis.....	178
6.6. Resultados.....	179
6.7. Discusión de los resultados.....	183
7. PALEOBIOGEOGRAFÍA.....	184

8. DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS.....	196
9. CONCLUSIONES	
9.1. Sistemáticas y taxonómicas.....	203
9.2. Filogenéticas y evolutivas.....	203
9.3. Bioestratigráficas.....	204
9.4. Paleobiogeográficas.....	204
Perspectivas para realizar futuras investigaciones.....	206
10. BIBLIOGRAFÍA	207
ANEXO: LÁMINAS, MAPAS Y TABLAS.....	245-301

CAPÍTULO 1

1.1. INTRODUCCIÓN

Los Xenarthra constituyen un grupo particular de mamíferos placentarios, característicos de la región Neotropical y restringidos al continente americano (Rose y Gaudin, 2010). En relación a su registro fósil, los restos de xenartros son notablemente abundantes en diversos yacimientos del Cenozoico de América de Sur (en particular de la República Argentina, ver Scillato-Yané, 1986), América Central y América del Norte (Rose y Gaudin, 2010).

Desde el punto de vista anatómico, todos los Xenarthra se caracterizan por presentar articulaciones accesorias a nivel de las últimas vertebrae torácicas y las lumbares (Rose y Gaudin, 2010).

Existe un amplio consenso entre los investigadores respecto a la monofilia de los xenartros (e.g.: Delsuc *et al.*, 2001, 2002; Delsuc y Douzery, 2009), sin embargo, las relaciones de éstos con los demás mamíferos placentarios son aún muy discutidas (Gaudin y McDonald, 2008; Rose y Gaudin, 2010).

Los Xenarthra incluyen tres grandes grupos: Cingulata, Vermilingua y Phyllophaga (= Tardigrada o Folivora). A su vez, los Vermilingua y los Phyllophaga integran los Pilosa (Delsuc *et al.*, 2002; Gaudin y McDonald, 2008).

El primer registro de un Phyllophaga Owen, 1842 fue mencionado por Carlini *et al.* (1990), a partir del hallazgo de una falange ungueal procedente de los niveles medios (ca. 45 Ma) de la Formación La Meseta, en la Isla Seymour (Antártida), correspondientes al Eoceno Medio (MacPhee y Reguero, 2010). Los Phyllophaga actuales están representados sólo por dos géneros, *Bradypus* Linnaeus, 1758 y *Choloepus* Illiger, 1811, los cuales se encuentran incluidos en las familias Bradypodidae y Megalonychidae respectivamente (Gaudin y McDonald, 2008; McDonald y De Iuliis, 2008). Patterson y Pascual (1963) propusieron que *Choloepus* estaría relacionado con los megaloníquidos extintos, hipótesis aceptada parcialmente también por Gaudin (2004), Gaudin y

McDonald (2008). Por otro lado, según Gaudin y McDonald (2008) *Bradypus* sería el grupo hermano de los demás perezosos terrestres extintos.

Los Phyllophaga fósiles están constituidos por cuatro familias: Nothrotheriidae, Megatheriidae, Megalonychidae y Mylodontidae (McDonald y De Iuliis, 2008). A partir de una revisión reciente de este grupo, Gaudin (2004) corroboró la monofilia de cada una de las familias mencionadas (ver además Gaudin y McDonald, 2008). Además, Gaudin (2004) sugirió que existe una estrecha relación entre las tres primeras familias, por lo que las agrupo dentro del clado Megatherioidea. Por otra parte, Gaudin y McDonald (2008) mencionaron que las relaciones entre los Megalonychidae y los Mylodontidae aún no están resueltas. Gaudin y McDonald (2008) señalaron la necesidad de realizar nuevos estudios más comprensivos sobre la taxonomía alfa de estos taxones.

De acuerdo a Engelmann (1985) y McDonald y De Iuliis (2008) los Mylodontidae Gill, 1872; están integrados por las subfamilias Mylodontinae Gill, 1872 y Scelidotheriinae Ameghino, 1904.

En particular los Scelidotheriinae, representan un grupo sudamericano que, a pesar de tener una distribución geográfica muy amplia, no participaron del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) (Hoffstetter, 1952; Scillato-Yané *et al.*, 1995; Woodburne *et al.*, 2006, entre otros).

Desde un punto de vista anatómico, esta subfamilia se caracteriza por poseer un cráneo tubular y alargado (Pascual *et al.*, 1966; McDonald, 1987; Perea y McDonald, 1997; McDonald y Perea, 2002), series dentarias paralelas, molariformes comprimidos lateralmente (Pascual *et al.*, 1966; McDonald, 1987), fémur cuadrangular y comprimido en sentido antero-posterior, y con la carilla del astrágalo para el cuboides cóncava (Pascual *et al.*, 1966; Perea y McDonald, 1997; McDonald y Perea, 2002).

Según McDonald y Perea (2002) dentro de los esclidoterinos se reconocen, los siguientes géneros: *Sibyllotherium* Scillato-Yané y Carlini, 1998; *Nematherium* Ameghino, 1887; *Neonematherium* Ameghino, 1904; *Proscelidodon* Bordas, 1935 (= *Elassotherium* Cabrera, 1939); *Scelidotherium* Owen, 1840 y *Catonyx* Ameghino, 1891. Diversos autores (Pujos, 2000; Miño-

Boilini y Carlini, 2009; Saint-André *et al.*, 2010) consideraron también a *Scelidodon* Ameghino, 1881 como un género válido.

En este trabajo se sigue el esquema propuesto por Miño-Boilini y Carlini (2009), reconocieron dentro de los esclidoterinos los siguientes taxones: *Neonematherium*, *Proscelidodon*, *Scelidotherium*, *Scelidodon* y *Catonyx*. *Nematherium* no es considerado un esclidoterino (ver Scillato-Yané, 1977 y Gaudin, 2004). Cartelle *et al.* (2009) mencionan a *Valgipes* Gervais, 1874 dentro de los esclidoterinos.

El desarrollo de esta Tesis Doctoral se centra fundamentalmente en el estudio sistemático comprensivo de los Scelidotheriinae del Cuaternario de Argentina, con un exhaustivo análisis de los nuevos ejemplares hallados en diversos yacimientos de Argentina, Brasil y Bolivia, y de la revisión de los especímenes depositados en las principales colecciones de distintos museos e instituciones argentinas. Esto último permitió recuperar numerosos materiales que no habían sido descritos o mencionados previamente por otros autores. Además, a fin de complementar los resultados obtenidos, se estudiaron también varios ejemplares de colecciones procedentes del Cuaternario de Brasil, Bolivia, Chile, Uruguay y Ecuador.

1.2. HIPÓTESIS DE TRABAJO

En la presente Tesis Doctoral se consideran las siguientes hipótesis de trabajo:

A) Sistemáticas y filogenéticas

1. Los Scelidotheriinae cuaternarios constituyen un grupo monofilético dentro de los Mylodontoidea.
2. Los Scelidotheriinae cuaternarios de Argentina están representados sólo por dos géneros (*Scelidotherium* y *Scelidodon*) de los linajes diversificados durante el Terciario.

- B) Bioestratigráficas: Los géneros y especies de Scelidotheriinae cuaternarios son buenos indicadores bioestratigráficos.

- C) Paleobiogeográficas: Los Scelidotheriinae cuaternarios permiten definir diferentes ámbitos paleobiogeográficos.

- D) Paleoambientales y paleoclimáticas: Los Scelidotheriinae son milodontoideos que están relacionados preferentemente a ambientes abiertos, templados a cálidos.

1.3. OBJETIVOS

El Objetivo General de esta Tesis Doctoral es realizar un estudio integral de los Scelidotheriinae cuaternarios de Argentina.

En ese contexto se persiguen los siguientes Objetivos específicos:

1. Aclarar el panorama sistemático de la subfamilia: géneros y especies presentes, sinonimia y reconocimiento eventual de nuevos taxones.

2. Evaluar la paleobiogeografía de los Scelidotheriinae cuaternarios en Argentina.

3. Determinar el valor bioestratigráfico de las especies de la subfamilia, de acuerdo a los esquemas estratigráficos propuestos.

4. Establecer las relaciones filogenéticas entre los Scelidotheriinae del Cuaternario.

1.4. ABREVIATURAS

Abreviaturas anatómicas

a: alvéolo.

bo: basioccipital.

bs: basiesfenoides.
Cf: caniniforme superior.
cf: caniniforme inferior.
cfe: cabeza femoral.
cl: cóndilo lateral.
cm: cóndilo medial.
cme: canal mandibular externo.
co: cóndilo occipital.
cs: cresta sagital.
cu: cuboides.
Es: escamoso.
Fe: foramen entepicondilar.
FEC: faceta ectal calcaneal.
Fr: frontal.
fm: foramen mentoniano.
FSC: faceta sustentacular calcaneal.
L: lagrimal.
Mc: metacarpal.
Mf: molariforme superior.
mf: molariforme inferior.
Mt: metatarsal.
Mx: maxilar.
Na: nasal.
occ: occipital.
Pa: palatino.
pa: proceso angular.
pc: proceso coronoide.
Par: parietal.
pco: proceso condilar.
pm: proceso mastoideo.
Pmx: premaxilar.
pp: proceso paraoccipital.

Pt: pterigoides.

q: quilla mandibular.

rmh: rama mandibular horizontal.

sc: *sulcus calcanei*.

Sm: sínfisis mandibular.

T: temporal.

tp: tróclea patellar.

vca: vértebras caudales.

vc: vértebras cervicales.

vl: vértebras lumbares.

vs: vértebras sacras.

vt: vértebras torácicas.

Otras abreviaturas

AP: antes del presente.

ca.: *circa*, alrededor de...

C.: *Catonyx*.

d: derecho.

GIBA: Gran Intercambio Biótico Americano.

Fm.: Formación.

i: izquierdo.

ICZN: INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1999.

ISC: INTERNATIONAL STRATIGRAPHIC CHART. 2009.

ka: miles de años.

Ma: millones de años.

S.: *Scelidotherium*.

"Sc.": "*Scelidodon*".

V.: *Valgipes*.

1.5. REPOSITARIOS

ARGENTINA

Provincia de Buenos Aires

FCS: Facultad de Ciencias Sociales, Universidad Nacional del Centro, Olavarría.

GCF: Grupo Conservacionista de Fósiles, San Pedro.

MACN: Sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

MCA: Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Ameghino", Mercedes.

MD: Museo Municipal "Carlos Darwin", Punta Alta.

MLP: División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

MMH: Museo Municipal de Ciencias Naturales, Monte Hermoso.

MMM: Museo Municipal de Miramar.

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

Provincia de Corrientes

CTES-PZ: Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes.

Provincia de Córdoba

MDVS-PV: Museo Dalmacio Vélez Sársfield Paleontología Vertebrados, Córdoba.

Provincia de San Luis

MHN-UNSL-GEO V: Museo de Historia Natural Universidad Nacional de San Luis, Geología Vertebrados.

Provincia de Formosa

PVE-F: Paleontología Villa Escolar.

Provincia de Santa Fe

MFCA: Museo Universitario "Florentino y Carlos Ameghino", Universidad Nacional de Rosario (ex Instituto de Fisiografía y Geología "Alfredo Castellanos), Rosario.

Provincia de Entre Ríos

CICYTTP: Centro de Investigaciones Científicas y de Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante.

Provincia de Tucumán

PVL: Colección Paleontológica Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto "Miguel Lillo", Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán.

Provincia de Chaco

MRCH: Museo Regional Municipal del Sudeste Chaqueño, Charata.

BOLIVIA

MNPA: Museo Nacional Paleontológico-Arqueológico, Tarija (ex **MUT:** Museo Universitario de Tarija), Bolivia. Varios especímenes depositados en MNPA poseen dos números de catálogo: MUT o MNPA.

BRASIL

MCL: Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte.

CANADÁ

ROM: Royal Ontario Museum, Toronto.

CHILE

SGO-PV: Museo Nacional de Historia Natural, Santiago.

DINAMARCA

ZMUC: Zoologisk Museum Universitat Copenhagen, Copenhagen.

ECUADOR

EPN-V: Escuela Politécnica Nacional, Quito.

ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA

AMNH: American Museum of Natural History, New York.

FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago.

ESPAÑA

MCNV: Museo de Ciencias Naturales, Valencia.

FRANCIA

MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

SUECIA

NRM-M: Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden. Colección Nordenskiöld.

PMU: Palaeontological Collections, Museum of Evolution, Uppsala University, Uppsala.

SUIZA

PIMUZ: Paleontologisches Institut und Museum der Universität der Zurich, Zurich.

URUGUAY

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

INGLATERRA

BM(NH): Natural History Museum, Londres, Inglaterra.

CAPÍTULO 2

2. ANTECEDENTES

2.1. Estudios previos sobre los Scelidotheriinae cuaternarios

Estos estudios se tratan de acuerdo a los países en que fueron registrados esclidoterinos cuaternarios, ya que en otros apartados de esta Tesis se discuten las posibles implicancias sistemáticas, bioestratigráficas y paleobiogeográficas. Además, siempre que fuera posible, se menciona el repositorio de los materiales estudiados por otros autores. La mayoría de los materiales incluidos en las revisiones previas fueron estudiados en esta Tesis.

Como lo mencionó Burmeister (1867: 177) sobre *Scelidotherium*:...“*fue descubierto casi contemporáneamente por el Dr. Lund en las cuevas naturales del Brasil, y por Darwin en la Banda Oriental y en las barrancas de la Bahía Blanca. Lund no conoció al principio las partes encontradas, describiendo los dientes y los huesos como los del género Megalonyx (Blik paa Bras. Dyrev. II. Afh. 85. pl.3-7. 1837.) pero mas tarde ha mejorado su error y fundado sobre los dichos restos su nuevo género Platyonyx (Forts. Bemerk. etc. pag. 5. 1840). Owen, que describió los restos encontrados por Darwin, ha corrido la misma suerte, describiendo primeramente la parte posterior del cráneo bajo el título Glossotherium (The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, etc. Tom. I. pag. 57. pl. 16. 1840.) y después el esqueleto completo bajo el título Scelidotherium leptcephalum (ibídem, pag. 73. pl. 20-23)”*.

McDonald (1987) realizó una importante revisión de los esclidoterinos procedentes fundamentalmente de Argentina, Bolivia, Brasil, Ecuador y Perú. Sólo los que proceden de Argentina corresponden fundamentalmente al Plioceno y Pleistoceno; todos los demás (que provienen de Bolivia, Brasil, Ecuador y Perú) corresponden sólo al Pleistoceno.

En **Argentina**, las contribuciones pertenecen a Owen (1839, 1857), Gervais (1855), Gervais y Ameghino (1880), Ameghino (1881 a y b, 1889), Burmeister (1881), Lydekker (1886, 1887, 1894), Rovereto (1914), Urquiola de

De Carli y Aramayo (1967), entre otros. La gran mayoría de los especímenes estudiados por estos autores fueron exhumados de la provincia de Buenos Aires, y están depositados en varias instituciones del exterior: Estados Unidos de América (AMNH, FMNH), Francia (MNHN), Inglaterra [BM(NH)], Zurich (PIMUZ) y España (MCNV), entre los más importantes. Asimismo, los materiales que fueron estudiados por Owen en 1839 para fundar *Scelidotherium leptcephalum* Owen, 1839, provienen del Pleistoceno de Bahía Blanca (Buenos Aires, Argentina) y actualmente están depositados en Inglaterra [BM(NH)].

Más recientemente, Ferrero (2008), Miño-Boilini y Carlini (2009) y Miño-Boilini *et al.* (2009) realizaron un importante avance en el conocimiento de este grupo, especialmente para el Cuaternario de la Argentina.

En **Bolivia**, Gervais (1855), Gervais y Ameghino (1880), Lydekker (1886; 1887), Philippi (1893), Sefve (1915 a y b), Boule y Thevenin (1920) y Werdelin (1991), entre otros, trataron el grupo.

Los primeros restos fósiles en Bolivia, fueron exhumados por Weddell del Valle de Tarija (Weddell, 1851), y posteriormente mencionados y figurados por Paul Gervais (1855: plancha 11 fig. 2, plancha 13 fig. 4-5). A su vez, Sefve (1915 a y b) estudió especímenes que proceden de Ulloma y Tarija, realizando descripciones e ilustraciones.

Una importante contribución sobre los mamíferos fósiles pleistocenos de este país fue realizado por Boule y Thevenin (1920). Estos autores mencionaron la presencia en el Valle de Tarija de dos esclidoterinos: *Scelidotherium tarijense* Gervais y Ameghino, 1880 (figuraron el cráneo y mandíbula asociado plancha XXIII, fig. 2, tipo de *Scelidodon tarijensis*; y calcáneo, plancha XXIV fig. 6), y *Scelidotherium patrium* Ameghino, 1888 (representado por una porción de mandíbula pequeña) que lamentablemente no fue figurada.

Una importante expedición al Valle de Tarija fue realizada por Riggs entre los años 1924-1927 (Marshall, 1978). Marshall (1978) mencionó que en esa expedición se hallaron restos de esclidoterinos, que en ese momento

fueron asignados a *Scelidotherium*. Actualmente esos especímenes están depositados en el FMNH (Chicago, Estados Unidos de América).

Para **Chile**, se conocen los materiales incluidos en las contribuciones de Lydekker (1886), Oliver-Schneider (1926, 1935) y Casamiquela (1967, 1969); sin embargo, hasta el momento no existen revisiones recientes. Los materiales más relevantes están depositados en Londres, Inglaterra en el BM(NH) y corresponden al material tipo de *Scelidodon chiliensis* (Lydekker, 1886).

Cabe mencionar que son escasos los especímenes que están depositados en museos e instituciones de Chile. Los materiales están representados por elementos del postcráneo, depositados en el Museo de Historia Natural de Santiago de Chile, la mayoría de éstos son estudiados y mencionados en esta Tesis.

En **Uruguay**, los trabajos sobre esclidoterinos son más recientes. Perea (1998), en una revisión general de los perezosos terrestres de ese país, estudio varios especímenes de Scelidotheriinae. McDonald y Perea (2002) realizaron una importante contribución sobre un espécimen que asignaron a *Catonyx tarijensis* (= "*Scelidodon*" *tarijensis*).

Corona y Perea (2005, 2009) inician una serie de trabajos relacionados a los esclidoterinos, que incluyen estudios sistemáticos y anatómicos más detallados, y más recientemente, Corona y Perea (2010 a y b) han citado con certeza la presencia de *Scelidotherium leptcephalum* y *Catonyx cuvieri* para el Pleistoceno de Uruguay, además de "*Scelidodon*" *tarijensis*.

Los materiales que se encuentran depositados en museos e instituciones de ese país son inéditos en su mayoría. Dado que la Lic. Andrea Corona está efectuando una revisión de los esclidoterinos uruguayos, sólo se realizaron las comparaciones con el espécimen que fue publicado por McDonald y Perea (2002), el que tuvo oportunidad de estudiar.

En **Brasil**, los trabajos de Lund (1839 a y b, 1840), Gervais (1855), Winge (1915), Hoffstetter (1954) y Paula-Couto (1953,1979), son los que tratan a los esclidoterinos recuperados de sedimentitas de ese país.

Así las primeras descripciones e ilustraciones de los esclidoterinos del Brasil fueron realizadas por Lund (1839 a y b) sobre materiales que proceden de Lagoa Santa (Minas Gerais) (Cartelle *et al.*, 2009 y bibliografía allí citada).

La más reciente revisión corresponde a Cartelle *et al.* (2009) y concluye que en este país se encuentran *Catonyx cuvieri* y *Valgipes bucklandi*. Además, Lopes y Pereira (2010) realizaron una revisión de los esclidoterinos pleistocenos de Rio Grande do Sul.

Varios de los especímenes de este país están depositados en Dinamarca (ZMUC) y algunos en Francia (MNHN), aunque la muestra más importante de este grupo se encuentra en la colección paleontológica del MCL (Belo Horizonte, Brasil).

En **Perú**, los trabajos más relevantes corresponden a los de Pascual y Odreman-Rivas (1973), Pujos (2000), Romero-Pittman (2001), y Pujos y Salas (2004). Las primeras menciones de esclidoterinos pleistocenos en este país corresponden a Gervais (1855: plancha 13 figs. 6-6a), procedentes de la localidad Sansón-Machay; algunos de estos materiales están depositados en Francia (MNHN) y otros en museos e instituciones del Perú (ver Pujos, 2000 y Pujos y Salas, 2004).

En **Ecuador**, prácticamente la única contribución pertenece a Hoffstetter (1952). No existen modernas publicaciones sobre esclidoterinos cuaternarios de este país, aunque puede mencionarse el trabajo de Román-Carrión (2007). Este autor mencionó y figuró algunos especímenes de *Scelidodon* procedentes del Pleistoceno tardío de la provincia de Guayas. Los especímenes más completos de este país están depositados en ROM (Toronto, Canadá); otros están depositados en instituciones y museos del Ecuador (EPN-V).

En **Paraguay**, Hoffstetter (1978: 33) mencionó a *Scelidotherium s.l.* (aunque incluyó en este género a *Scelidodon*). Más recientemente, Carlini y Tonni (2000) estudiaron los mamíferos fósiles pleistocenos de este país e indicaron la presencia de *Scelidotherium*, pero no aportaron mayores datos al respecto.

Una mención especial ocurre en **Panamá**, Gazin (1957) citó, aunque con dudas, la presencia de *Scelidotherium?* (representado por dos molariformes).

Lamentablemente los materiales no han sido figurados por lo que no se puede contrastar su asignación. Recientemente, Pearson (2005) revisó parcialmente algunos de los materiales estudiados previamente por Gazin (1957), pero no mencionó la presencia de *Scelidotherium* en el Pleistoceno de Panamá.

2.2. Principales esquemas clasificatorios de los Scelidotheriinae pleistocenos

A continuación se realiza una reseña de las propuestas clasificatorias a nivel genérico y específico para los scelidoterinos del Pleistoceno:

a) Ameghino (1889) y Kraglievich (1923):

Scelidotherium Owen, 1840

Scelidodon Ameghino, 1881

Catonyx Ameghino, 1891

b) Pascual *et al.* (1966):

Scelidotherium Owen, 1840

Scelidotherium leptcephalum Owen, 1840

Scelidodon Ameghino, 1891

c) Hoffstetter (1969):

Scelidotherium Owen, 1839

Scelidodon Ameghino, 1881

Catonyx Ameghino, 1891

d) Paula-Couto (1979):

Scelidotherium Owen, 1840

Scelidodon Ameghino, 1881

Scelidodon (Catonyx) cuvieri Lund, 1839

e) McDonald (1987):

Scelidothorium Owen, 1840
Scelidothorium leptocephalum Owen, 1840
Catonyx Ameghino, 1891
Catonyx (Catonyx) cuvieri (Lund), 1839
Catonyx (Exscelidodon) chiliense (Lydekker), 1886
Catonyx (Exscelidodon) tarijensis (Gervais y Ameghino), 1880

f) McKenna y Bell (1997):

Scelidothorium Owen, 1839

g) Pujos (2000):

Scelidothorium Owen, 1840
Scelidothorium leptocephalum Owen, 1840
Scelidodon Ameghino, 1881
Scelidodon tarijensis (Gervais y Ameghino, 1880)
Scelidodon chiliensis (Lydekker, 1886)
Catonyx Ameghino, 1891
Catonyx cuvieri (Lund, 1839)

2.3. Reseña de la cronología del Neógeno y Cuaternario del extremo Sur de América del Sur

La Era Cenozoica (últimos $65,5 \pm 0,3$ Ma; ISC, 2009) es conocida como la "Edad de los mamíferos" (Ortiz-Jaureguizar, 1998). Esta Era fue crucial en la evolución de los mamíferos sudamericanos debido al aislamiento geográfico de América del Sur que se produjo durante la mayor parte ese tiempo; sin embargo, ocurrieron breves intervalos de conexión en los que se produjeron migraciones (Ortiz-Jaureguizar, 2001), entre las Américas.

2.3.1. Cronología del Neógeno y Cuaternario de la región Pampeana

De acuerdo a Cione y Tonni (1995 a) los estudios estratigráficos en el Cenozoico austral de América del Sur se iniciaron con Darwin en Argentina en la década de 1830, aunque la escala cronológica primaria fue realizada por Carlos y Florentino Ameghino (Cione y Tonni, 1995 a).

Cabe mencionar que el registro de mamíferos fósiles hallados en Argentina es de los más completos del continente sudamericano (Cione *et al.*, 2007). A su vez Cione *et al.* (2007) señalaron que la secuencia estratigráfica que posee mamíferos fósiles del Cenozoico tardío de la Argentina representa la secuencia tipo para la escala cronológica de América del Sur.

En el actual territorio de la provincia de Buenos Aires (Argentina), se encuentra la secuencia estratigráfica que comprende el lapso Piso/Edad Chasiquense al Platense (Mioceno superior-Holoceno) (Cione y Tonni, 2005).

La propuesta bioestratigráfica compresiva más reciente es la de Cione y Tonni (2005). Como fue mencionado por dichos autores, las unidades bioestratigráficas de la provincia de Buenos Aires (y de la región Pampeana), han sido mencionadas en otras áreas de América del Sur, dentro de Argentina por ejemplo en las provincia de Corrientes (Scillato-Yané *et al.*, 1998), Entre Ríos (Noriega *et al.*, 2004), Formosa (Zurita *et al.*, 2009 a), Chaco (Zurita *et al.*, 2004); fuera del territorio argentino se puede mencionar Uruguay (Ubilla *et al.*, 2009), Paraguay (Carlini y Tonni, 2000), Bolivia (Cione y Tonni, 1996, Tonni *et al.*, 2009) y el sur de Brasil (Kerber y Oliveira, 2008; Ribeiro y Scherer, 2009).

En esta Tesis se utilizó el trabajo de Cione *et al.* (2007) para la cronología del Neógeno y Cuaternario (ver Cione *et al.*, 2007, fig. 1). En los aspectos bioestratigráficos y cronoestratigráficos se sigue el esquema de Cione y Tonni (2005), Cione *et al.* (2007), Soibelzon *et al.* (2008 a) y Tonni (2009 a y b). A continuación se mencionan los Pisos/Edades de América del Sur en donde se hallaron scelidoterinos (ver McDonald y Perea, 2002; Cione y Tonni, 2005). Además, para los Pisos/Edades del Cuaternario se menciona el paleoclima sugerido. Si bien este trabajo de Tesis se centra el estudio de los

Scelidotheriinae del Cuaternario de Argentina, para ayudar a una mejor comprensión de las discusiones cronológicas asociadas al grupo se mencionan aquellos pisos/edades del Neógeno en los que se hallaron representantes.

Edad "Friasense"

La Edad "Friasense" (Mioceno medio) está integrada por tres faunas sucesivas (Friasense s.s., Colloncureense, Laventense y Mayoense, ver Flynn y Swisher, 1995, Scillato-Yané y Carlini, 1998). Según Flynn y Swisher (1995: 325) la secuencia tipo del "Friasense" procede de las localidades Río Frías/Cisnes, Chile. El lapso estimado para esta edad es de ca.16 a 12 Ma (Marshall *et al.*, 1977).

El escelidoterino reconocido para esta edad es *Neonematherium flabellatum* Ameghino, 1904, presente en Argentina y Colombia (McDonald, 1997); a su vez *Sibylotherium guenguelianum* Scillato-Yané y Carlini, 1998 es citado para el Mayoense (Mioceno medio superior) de Argentina (ver Scillato-Yané y Carlini, 1998).

Piso/Edad Huayqueriense

El Huayqueriense (Mioceno tardío) comprende el lapso entre los ca. 9 a 7,2 Ma. Cione y Tonni (2005) subdividen este piso en Huayqueriense inferior, [Biozona de *Macrochorobates scalabrinii* (Moreno y Mercerat, 1891)] y Huayqueriense superior, para el que aún no se han definido biozonas (ver Cione y Tonni, 2005). Según McDonald y Perea (2002) los escelidoterinos mencionados para este lapso son *Proscelidodon almagroi* (Rovereto, 1914) y *P. gracillimus* (Rovereto, 1914).

Piso/Edad Montehermosense

El Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) involucra los ca. 7,2 a 5 Ma (Cione *et al.*, 2007). La base bioestratigráfica para reconocer

este Piso/Edad es el área de los acantilados marinos de la localidad de Farola Monte Hermoso (Cione y Tonni, 2005), Biozona de *Trigodon gaudryi* Ameghino, 1882. Según McDonald y Perea (2002) y Cione y Tonni (2005) el único escelidoterino citado para esta edad es *P. patrius* (Ameghino, 1888).

Piso/Edad Chapadmalalense

El Chapadmalalense (Plioceno temprano-medio) comprende entre los ca. 5 a 3 Ma (Cione *et al.*, 2007). Cione y Tonni (2005) lo subdividen en Chapadmalalense inferior (Biozona de *Neocavia depressidens* Parodi y Kraglievich, 1948) y Chapadmalalense superior (Biozona de *Paraglyptodon chapadmalensis* Ameghino en Rovereto, 1914). Cione y Tonni (2005) citan a *Scelidotherridium* Kraglievich, 1934, a su vez Cione *et al.* (2007) dividen al Chapadmalalense en temprano y tardío.

Según Carlini y Scillato-Yané (1999) los otros escelidoterinos citados para esta edad son *P. patrius* y *Scelidotherridium parodii* (Kraglievich, 1923) y más recientemente, McDonald y Perea (2002) citaron a *P. rothi* (Ameghino, 1908) para el Chapadmalalense, que probablemente corresponda al Chapadmalalense superior.

Piso/Edad Ensenadense

Según Cione y Tonni (2005) el Ensenadense es una unidad cronoestratigráfica definida para la región Pampeana (Argentina) y basada en la biozona de *Mesotherium cristatum* Serrés, 1867. Siguiendo a Soibelzon *et al.* (2008 a y b) los sedimentos que incluyen fósiles característicos de esta biozona abarcan desde la parte inferior del Cron Brunhes (0,78 Ma) hasta más de 0,98 Ma (subcron C1r1n). Soibelzon (2008) mencionó que la base del Ensenadense, caracterizada bioestratigráficamente, es actualmente desconocida, pero se la ubica tentativamente en torno a los 2 Ma debido a algunas evidencias faunísticas (presencia de *Arctotherium angustidens* Gervais y Ameghino, 1880). Por otro lado, Verzi *et al.* (2004) la ubicaron tentativamente el límite entre el

Piso/Edad Ensenadense y Bonaerense en el comienzo del estadio isotópico 11 (ca. 0,40 Ma). De acuerdo a Cione y Tonni (2005) *Scelidotherium n. sp.* y *Scelidodon capellini* (Gervais y Ameghino, 1880) son taxones exclusivos del Ensenadense (ver además Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Cione *et al.*, 1999).

Piso/Edad Bonaerense

El Bonaerense (Pleistoceno medio) comprende entre los ca. 0,4 a 130 Ma (Cione *et al.*, 2007). De acuerdo a Cione y Tonni (2005) el límite inferior coincide con la base de la Fm. Buenos Aires en el noreste de la provincia de Buenos Aires, y se corresponde con la Biozona de *Megatherium americanum* Cuvier, 1796. El límite Ensenadense-Bonaerense podría ubicarse tentativamente en 0,4 Ma (Verzi *et al.*, 2004; Soibelzon *et al.*, 2010).

De acuerdo a Cione y Tonni (2005) *Scelidotherium floweri* Ameghino, 1881 es exclusivo de esta edad. A su vez mencionaron que *Scelidotherium leptcephalum* Owen, 1839 presenta su primer registro (ver además Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999). Según Miño-Boilini y Carlini (2009) en esta edad existen registros también de *Scelidodon tarijensis* (ver Capítulo 5).

Piso/Edad Lujanense

El Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) comprende aproximadamente entre los 130 a 8,5 ka (Cione *et al.*, 2007). De acuerdo a Cione y Tonni (2005 a) y Tonni (2009 a y b) se corresponde con la Biozona de *Equus (Amerhippus) neogaeus* Lund, 1840. Scillato-Yané *et al.* (1995), y Carlini y Scillato-Yané (1999) mencionaron la presencia de *Scelidotherium leptcephalum*.

Paleoclimas durante el lapso Ensenadense-Lujanense en la región Pampeana

Desde una perspectiva paleoclimática, durante el último millón de años se han observado al menos 15 ciclos glaciales-interglaciales, especialmente a partir de la Gran Glaciación Patagónica (GPD, ca. 1168-1016 ka; ver Rabassa *et al.*, 2005; Soibelzon y Tonni, 2009).

De acuerdo a Cione *et al.* (2007) se registraron en el Ensenadense de la región pampeana los últimos grandes mamíferos indicadores de condiciones cálidas y húmedas. A su vez también de acuerdo a Cione *et al.* (2007 y bibliografía allí citada) en los niveles del Ensenadense existen registros de micromamíferos indicadores de condiciones frías y áridas.

En este sentido, la mayoría de las asociaciones faunísticas ensenadenses reflejan condiciones áridas y más frías que las actuales, con el desarrollo de ambientes abiertos o semiabiertos [e.g.: *Zaedyus pichiy* Desmarest, 1804, *Tolypeutes matacus* (Desmarest, 1804), *Chaetophractus vellerosus* (Gray, 1865) *Eutatus* sp., Glyptodontidae y Mylodontidae; ver Scillato-Yané *et al.*, 1995]; a su vez, ciertos taxones como *Tapirus* Brünnich, 1772 indican la ocurrencia de pulsos cálidos (ver Soibelzon y Tonni, 2009).

El Bonaerense se inició con un evento cálido (Cione *et al.*, 2007 y bibliografía allí citada), y el Lujanense se inició con condiciones interglaciales. Sin embargo, durante la parte final del Lujanense se desarrolló el Último Máximo Glacial (ca. 20 ka AP), con un predominio de una fauna adaptada a condiciones áridas y frías (ver Cione *et al.*, 2007 y bibliografía allí citada). El final del Pleistoceno (ca. 11.7 ka AP) se caracterizó por un clima cálido y húmedo (Cione *et al.*, 2007).

2.3.2. Cronología del Valle de Tarija, Bolivia

Una mención especial merece la fauna de mamíferos fósiles del Pleistoceno del Valle de Tarija (Bolivia), ya que de aquí proceden un gran número de especímenes de scelidoterinos que fueron incluidos en esta Tesis.

De acuerdo a Suárez-Soruco y Díaz-Martínez (1996) la denominación "Formación Tarija" para los sedimentos Pleistocenos del Valle de Tarija, corresponde a un término en desuso ya que esta tiene prioridad para unidades litoestratigráficas del Carbonífero. Así, lo correcto es utilizar la denominación de Formación Tolomosa. Luego Suárez-Montero (1996) realizó una revisión de la geología de la cuenca pleistocena de Tarija, y elevó al rango de Grupo a la Formación Tolomosa. Este Grupo estaría integrado por dos formaciones: Formación Santa Ana y Formación San Lorenzo.

Coltorti *et al.* (2007) reconocieron la Formación Tolomosa, además estos autores realizaron dataciones (^{14}C) arrojando edades comprendidas entre 44 ka y 21 ka AP.

Tonni *et al.* (2009), Zurita *et al.* (2009 a y b) y Gasparini *et al.* (2010) realizaron una revisión de la fauna pleistocena del Valle de Tarija y realizaron una comparación desde un punto de vista bioestratigráfico con el estándar de la región Pampeana de Argentina. Concluyeron que, debido a la presencia de *Glyptodon munizi* y *Arctotherium angustidens* (ambos exclusivos de la biozona de *Mesotherium cristatum*, edad Ensenadense), y la presencia de *Equus (Amerhippus) neogaeus* (taxón exclusivo del Lujanense) la secuencia de Tarija podría corresponder al Ensenadense y Lujanense de la región Pampeana; alternativamente la presencia de esos taxones en sedimentos más jóvenes que el Ensenadense, podría deberse a un factor de supervivencia local.

2.4. Extinción

2.4.1. Consideraciones

Cione *et al.* (2007) postularon que en América de Sur los últimos representantes de la megafauna (ver Cione *et al.*, 2003; más de 1,000 kg de masa corporal) y la mayoría de los grandes mamíferos (más de 44 kg) se extinguieron hace unos 7 ka AP.

Actualmente la hipótesis que mejor explica esta extinción fue propuesta por Cione *et al.* (2003, 2009) quienes la denominaron Broken Zig Zag (= Zig

Zag Roto). La denominación Zig Zag hace referencia a las marcadas modificaciones que ocurrieron en la distribución y la abundancia de los mamíferos que estuvieron adaptados a áreas de vegetación abierta, debidas a los cambios climáticos fluctuantes del Pleistoceno medio y tardío (ver además Cione *et al.*, 2003, 2009). En los ciclos glaciales, estos mamíferos poseían una amplia distribución geográfica la cual se restringía en los ciclos interglaciales. Adicionalmente, durante el último ciclo interglacial, sobrevino la llegada del hombre a América del Sur (ca. 13 ka). En resumen, para esta hipótesis la extinción fue producida por varios factores (e.g.: restricción de las áreas y la llegada del hombre).

Más recientemente, y en particular en el caso de las extinciones de los perezosos terrestres, McDonald y De Juliis (2008) sugirieron que estos en América del Norte y América del Sur se extinguieron hace unos 10 ka AP junto con el resto de la megafauna. De acuerdo a estos autores, ocurrieron casos de sobrevivencia de perezosos hasta inicios del Holoceno en algunas islas del Caribe.

Para la provincia de Buenos Aires, el registro arqueológico indica la supervivencia de mamíferos de gran talla hasta ca. 7.5 ka AP y representados casi exclusivamente por xenartros (Gutiérrez *et al.*, 2010).

2.4.2. Dataciones en Scelidotheriinae cuaternarios

Hasta la realización de la Tesis Doctoral de McDonald (1987) sólo existían en la literatura científica dataciones ¹⁴ C sobre especímenes de *Scelidodon chiliensis*, procedente del Pleistoceno de Perú.

A continuación se mencionan algunas dataciones realizadas sobre especímenes que han sido asignados a diferentes especies de scelidoterinos del Cuaternario de Argentina, Perú y Brasil, y que nos brindan información sobre los registros más modernos de este grupo. En otros capítulos se realiza una discusión de las implicancias de estos registros.

En la Argentina, han sido fechados materiales que fueron asignados a *Scelidotherium leptcephalum* en las provincias de Córdoba y San Luis. En

Córdoba, Cruz *et al.* (2010) obtuvieron un fechado de 7.550 ± 60 años $^{14}\text{C AP}$ sobre un espécimen procedente de la Fm. La Invernada. En San Luis el fechado fue de 7.760 ± 120 años $^{14}\text{C AP}$ (Chiesa *et al.*, 1999).

En Perú, *Scelidodon chiliensis* fue datado, de acuerdo a Marshall *et al.* (1984) y Pujos y Salas (2004), en torno a 8.910 ± 200 años $^{14}\text{C AP}$.

En Brasil, *Catonyx cuvieri* fue fechado en 9.990 ± 40 años $^{14}\text{C AP}$ (Piló y Neves, 2003), procedente de la región cárstica de Lagoa Santa, Mina Gerais. *Valgipes bucklandi* fue fechado en 11.020 ± 40 años $^{14}\text{C AP}$ (Hubbe *et al.*, 2009) procedente de la Cueva Cuvieri, Lagoa Santa, Mina Gerais.

2.5. Consideraciones paleobiológicas y paleoecológicas de los escelidoterinos

En este apartado se mencionan algunas contribuciones sobre interpretaciones paleobiológicas y paleoecológicas que han realizado varios autores sobre escelidoterinos del Neógeno y Cuaternario.

McDonald y De Iuliis (2008) mencionaron que desde un punto de vista paleoecológico, los perezosos terrestres fueron muy diversos, por ejemplo en cuanto a los hábitos alimenticios, los hubo ramoneadores y pastadores. A su vez en cuanto a los hábitos de locomoción, fueron terrestres (e.g.: *Megatherium*, *Lestodon*, *Scelidotherium* entre otros), semiarborícolas (e.g.: *Neonematherium*) y acuáticos (e.g.: *Thalassocnus*).

En cuanto a los hábitos alimenticios de los escelidoterinos pleistocenos, Bargo y Vizcaíno (2008) sugirieron que *Scelidotherium* podría poseer un hábito alimenticio más selectivo o intermedio (e.g.: seleccionaban plantas o distintas partes de estas; pastos y/o hojas de árboles y arbustos).

De Esteban-Trevigno y Casabán (2000) mencionaron que los escelidoterinos pleistocenos tuvieron una posición cuadrúpeda.

Según White (1997) *Neonematherium* posee una mezcla de caracteres que indican adaptaciones arbóreas y terrestres, de acuerdo a la anatomía funcional del miembro anterior y posterior.

Para el género *Proscelidodon*, Aramayo (1988) indicó que podría haber poseído hábitos cavadores, a base de un estudio de anatomía funcional realizado sobre el miembro anterior.

En los trabajos realizados por Cuenca Anaya (1995), Bargo *et al.* (2000), De Esteban-Trivigno y Casabán (2000), Vizcaíno *et al.* (2001) se sugiere que *Scelidotherium* podría haber desarrollado hábitos cavadores. En concordancia con esto, De Esteban-Trivigno (2007) concluyó que *S. leptcephalum* debió excavar eficientemente.

En cuanto a la locomoción, Cuenca Anaya (1995) sugirió que los esclidoterinos pleistocenos poseían una marcha cuadrúpeda; apoyaban los dedos IV y V, a su vez el zeugopodio no se extendía de manera total, por lo tanto la mano poseía una pronación incompleta, flexionando los dedos II y III.

En cuanto a la talla de los perezosos terrestres, los esclidoterinos son de talla mediana a grande, de acuerdo a la clasificación propuesta por de Toledo (1998).

A base de la utilización de ecuaciones alométricas, Fariña *et al.*, (1998) y Bargo *et al.* (2000) sugirieron que la masa estimada para *S. leptcephalum* es de 1054 y 594 kg (ver Fariña *et al.*, 1998, el espécimen estudiado es MLP 3-401). Posteriormente, Bargo *et al.* (2000) sobre el estudio del mismo espécimen (MLP 3-401) sugirieron una masa corporal de 850 kg. Sin embargo, De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) mencionaron que la masa estimada para *S. leptcephalum* es de 594 kg (el material estudiado es MCNV 64-6).

De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) si bien estudiaron dos especímenes de *Scelidodon tarijensis* (= *Catonyx tarijensis*) (FMNH P 14238 y FMNH P 134742), no pudieron calcular la masa para este taxón. Estos autores mencionaron que las ecuaciones que utilizaron son adecuadas para cuadrúpedos, si bien *Scelidodon*, de acuerdo a estos autores, se consideró un cuadrúpedo no existe estudios más detallados que avalen esta hipótesis. El espécimen FMNH P 14238 fue estudiado en esta Tesis y es asignado a "*Sc.*" *tarijensis*.

Por el momento no existen trabajos paleobiológicos, o estimación de masa sobre *V. bucklandi* y *C. cuvieri*. Sin embargo, como se demostrara más

adelante (ver capítulo 4.14.) de acuerdo a las dimensiones lineales del esqueleto de estos taxones, resulta evidente que fueron de talla más pequeña que "*Sc.*" *tarijensis*.

CAPÍTULO 3

3. METODOLOGÍA

3. 1. Metodología

A continuación se menciona la metodología utilizada en el desarrollo de esta Tesis Doctoral.

1) Recopilación bibliográfica.

2) Estudio de los materiales depositados en las colecciones de diferentes museos e instituciones de Argentina, Bolivia y Brasil (ver capítulo 1.5.). Debido a esto se halló en ellas un gran número de materiales que no fueron estudiados en revisiones previas efectuadas por otros autores, ni descriptos al momento.

3) Identificación de ejemplares tipo, redefinición y delimitación de los taxones existentes. Para ello se consultaron sus descripciones originales, así como también los distintos trabajos de revisión en los que los ellos fueron incluidos.

4) Participación en campañas científicas a distintas localidades fosilíferas del Cuaternario de Argentina (e.g.: Corrientes, Chaco y Formosa) y Bolivia (Tarija), con la finalidad de obtener y estudiar nuevos especímenes de scelidoterinos (fueron estudiados e incluidos en esta Tesis).

5) Desarrollo de estudios anatómicos que permitan una evaluación más precisa de los Scelidotheriinae, mediante la comparación de materiales homólogos entre ejemplares del Cuaternario de la Argentina, Brasil, Bolivia, Chile, Uruguay y Ecuador. Además se estudiaron algunos especímenes del Neógeno de la Argentina.

6) Formación de un criterio propio para agrupar los materiales estudiados en géneros y especies.

7) Evaluación de los esquemas sistemáticos obtenidos y comparación con los propuestos previamente por otros autores (e.g.: McDonald, 1987; Pujos, 2000; McDonald y Perea, 2002).

8) Interpretación y presentación de los resultados obtenidos. Se realizaron presentaciones parciales de algunos de los resultados obtenidos hasta el momento.

Trabajos publicados

Carlini, A.A.; Zurita, A.E.; Scillato-Yané, G.J.; Miño-Boilini, A.R. y Lutz, A.I. 2005. *Scelidodon* Ameghino (Tardigrada, Scelidotheriinae) en el Lujanense (Pleistoceno Tardío) de la provincia de Corrientes, Argentina. *En: Simposio Geología del Cuaternario, Paleontología, Geoarqueología, Paleoclimas y Paleoambientes* (Eds. Llambías, E.; de Barrio, R.; González, P. y Leal, P.) *Actas del XVI Congreso Geológico Argentino*, (La Plata 2005) IV: 255-260.

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 (2-3): 373-381.

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.

Soibelzon, E.; Miño-Boilini, A.R.; Zurita, A.E. y Krmpotic, M.C. 2010. Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(3): 449-469.

Presentaciones en Reuniones Científicas Nacionales e Internacionales

Miño-Boilini, A.R. 2006. Consideraciones sistemáticas preliminares de los Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Tardigrada, Xenarthra) del Plioceno tardío-Pleistoceno de la Argentina. *Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas UNNE*. Resumen Expandido-B-002.

Miño-Boilini, A.R. y Carlini, A.A. 2007. El registro de *Scelidodon tarijensis* (Gervais y Ameghino) (Tardigrada, Scelidotheriinae) en el Pleistoceno del Valle de Tarija (Bolivia). *3º Congreso de Mastozoología Boliviano* 49R. La Paz. Bolivia.

Miño-Boilini, A.R. y Carlini, A.A. 2007. *Scelidotherium bravardi* Lydekker (Mammalia, Tardigrada, Scelidotheriinae) en el Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) de la región Pampeana. *Ameghiniana Suplemento* 44(4): 83R.

Ferrero, B.S. y Miño-Boilini, A.R. 2007. Primer registro de *Scelidodon* Ameghino (Tardigrada: Scelidotheriinae) en la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana Suplemento* 44(4): 79R.

Miño-Boilini, A.R.; Tomassini, R.L.; Oliva, C. y Manera De Bianco, T. 2009. Nuevos materiales de *Proscelidodon* Bordas (Phyllophaga, Scelidotheriinae) de la Formación Monte Hermoso (Mioceno tardío-Plioceno temprano), Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana Suplemento* 46(4): 38R.

Lucero, N.P.; Pagano, N.; Chiesa, J.O. y Miño-Boilini, A.R. 2009. Molares de Scelidotheriinae del Valle del Río Conlara (San Luis; Pleistoceno Tardío). *Ameghiniana Suplemento* 46(4): 35R.

3.2. Consideración nomenclatural

En este trabajo de Tesis se propone que *Scelidodon copei* Ameghino, 1881 (especie tipo del género *Scelidodon*) sea declarado *nomen vanum* en el sentido de Mones (1989). A su vez esta Tesis Doctoral no reúne los criterios de una publicación (ICNZ, 1999 artículo 8) para erigir un nuevo género y así incluir las especies consideradas válidas, por lo tanto se utiliza "*Scelidodon*" representada por las siguientes especies "*Scelidodon tarijensis*" y "*Scelidodon chiliensis*".

3.3. Medidas utilizadas

A continuación se detallan las dimensiones lineales obtenidas en los materiales estudiados. Estas se encuentran expresadas en milímetros (mm) y están incluidas en las tablas. Para la toma de mediciones se utilizó un calibre manual "Vernier", con un rango de error de 0,5 mm y además se utilizó un compas de espesor de uso antropológico.

Para realizar los análisis estadísticos (análisis multivariados) se utilizaron algunas de estas medidas lineales (ver más abajo). Para ello se consideró: **a)** Análisis de Componentes Principales (ACP) y **b)** Análisis Factorial Discriminante (AFD). Los cálculos se efectuaron mediante el uso del programa estadístico XLSTAT 7.5.3.

El ACP es una técnica estadística de síntesis de la información o reducción de la dimensión (número de variables). Cuando se presenta un cúmulo de datos con muchas variables el objetivo es reducirlas a un número menor, perdiendo la menor cantidad de información posible. En esta oportunidad, con el cálculo del ACP se buscó analizar la interdependencia de variables con el objetivo de determinar el valor diagnóstico de las variables métricas en los cráneos, mandíbulas, húmeros y fémures, de los distintos scelidoterinos cuaternarios analizados.

El AFD permite analizar si existen diferencias significativas entre grupos respecto a un conjunto de variables medidas y, a su vez, proporciona un

procedimiento de clasificación sistemática de nuevas observaciones de origen desconocido en un grupo analizado.

Las variables métricas utilizadas se obtuvieron del cráneo, húmero y fémur.

En el capítulo 4.14. (Análisis morfométrico) se describe con más detalle la metodología utilizada para el análisis morfométrico de los materiales.

La descripción de las medidas es la siguiente:

Cráneo y mandíbula (fig. 1)

1) Longitud maxilocondilar (LMC): esta medida se obtiene en vista palatal, desde borde posterior de cóndilo occipital hasta el borde anterior del maxilar.

2) Longitud de la serie dentaria (LSR): desde el borde anterior del Cf1 o cf1 (en caso de no preservar, se toma el alvéolo) al borde posterior del Mf4 o mf3 (en caso de no preservar, se toma el alvéolo). Esta medida fue tomada en las series dentarias superiores e inferiores.

3) Ancho mínimo postorbital (AMP): esta medida se obtiene en vista dorsal por detrás del proceso postorbital a nivel de la porción más angosta del extremo anterior del frontal.

4) Ancho del hocico (AH): esta medida se obtiene en vista dorsal por delante del proceso postorbital a nivel de los maxilares.

5) Altura del hocico (Ah): esta medida se obtiene en vista lateral en sentido dorsoventral a nivel del borde anterior del Cf1 se traza una línea vertical en sentido dorsal.

6) Ancho bicondilar (AC): esta medida se obtiene en vista occipital desde los bordes laterales de los cóndilos occipitales.

7) Longitud del Mf4 al cóndilo occipital (LMf4-O): esta medida se obtiene en vista palatal desde el borde posterior del Mf4 al borde posterior del cóndilo occipital.

8) Diámetro ántero-posterior de los caniniformes y molariformes (DAP): desde el borde anterior al borde posterior del caniniforme y del molariforme (o el alvéolo en caso de no presentar). Esta fue tomada en los dientes superiores e inferiores.

9) Diámetro vestibulo-lingual de los caniniformes y molariformes (DVL): desde el borde mesial al borde distal del caniniforme y del molariforme (o el alvéolo en caso de no presentar). Esta fue tomada en los dientes superiores e inferiores.

10) Altura de la rama mandibular (ARM): esta dimensión se toma a nivel del mf2 ya que a este nivel se encuentra la mayor altura mandibular.

Húmero (fig. 2)

11) Longitud máxima (LMH): desde el borde proximal de la cabeza humeral al borde distal del cóndilo lateral.

12) Ancho proximal del húmero (APH): distancia máxima desde el punto más saliente lateral-interno al punto más saliente lateral-externo de la extremidad proximal.

13) Ancho distal del húmero (ADH): desde el punto más saliente lateral-interno al punto más saliente lateral-externo de la extremidad distal.

Radio (fig. 2)

14) Longitud máxima del radio (LMR): distancia máxima próximo-distal.

Ulna (fig. 2)

15) Longitud máxima de la ulna (LMU): distancia máxima próximo-distal.

Fémur (fig. 2)

16) Longitud máxima del fémur (LMF): distancia máxima desde el borde proximal de la cabeza femoral al cóndilo medial.

17) Ancho proximal del fémur (APF): distancia máxima desde el punto más saliente lateral-interno al punto más saliente lateral-externo de la extremidad proximal.

18) Ancho distal del fémur (ADF): distancia máxima desde el punto más saliente lateral-interno al punto más saliente lateral-externo de la extremidad distal.

Tibia (fig. 2)

19) Longitud máxima de la tibia (LMT): distancia máxima próximo-distal desde el punto más saliente de la extremidad proximal al punto más saliente de la extremidad distal.

Fíbula (fig. 2)

20) Longitud máxima de la fíbula (LMf): distancia máxima próximo-distal desde el punto más saliente de la extremidad proximal al punto más saliente de la extremidad distal.

Astrágalo (fig. 2)

21) Longitud máxima del astrágalo (LMA): en vista fibular distancia del límite más saliente proximal de la faceta odontoidea al límite más saliente distal de la carilla calcáneas externa.

22) Ancho máximo del astrágalo (AMA): distancia máxima de la faceta discoidea.

Calcáneo (fig. 2)

23) Longitud máxima del calcáneo (LMC): distancia máxima próximo-distal desde el punto más saliente de la extremidad proximal al punto más saliente de la extremidad distal.

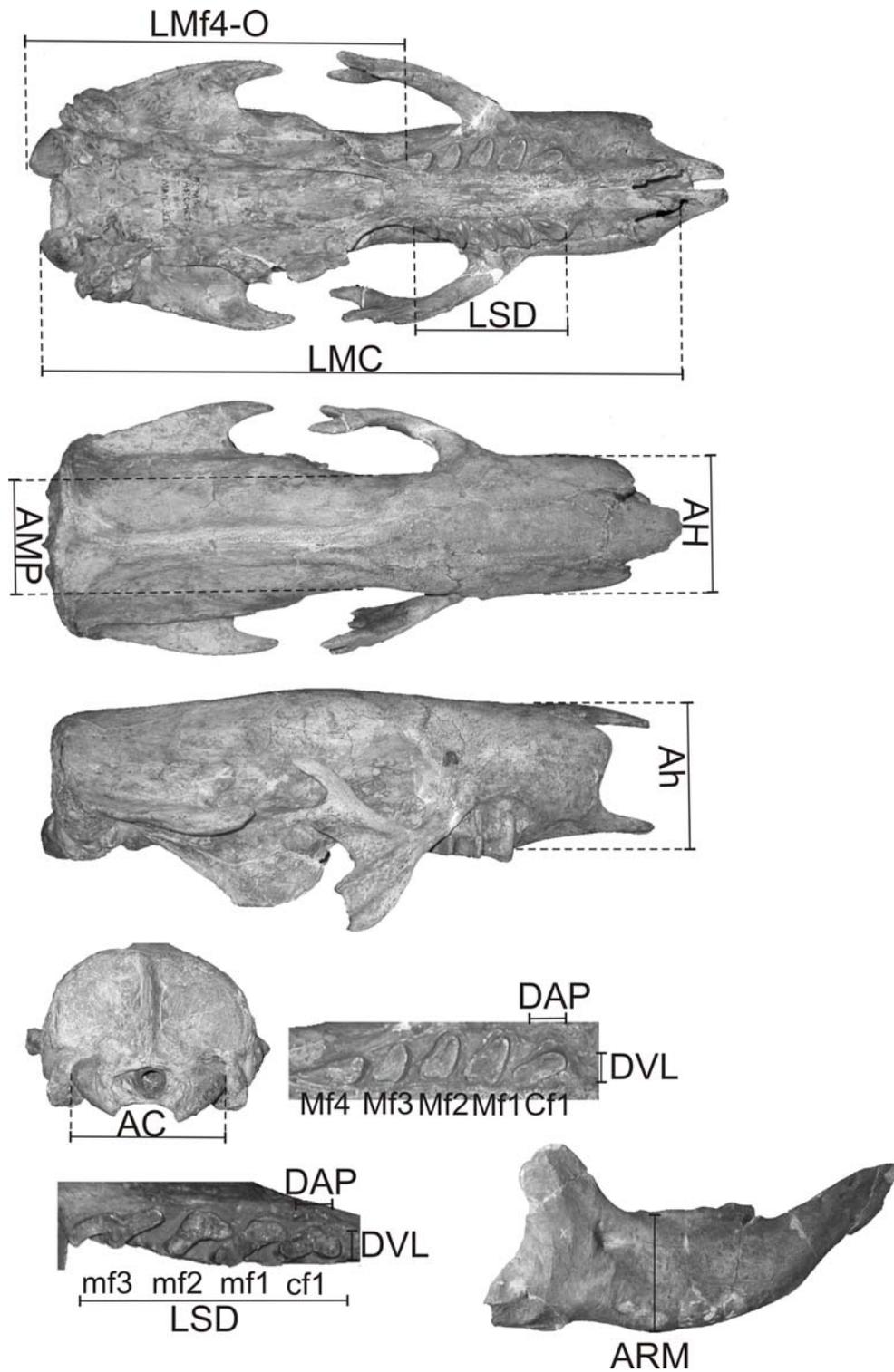


Figura 1. Medidas del cráneo, mandíbula y dentición.

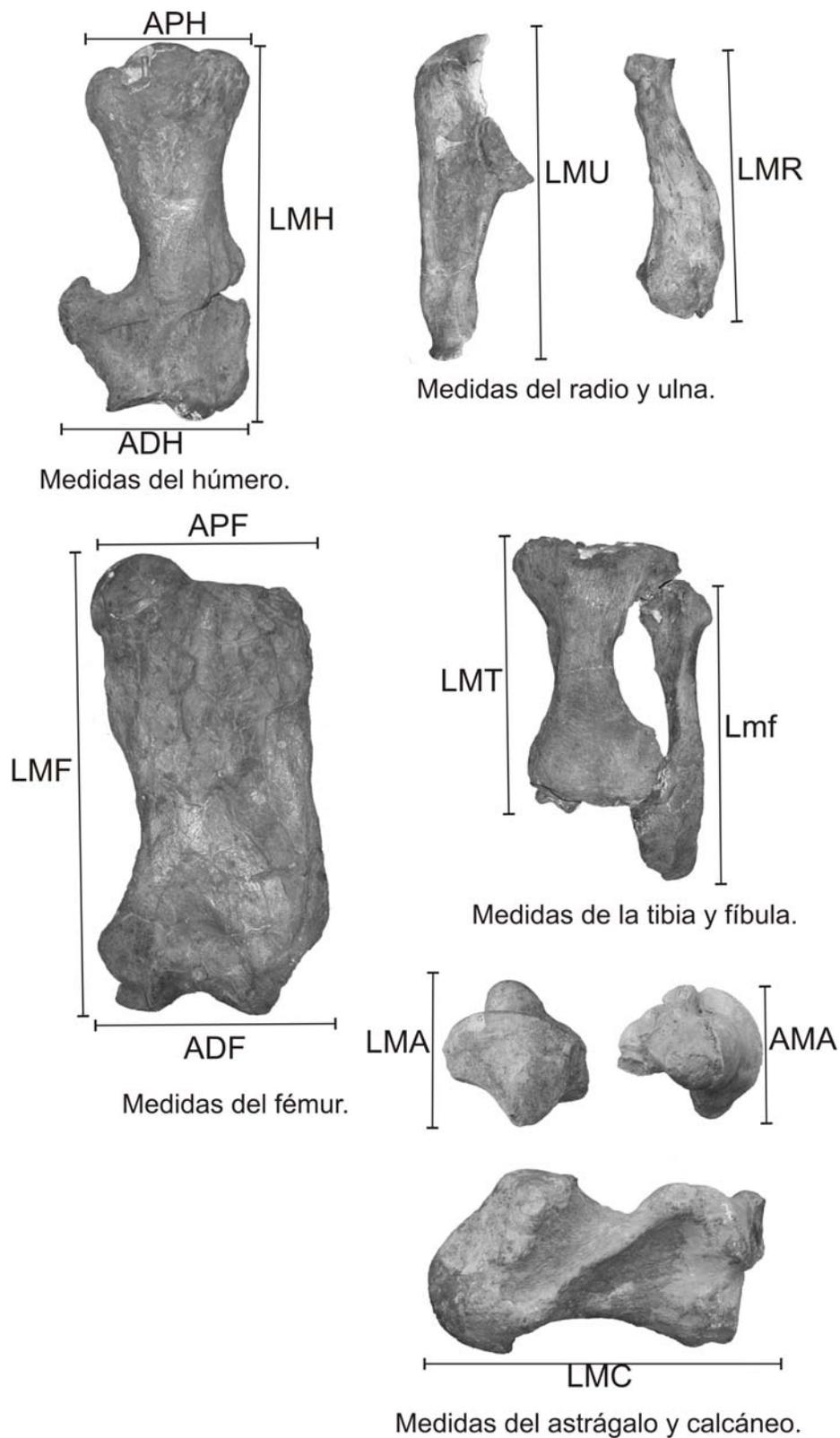


Figura 2. Medidas del postcráneo.

3.4. Índice de hipsodoncia

A nivel mandibular se obtuvo este Índice de Hipsodoncia (IH), mediante el cálculo del cociente entre la altura de la rama mandibular horizontal y la longitud de la serie dentaria, multiplicado por 100 (Bargo *et al.*, 2006).

El primero en utilizar este índice fue Zetti (1964), para estudiar algunos materiales de *Megatherium* Cuvier, 1796, del Pleistoceno de Argentina.

La determinación de este índice es una metodología frecuentemente utilizada en el estudio de los perezosos terrestres (McDonald, 1995; De Iuliis, 1996; Bargo *et al.*, 2006). Al respecto, Bargo *et al.* (2006) sugirieron que, a partir de la evaluación del IH en perezosos, se pueden postular hipótesis relacionadas a la dieta, hábitos de vida y hábitats de los taxones. En el caso particular de los esclidoterinos, Bargo *et al.* (2006) calcularon el IH sólo en ejemplares de *Scelidotherium leptcephalum*. A fin de poder realizar comparaciones con los datos obtenidos por estos autores, en esta oportunidad se determinó el valor de IH en especímenes de *S. bravardi*, "*Sc.*" *chiliensis*, "*Sc.*" *tarijensis*, *C. cuvieri* y *V. bucklandi*.

El IH se calculó mediante el cociente entre la altura del cuerpo mandibular (medida a nivel medio del mf2 en vista lateral externa) y la longitud de serie dentaria (borde anterior del cf1 al borde posterior del mf3), multiplicado por 100.

3.5. Análisis filogenético

Se realizó utilizando los principios de la sistemática filogenética o cladismo. Esta metodología, propuesta originalmente por Hennig (1968) y formalizada por Nelson y Platnick (1981) y Wiley (1981), señala que la clasificación biológica debe estar basada en la filogenia de los grupos estudiados.

Este método se basa en el estudio de la diversidad orgánica a través del reconocimiento de la relaciones de parentesco de los organismos. Los grupos

naturales (= monofiléticos) pueden ser reconocidos por la presencia de uno o más caracteres avanzados compartidos (=sinapomorfía) (Morrone, 2000).

Los pasos seguidos para realizar el análisis filogenético fueron los sugeridos por Morrone (2000):

- 1) Selección de los taxones que serán las unidades de estudio.
- 2) Selección de los caracteres que brindarán las evidencias sobre las relaciones genealógicas de los taxones estudiados.
- 3) Proposición de las relaciones genealógicas de los taxones analizados. Estas serán incluidas en un cladograma.
- 4) Traducción de las relaciones genealógicas del cladograma en una clasificación formal.

Descripción del análisis

Para el presente análisis se usaron 12 taxones: uno es el grupo externo ("outgroup") y los otros 11 constituyen el grupo interno ("ingroup"). En base a Perea y McDonald (1997) y McDonald y Perea (2002), se utilizó como grupo externo el género *Nematherium* (considerado un esclidoterino por los autores antes mencionados), cabe mencionar que este taxón no es considerado un esclidoterino en esta Tesis Doctoral, se lo incluye dentro de los Nematheriinae Scillato-Yané, 1977 (ver Scillato-Yané, 1977). Por otro lado, el grupo interno está integrado por los siguientes taxones: *Sibyllotherium guenguelianum*, *Neonematherium flabellatum*, *Proscelidodon patrius*, *P. rothi*, *Scelidotheridium parodii*, *Scelidotherium bravardi*, *S. leptcephalum*, "*Scelidodon*" *tarijensis*, "*Sc.*" *chiliensis*, *Valgipes bucklandi* y *Catonyx cuvieri*.

Se utilizaron 25 caracteres morfológicos, de los cuales 17 son craneodentarios y 8 postcraneales. Los caracteres morfológicos fueron extraídos del estudio de los materiales tipo y del mejor material disponible de cada una de las especies consideradas válidas en este estudio.

La matriz (25 caracteres por 12 taxones) fue construida a través del programa: *Nexus Data Editor*, versión 0.5.0 (R.D.M Page, 2001).

El análisis análisis fue efectuado con el programa TNT (*Tree Analysis Using Parsimony*), versión 1.1. (Goloboff *et al.*, 2008).

De acuerdo a Morrone (2000 y bibliografía allí citada) existen varios criterios para determinar los estados de los caracteres, es decir si son plesiomórficos o apomórficos. Uno de los más aceptados, utilizado en el desarrollo de esta Tesis, es el criterio de comparación con el grupo externo ("outgroup").

El principal objetivo de este análisis filogenético es estudiar las relaciones de los scelidoterinos del Cuaternario, se acepta que los Scelidotheriinae son un grupo natural como lo sugirió Gaudin (2004).

Con respecto a la definición de los caracteres, sus respectivos estados y ilustración, se encuentran en el capítulo de filogenia (ver capítulo 6). Los caracteres utilizados fueron los siguientes:

A) Craneanos

0) Contorno del rostro en vista dorsal (Lám. 43 Fig. 1).

Codificación:

0: subrectangular.

1: subtriangular.

1) Sección del rostro (Lám. 43 Fig. 2).

Codificación:

0: subcircular.

1: subtriangular.

2) Proceso lateral de los nasales (Lám. 43 Fig. 3). [McDonald y Perea, 2002: carácter 3].

Codificación:

0: se detiene en el borde anterior del maxilar.

1: se extiende anteriormente.

- 3) Surco del paladar (Lám. 43 Fig. 4). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 6-7].
Codificación:
0: ausente.
1: se extiende a lo largo de toda del paladar.
- 4) Curvatura del paladar (Lám. 44 Fig. 1). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 8-9].
Codificación:
0: plana.
1: levemente convexa.
2: uniformemente convexa.
- 5) Relación del premaxilar con el maxilar (Lám. 44 Fig. 2). [modificado de Gaudin, 2004: carácter 113].
Codificación:
0: ausente.
1: presente.
- 6) Posición de la sutura entre el maxilar y palatino (Lám. 44 Fig. 3). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 4-5].
Codificación:
0: a nivel del Mf3-Mf4.
1: a nivel del Mf2-Mf3.
- 7) Longitud de la porción predentaria del paladar respecto de la longitud de la serie dentaria (Lám. 44 Fig. 4). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 11].
Codificación:
0: menor longitud.
1: igual o mayor longitud.

- 8)** Cresta sagital (Lám. 44 Fig. 5). [modificado de Gaudin, 2004: carácter 93].
Codificación:
0: ausente.
1: presente.
- 9)** Cresta media del basiesfenoides (Lám. 45 Fig. 1). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 12].
Codificación:
0: ausente.
1: presente.
- 10)** Surco que separa el proceso paraoccipital y mastoideo (Lám. 45 Fig. 2). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 13].
Codificación:
0: ausente.
1: presente.
- 11)** Sección del Cf1 (Lám. 45 Fig. 3). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 19].
Codificación:
0: reniforme.
1: subelíptico, extendido en sentido mesiodistal.
- 12)** Sección de los Mf1 a Mf3 (Lám. 45 Fig. 4). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 21].
Codificación:
0: subtriangular.
1: subelíptico.

B) Mandibulares

- 13)** Quilla mandibular (Lám. 46 Fig. 1). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 14].

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

- 14)** Inclinación de la rama mandibular (Lám. 46 Fig. 2). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 17].

Codificación:

0: entre 0° a 17°.

1: entre 20° a 28°.

- 15)** Lóbulo vestibular del cf1 (Lám. 46 Fig. 3). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 22].

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

- 16)** Cóndilo mandibular (Lám. 46 Fig. 4). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 18].

Codificación:

0: por encima del plano oclusal.

1: levemente al mismo nivel del plano oclusal.

C) Postcraneanos

- 17)** Foramen entepicondileo del húmero (Lám. 47 Fig. 1). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 25].

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

18) Posición de la barra entepicondilar del húmero (Lám. 47 Fig. 2).

Codificación:

0: diagonal.

1: transversal.

19) Falange ungueal del dedo I de la mano (Lám. 47 Fig. 3). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 26].

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

20) Contacto entre el McV y el unciforme (Lám. 47 Fig. 3). [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 27].

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

21) Forma de los márgenes medial y lateral del fémur (Lám. 47 Fig. 4).

Codificación:

0: márgenes rectos y paralelos.

1: márgenes cóncavos y divergentes distalmente.

22) Conexión de la faceta de la tróclea patellar con la del cóndilo medial y la del cóndilo lateral del fémur (Lám. 48 Fig. 1).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

23) Fusión distal y proximal entre la tibia y fíbula (Lám. 48 Fig. 2).

Codificación:

0: ausente.

1: presente.

24) Contacto entre las superficies articulares del cuboides y faceta sustentacular calcaneal (Lám. 48 Fig. 3).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

CAPÍTULO 4

4. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA GENERAL DE LOS SCELIDOTHERIINAE

4.1. Antecedentes

Las contribuciones anatómicas descriptivas más notables sobre escelidoterinos son las realizadas por Owen (1839, 1857), Lund (1839, 1840), Gervais (1855), Burmeister (1879, 1881), Ameghino (1889), McDonald (1987) y Cuenca Anaya (1995).

El trabajo de McDonald (1987) es un aporte relevante al estudio de este grupo, ya que fue el primer revisor. Luego la mayoría de los trabajos son parciales (e.g.: Pujos, 2000; McDonald y Perea, 2002 y Cartelle *et al.*, 2009, Miño-Boilini y Carlini, 2009, entre los más relevantes).

Existen en la literatura, trabajos en los que se han efectuado comparaciones anatómicas de escelidoterinos con otros grupos de perezosos (e.g.: *Glossotherium robustum* Owen, 1839), y pertenecen a Owen (1842). Tiempo después, Stock (1917) realizó una descripción del pie de *Paramylodon harlani* (Owen, 1840) y lo comparó con el pie de *S. leptcephalum* (ver además Stock, 1925).

En este apartado se realizaron descripciones anatómicas comparadas de los taxones considerados válidos, ellos son: *Scelidothorium leptcephalum*, *S. bravardi*, "*Scelidodon*" *tarijensis*, "*Sc.*" *chiliensis*, *Catonyx cuvieri* y *Valgipes bucklandi*. Algunas de las diferencias anatómicas entre los taxones no se pueden cuantificar, ya que corresponden a caracteres cualitativos, pero son útiles para diferenciarlos. Estas diferencias cualitativas son mencionados por otros autores para la diferenciación de otros perezosos terrestres (e.g.: Megatheriidae ver De Iuliis, 2006; De Iuliis *et al.*, 2009; Brandoni *et al.*, 2008, entre otros).

4.2. Cráneo

El cráneo y la mandíbula son los elementos más importantes para el diagnóstico de los diversos taxones que integran esta subfamilia (Owen, 1839; Gervais, 1855; Ameghino, 1889; Lydekker, 1886). Existen varios trabajos sobre estudios detallados del cráneo, y pertenecen a Owen (1839, 1857), Guth (1956), Sefve (1915 a y b), Kraglievich (1923), van der Klaauw (1931 a y b), Urquiola de Carli y Aramayo (1967) y McDonald (1987). En la revisión realizada por McDonald (1987), los caracteres que distinguen a los géneros y a las especies están basados en las diferentes morfologías observadas en su mayoría en el cráneo y la mandíbula. Sin embargo, como se mencionará en párrafos siguientes (ver además **Revisión Sistemática**) a partir del estudio realizado en esta Tesis, se amplió el conocimiento anatómico del postcráneo, y se observaron morfologías distintivas a nivel genérico y específico.

A partir de la revisión de los especímenes de "*Sc.* *tarijensis*", "*Sc.* *chiliensis*" y *C. cuvieri*, estos presentan algunos caracteres a nivel del cráneo y mandíbula que podrían indicar que poseían dimorfismo sexual, tal como se ha señalado para otros perezosos terrestres pleistocenos (e.g.: *Eremotherium* Spillman, 1948, ver Cartelle y Bohórquez, 1982; *Paramylodon* Brown, 1903, ver McDonald, 2006).

El cráneo de los scelidoterinos es alargado y tubular. En vista palatal, las series dentarias son casi paralelas entre si (e.g.: "*Sc.* *tarijensis*", "*Sc.* *chiliensis*", *Scelidotherium leptcephalum* y *S. bravardi*), existiendo una leve convergencia en sentido anterior (e.g.: *Catonyx cuvieri* y *Valgipes bucklandi*), además algunos presentan un surco paralelo a la serie dentaria que puede ser muy leve o muy desarrollado (e.g.: "*Sc.* *tarijensis*" y "*Sc.* *chiliensis*") y en otros ausentes (e.g.: *S. leptcephalum*).

En vista dorsal, el cráneo tiene dos constricciones: la primera de ellas se ubica a nivel de los maxilares, por delante del proceso cigomático, y la segunda es la ubicada a nivel de los frontales, por detrás de los procesos postorbitales.

En vista dorsal, el cráneo es de contorno subrectangular en "*Scelidodon*" y *Catonyx*, sin embargo, en *Valgipes* y *Scelidotherium*, es subtriangular.

En vista lateral el cráneo es de contorno subrectangular, presenta los parietales deprimidos y frontales más elevados, y forman así lo que McDonald (1987) denominó "silla de montar". A su vez la curva del paladar puede ser casi plano (e.g.: *Scelidotherium*), levemente convexa (e.g.: *Valgipes*) o uniformemente convexa (e.g.: "*Scelidodon*").

Premaxilar: tiene forma de "V" presenta dos ramas mediales, y dos ramas laterales más desarrolladas característico de los scelidoterinos. En tanto en los Mylodontinae (e.g.: *Glossotherium* Owen, 1839, *Lestodon* Gervais, 1855, y *Myodon* Owen, 1839) las ramas medias son más desarrolladas (Esteban, 1996); se preserva en la mayoría de los especímenes de *S. leptcephalum* y *S. bravardi*, y en éste género el hueso se encuentra hipertrofiado. En "*Sc.*" *tarijensis*, "*Sc.*" *chiliensis*, *C. cuvieri* y *V. bucklandi* posee escaso desarrollo y no es frecuente que se preserve.

Maxilar: en vista lateral externa se observa que es de contorno subtrapezoidal, el borde anterior puede variar en los taxones, puede ser casi recto (e.g.: *Scelidotherium* y *Valgipes*) o levemente convexo (e.g.: "*Scelidodon*" y *Catonyx*). Como fue mencionado en párrafos anteriores, en vista dorsal el contorno de los maxilares puede variar, siendo subtriangular (e.g.: *Scelidotherium* y *Valgipes*) en tanto en otros es subrectangular (e.g.: "*Scelidodon*" y *Catonyx*). En vista lateral, la región pre dental del maxilar puede ser levemente más dorsal (e.g.: "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes*) o levemente recta al plano de la superficie oclusal de los dientes (e.g.: *Scelidotherium*).

En vista anterior, se observa que la sección del rostro (contorno de los maxilares, nasales y palatinos) puede ser subcircular (e.g.: "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes*) o subtriangular (e.g.: *Scelidotherium*).

En vista palatal, la porción pre dental del maxilar puede ser más larga o igual que la longitud de la serie dentaria (e.g.: *Scelidotherium*) o más corta que la serie dentaria (e.g.: "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes*). En la unión de ambos maxilares se observa la presencia (e.g.: "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes*) o

ausencia (e.g.: *Scelidotherium*) de un surco que es paralelo a las series dentarias.

Lagrimal: puede estar o no en contacto con el nasal; en "*Scelidodon*" existen especímenes que poseen un leve contacto (MMP 1267), en otros no (FMNH 14243, PIMUZ A/V 0512). En *Scelidotherium* hay materiales que poseen un contacto leve (MMP 31-S, MMP 128-S, MMP 157-S), esta situación ya fue mencionada por Owen (1857) y Kraglievich (1923). En *V. bucklandi* y *C. cuvieri* por el momento no se puede observar, si poseen o no contacto, debido a que en la mayoría de los ejemplares estudiados la sutura está cerrada o no se preservó. El foramen lagrimal es bastante notorio en la mayoría de los scelidoterinos pleistocenos.

Nasal: el extremo posterior finaliza a nivel de las apófisis postorbital o levemente más atrás de estas, a su vez la región posterior de este hueso se articula con el frontal en forma de cuña (e.g.: *Scelidotherium*, "*Scelidodon*") en *Catonyx* y *Valgipes* no existe hasta el momento especímenes en los que se observe esta sutura.

En vista dorsal, se observa que el proceso lateral de los nasales se extiende hasta el borde anterior del maxilar (e.g.: "*Sc.*" *tarijensis*, "*Sc.*" *chiliensis*, *V. bucklandi* y *C. cuvieri*), o puede extenderse más anteriormente (e.g.: *S. leptcephalum* y *S. bravardi*).

Frontal: lo más destacable es que en vista dorsal, puede poseer mayor o menor estrechamiento postorbital. Es más notable el estrechamiento en *Scelidotherium*, "*Scelidodon*", *Catonyx*, y menos evidente en *Valgipes*. Este hueso con el parietal forman entre sí la fosa temporal.

Parietal: en vista latero-dorsal presenta un contorno subcuadrangular, posee la cresta temporal; en *Scelidotherium* ambas crestas están separadas, en *Valgipes* se encuentra levemente separada, en los otros géneros pleistocenos forman entre sí la cresta sagital, muy marcada en algunos especímenes de

"*Scelidodon*", o levemente marcada en *Catonyx*. Como se discutirá más adelante (ver capítulo 7) el grado de desarrollo podría corresponder a un dimorfismo sexual. El desarrollo de la cresta sagital ha sido mencionado por varios autores como un carácter diagnóstico para "*Scelidodon tarijensis*" (Gervais, 1855, Ameghino, 1889; McDonald, 1987). El desarrollo de esta cresta, además de corresponder a un carácter diagnóstico, podría relacionarse a un posible dimorfismo sexual en "*Scelidodon*" y *Catonyx*. Hasta el momento no se había planteado la hipótesis sobre el posible dimorfismo sexual de los escelidoterinos a nivel craneano aunque fue planteado para otros perezosos terrestres (e.g.: *Eremotherium* ver Cartelle y Bohórquez, 1982; McDonald, 2006).

Región temporal: las primeras descripciones e ilustraciones sobre la región temporal de algunos escelidoterinos pleistocenos pertenecen a van Kampen (1905), van der Klaauw (1931 a y b). Tiempo después Guth (1956; 1961) a base de los estudios realizados anteriormente por van Kampen (1905) y van der Klaauw (1931 a y b), retoma el estudio tanto de escelidoterinos pleistocenos como pliocenos. En cuanto a la asignación taxonómica los escelidoterinos estudiados por ellos, corresponden a diversas especies de los que ellos consideraban como *Scelidothorium*, que en este trabajo de Tesis corresponden a diferentes especies de "*Scelidodon*", *Scelidothorium*, *Catonyx* y *Proscelidodon*.

Si bien las diferencias son sutiles, son importantes para diferenciar algunos de los taxones. Una característica de *C. cuvieri* y *V. bucklandi* se encuentra a nivel del proceso paraoccipital que es más comprimido en sentido medio-lateral, comparado con *Scelidothorium* y "*Scelidodon*". En *Scelidothorium* es menos masivo que en *Scelidodon*, aunque en el primero géneros es algo más subcilíndrico.

Región auditiva: Patterson *et al.* (1992) realizaron estudios sobre la región auditiva de los Phyllophaga, y señalaron que los Scelidotheriinae se caracterizan por: "*Paroccipital process enlarged; stylohyal fossa reduced in*

size; groove in which mastoid lies somewhat narrowed; tympanohyal directed ventrally" (Patterson *et al.*, 1992: 70). Los especímenes estudiados por Patterson *et al.* (1992: 11) corresponden a FMNH P 14267 y FMNH P 14274, y fueron asignados por ellos a *Catonyx* (Lund) (= *Scelidodon*) *chapadmalense* y *Scelidothorium leptcephalum* respectivamente. Ambos materiales fueron estudiados en esta revisión y corresponden en realidad a *S. leptcephalum*.

Patterson *et al.* (1992) mencionaron que existen diferencias entre *Catonyx* y *Scelidothorium*, aunque como fue indicado anteriormente y teniendo en cuenta que corresponden a la misma especie, las diferencias podrían corresponder a una variación individual y no a diferencias taxonómicas. Luego Gaudin (1995) mencionó: "Patterson *et al.* (1992) point out the extreme similarity in the auditory regions of Catonyx and Scelidothorium describing the two under the same heading.". Como fue indicado más arriba los especímenes estudiados por Patterson *et al.* (1992) corresponden *S. leptcephalum*, y obviamente, por este motivo Gaudin en 1995 señaló la similitud.

Occipital: ubicado en la posición más posterior del cráneo, el contorno de este hueso puede variar en los diferentes taxones, siendo de contorno semicircular (e.g.: *Scelidothorium*, "*Scelidodon*" y *Catonyx*), o ser más aguzado (e.g.: *Valgipes*); la cresta occipital puede variar en su desarrollo. El *foramen magnum* es de contorno ovalado en los taxones.

4.3. Mandíbula

La característica más notable de los esclidoterinos es que la región prementaria posee una longitud mayor o subigual al que de la serie dentaria y además se proyecta dorsalmente en diferente grado.

En vista lateral, se observa que la rama horizontal en "*Scelidodon*" presenta el borde ventral es convexo, en *Valgipes* es casi recto. En *Scelidothorium* y *Catonyx* puede variar más o menos la curvatura, aunque siempre menos convexo que en "*Scelidodon*". A nivel de la región anterior de la región sinfisiaria de la rama horizontal puede (e.g.: "*Scelidodon*",

Scelidotherium bravardi y *Catonyx*) o no presentar quilla mandibular (e.g.: *S. leptocephalum* y *Valgipes*).

"*Scelidodon*" y *Scelidotherium* se caracterizan por poseer mandíbulas más masivas que las de *Valgipes* y *Catonyx* que son más gráciles.

Una característica de *V. bucklandi* es que el foramen mental se encuentra ubicado en la rama mandibular horizontal más próximo al cf1 y no sobre la región sinfisaria mandibular como en los demás taxones (*S. leptocephalum*, *S. bravardi*, "*Sc.*" *tarijensis*, "*Sc.*" *chiliensis* y *C. cuvieri*).

4.4. Series dentarias (Láminas 1 y 2)

Es difícil proponer homologías de los dientes de los xenarthros con los de los otros mamíferos (McDonald, 2003), por lo tanto se utiliza el término de caniniforme y molariformes para indicarlos como fue sugerido por McDonald y De Muizon (2002), y Pujos y De Iuliis (2007). Además, en los perezosos terrestres existe una reducción el número total de dientes (McDonald, 2003) a 5/4.

En este trabajo de Tesis se sigue la nomenclatura dental propuesta inicialmente por Carlini y Scillato-Yané (2004), sugirieron en denominar Cf1 y cf1 a los caniniformes superior e inferior respectivamente y Mf1, Mf2, Mf3, Mf4 y mf1, mf2, mf3 a los molariformes superior e inferior respectivamente. Por lo tanto los scelidoterinos presentan la siguiente nomenclatura para las series dentarias: la serie dentaria superior posee 5 dientes (Cf1, Mf1, Mf2, Mf3, Mf4) y 4 (cf1, mf1, mf2, mf3) en la serie inferior. La fórmula dentaria es de $5/4 \times 2 = 18$. Los caniniformes y molariformes son comprimidos en sentido vestibulo-lingual. Los molariformes superiores (Mf1-Mf4) en vista oclusal pueden variar siendo en sección subtriangulares (e.g.: "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes*) o subovalados (e.g.: *Scelidotherium*).

Para este trabajo de Tesis los Scelidotheriinae presentan caniniformes aunque molarizado. En la mayoría de los estudios previos de scelidoterinos (McDonald, 1987; Pujos, 2000; McDonald y Perea, 2002; Cartelle *et al.*, 2009; Miño-Boilini *et al.*, 2009), los dientes son denominados todos como

molariformes. Por lo tanto para estos autores la nomenclatura dental es la siguiente, 5 dientes en la serie dentaria superior: M1, M2, M3, M4 y M5; la serie dentaria inferior: m1, m2, m3 y m4.

Según Esteban (1996) en general los milodontinos (*e.g.*: *Glossotherium*, *Lestodon*) presentan 5 dientes superiores y 4 dientes inferiores, sin embargo, *Myiodon* presenta una reducción de dientes. En los milodontinos el primer diente superior presenta una divergencia anterior, a su vez, posee un diastema entre el primer diente y el segundo. En la serie dentaria inferior sólo en *Glossotherium* existe diastema entre el primer diente y el segundo. En síntesis, en otros perezosos que presentan una fórmula dentaria igual (en número de piezas) a la de los Scelidotheriinae (*e.g.*: *Glossotherium*, *Lestodon*) la serie superior presenta un primer diente denominado caniniforme (Cf1) separados por un diastema de los 4 molariformes (Mf1-Mf4), a su vez la serie dentaria inferior presenta un primer diente, también denominado caniniforme (cf1), separados por un diastema de los 3 molariformes (mf1-mf3). De lo expuesto, se deduce que el caniniforme Cf1 de otros perezosos (*e.g.*: *Glossotherium*, *Lestodon*) es equivalente del Cf1 de Scelidotheriinae, el Mf1 de otros perezosos es equivalente del Mf1 de scelidoterinos, y así sucesivamente. En el caso de la serie dentaria inferior ocurre lo mismo, el cf1 de otros perezosos (*e.g.*: *Glossotherium*, *Lestodon*) es equivalente del cf1 de scelidoterinos, el mf1 de otros perezosos es equivalente del mf1 de Scelidotheriinae, y así sucesivamente. Por lo tanto como se mencionó en el párrafo anterior los scelidoterinos poseen caniniforme superior e inferior sólo que están molarizado, a su vez no existe un diastema entre el Cf1 y los 4 molariformes superiores al igual que tampoco presenta diastema entre el cf1 y los 3 molariformes inferiores como en sí los presentan otros perezosos (*e.g.*: *Glossotherium* y *Lestodon*).

Una característica distintiva de los molariformes inferiores, se encuentra a nivel del mf3 que en sección presenta un contorno en T; esta particularidad fue mencionada por vez primera por Lydekker (1886) en el estudio que realizó sobre varios especímenes procedentes del Pleistoceno de Argentina, Brasil y Chile. De acuerdo a la presente revisión esta característica se verifica en la

mayoría de los taxones Plio-Pleistocenos (e.g.: *Proscelidodon*, *Scelidotherium*, "*Scelidodon*", *C. cuvieri* y *V. bucklandi*).

4.5. Columna vertebral

Owen (1839) mencionó que *S. leptcephalum* posee 7 vértebras cervicales, como en la mayoría de los perezosos terrestres (McDonald, 2003). Burmeister (1879) indicó que la columna vertebral de *S. leptcephalum* está compuesta por: 7 vértebras cervicales, 16 vértebras torácicas, 3 vértebras lumbares, 6 sacras y 20-22 caudales. De acuerdo a Ameghino (1889) *Scelidotherium* posee 7 vértebras cervicales, 18 vértebras torácicas, 3 lumbares, 6 sacras y 18-20-22 vértebras caudales. McDonald (1987) también mencionó que los Scelidotheriinae poseen 7 vértebras cervicales, 16 torácicas y 3 lumbares (coincidiendo con lo mencionado por Ameghino en 1889 para *S. leptcephalum*) sin embargo, no indicó el número de vértebras caudales.

Para el caso de otros perezosos terrestres, se pueden mencionar la contribución de Stock (1925), quien señaló que *Notrotherium shastense* Sinclair, 1905, posee 7 vc., 17? vt., 3 vl., 5 vs. y 21 vca., *Megatherium americanum* posee 7 vc., 16 vt., 3 vl., 5 vs. y 17 vca. y para *Paramylodon harlani* 7 vc., 16 vt., 8 vl., 9 vs. y 21 vca. En síntesis y de acuerdo a McDonald (2003) varios perezosos terrestres presentan 7 vc. y 3 vl.

4.6. Escápula (Lámina 3)

Owen (1839) describió brevemente la escápula de *S. leptcephalum*. De acuerdo a McDonald (1987) son pocas las diferencias anatómicas de la escápula de los milodontinos en general.

Cuenca Anaya (1995) realizó un importante estudio sobre el miembro anterior de algunos scelidoterinos del Pleistoceno de Argentina. Este autor asignó los especímenes a *Scelidotherium s.l.*. De acuerdo a la revisión realizada aquí corresponderían en realidad a "*Sc.*" *tarijensis* y *Scelidotherium*. A su vez Cuenca Anaya (1995) mencionó que la escápula es ancha y su lámina

es delgada, además presenta notables accidentes anatómicos (e.g.: crestas, espina, foramen córaco-escapular, etc.).

En la reciente revisión de los esclidoterinos pleistocenos de Brasil realizada por Cartelle *et al.* (2009) se mencionaron dos diferencias entre *C. cuvieri* y *V. bucklandi*. En el caso de *C. cuvieri* posee el puente coracoacromial más robusto y la cavidad glenoidea más estrecha que *V. bucklandi*.

Las diferencias entre la escápula de "*Scelidodon*" y de *Scelidotherium*, son que en el primer género el puente espinal del acromion es más masivo. A su vez en vista lateral externa, el contorno de este hueso es más subtriangular en *Scelidotherium* que el de "*Scelidodon*".

4.7. Húmero (Lámina 4)

Owen (1839) describió por vez primera el húmero de *S. leptcephalum*. Una de las características más notables del húmero es que posee crestas muy desarrolladas para la inserción de los músculos (e.g.: *supraespinatus*, *subscapularis*, *deltoideus*) y su diáfisis es corta (ver Cuenca Anaya, 1995). La diáfisis humeral es más grácil en *C. cuvieri* y *V. bucklandi*. En "*Scelidodon*" la diáfisis es muy robusta y corta. En *Scelidotherium* es grácil, aunque más masiva que aquella de *C. cuvieri* y *V. bucklandi*. Además, una característica de la mayoría de los esclidoterinos se encuentra a nivel de la tuberosidad deltoidea que está bien desarrollada, para la inserción del músculo *deltoideus* y *pectoralis maior o superficialis* y *pectoralis minor o profundus* (ver Cuenca Anaya, 1995).

La mayoría de los esclidoterinos Plio-pleistocenos presentan el foramen entepicondilar, también presente en los primitivos milodontinos, notroterinos y megaloníquidos (McDonald y De Iuliis, 2008). Su ausencia en *C. cuvieri* fue utilizada como principal elemento diagnóstico por varios autores (Burmeister, 1879; Lydekker, 1887; Ameghino, 1889; McDonald, 1987; Pujos, 2000). Desde el punto de vista funcional no está claro la presencia o ausencia de este foramen (Argot, 2008). El extremo distal es muy ensanchado en sentido látero-medial.

4.8. Ulna y radio (Láminas 5 y 6)

Una característica notable es que la ulna de *C. cuvieri* y *V. bucklandi* es más alargada, recta y grácil que la de "*Scelidodon*" y *Scelidotherium* en estos dos géneros el borde posterior de la diáfisis es levemente convexo.

El radio es grácil, muy similar en morfología en los taxones cuaternarios (e.g.: *Scelidotherium*, "*Scelidodon*", *Valgipes* y *Catonyx*).

4.9. Mano (Lámina 7)

Los scelidoterinos poseen manos pentadáctilas. Las primeras descripciones e ilustraciones pertenecen a Ameghino (1889) y Burmeister (1879, 1881) y corresponden a *S. leptcephalum*. Estos autores mencionaron que posee cuatro dígitos bien desarrollados, y uno rudimentario. El dedo II y III completos, finalizan en falanges ungueales.

Ameghino (1889) mencionó para *Scelidotherium* lo siguiente: "*Los dedos tercero y cuarto, son imperfectos, sin falanges ungueales, terminando cada dedo en un pequeño huesecillo de cara anterior rugosa y redondeada.*". Esto no es así, y son el dedo IV y V los que carecen de falanges ungueales, como en los otros géneros pleistocenos (e.g.: "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes*).

Lo más destacable es el caso de *Scelidotherium* en que el dedo I está atrofiado (Burmeister, 1879, 1881; Ameghino, 1889; Pascual *et al.*, 1966; McDonald, 1987; Cuenca Anaya, 1995). Desde el punto de vista funcional, no está clara aún la importancia de esta pérdida (atrofia en este caso) (ver De Iuliis y Cartelle, 1999).

En *C. cuvieri*, *V. bucklandi*, "*Sc.*" *tarijenis* y "*Sc.*" *chiliense* los dedos I, II y III presentan falanges ungueales.

El trapecio y el Mc I poseen una forma de "L" invertida (McDonald, 1987), y están coosificados.

Aramayo (1988) realizó una descripción y análisis morfológico funcional de una mano de *Proscelidodon* sp. y concluyó que es similar en morfología a

aquella presente en *Scelidotherium*, y las mayores diferencias señaladas por esta autora corresponden al tamaño menor de *Proscelidodon*.

Esteban *et al.* (1992) realizaron una descripción de una mano asignada a *S. leptcephalum*, que procede del Pleistoceno de la provincia de Salta, Argentina, y su vez efectuaron comparaciones con la mano de *Proscelidodon* que fue estudiada previamente por Aramayo (1988). Esteban *et al.* (1992) indicaron que de acuerdo a su revisión, ambos taxones comparten la ausencia de la faceta articular para el Mc V sobre la cara distal del unciforme (esta característica fue mencionada por McDonald, 1987).

De acuerdo a la revisión realizada, los siguientes especímenes asignados a *S. leptcephalum* carecen de articulación entre el Mc V y el unciforme, MFCA 174, PIMUZ A/V 0509, MLP 3-641, y además el ejemplar que fue estudiado por Esteban *et al.* (1992). Sin embargo, McDonald (1987) mencionó que existe un unciforme de *Scelidotherium* que presenta una pequeña superficie de articulación, lamentablemente no se ha podido hallar el material. Burmeister (1881) figuró una mano de *S. leptcephalum*, se ve que el Mc V posee una leve articulación con el unciforme.

"*Scelidodon*" *tarijensis* presenta articulación entre Mc V y unciforme (MNPA 005751), en *C. cuvieri* (Cartelle *et al.*, 2009, fig.3 h) posee articulación. En *V. bucklandi* (ver especímenes figurados por Winge, 1915, plancha 31 y Curvello y Guérin, 1993, plancha 1 y MCL 4293), presenta una leve articulación entre Mc V y unciforme.

En síntesis, en *S. leptcephalum* los especímenes no presentan articulación entre Mc V y unciforme, por cual es un carácter diagnóstico de esta especie.

4.10. Pelvis

Según la contribución de Cuenca Anaya (1995), los "coxales" poseen un gran ensanchamiento.

Se conocen pelvis de "*Scelidodon*" y *Scelidotherium*, la mayor diferencia en estos se aprecia en vista lateral, en "*Scelidodon*" el ala del ilíaco está más

desarrollada, en *Scelidotherium* el ala del ilíaco se posiciona más verticalmente con respecto al pubis, esta condición ya fue observada por de Toledo (1998). Hasta el momento no se conocen pelvis completas de *C. cuvieri* y *V. bucklandi* que permitan una comparación apropiada.

4.11. Fémur (Lámina 8)

Owen (1839) describió y figuró el fémur de *S. leptcephalum*. Cabe mencionar que este autor erige el nombre *Scelidotherium* en referencia a la desproporción en el tamaño del fémur y el cráneo (Owen, 1839).

Además existen otros trabajos en los cuales se estudian y figuran fémures de esclidoterinos pleistocenos, que pertenecen a Lund (1839) que de acuerdo a la revisión efectuada, corresponden en realidad a *C. cuvieri* y a *V. bucklandi* (ver además Cartelle *et al.*, 2009).

En vista anterior son de contorno rectangular, comprimidos en sentido ántero-posterior. Los márgenes medial y lateral son casi paralelos entre sí (e.g.: "*Sc.*" *tarijensis* y "*Sc.*" *chiliensis*), aunque puede en algunos taxones ser levemente cóncavos (e.g.: *S. leptcephalum*, *S. bravardi*, *C. cuvieri* y *V. bucklandi*). No hay evidencia en los esclidoterinos de la presencia del tercer trocánter (ver McDonald, 1987; de Toledo, 1998).

El ancho proximal y distal son subiguales, sin embargo en *V. bucklandi* y *Scelidotherium* el ancho del extremo distal puede ser levemente mayor al del extremo proximal.

En vista proximal, la cabeza femoral es hemiesférica, y está separada de la diáfisis por un cuello poco marcado en *Scelidotherium* (MACN 5001, 7064) y "*Scelidodon*" (MACN 1139, FCS 96.115/1/2) en tanto que *Catonyx* (MCL 4298) es más corto. Sin embargo, en *Valgipes* (MCL 4293) el cuello está más desarrollado.

En cuanto a la porción distal, en la mayoría de los esclidoterinos pleistocenos la tróclea patellar es continua con el cóndilo lateral y medial. Sin embargo, en *V. bucklandi* la tróclea patellar no es continua con los cóndilos, están separados por hueso no articular, como en los notroterinos y algunos

megaloniquídos. El grado de conexión de los cóndilos medial y lateral con la tróclea patellar es creciente desde "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Scelidotherium* (en ese orden). Como en la mayoría de los tardigrados, el cóndilo medial es más masivo que el cóndilo lateral en los cuatro géneros del Pleistoceno. En general el cóndilo medial es más ancho que el cóndilo lateral, excepto en *V. bucklandi*, en este ambos cóndilos poseen casi el mismo ancho. En vista anterior la posición de la tróclea patellar puede variar, estando posicionada anterior (e.g.: *Valgipes*), o levemente anteroinferior (e.g.: "*Scelidodon*", *Scelidotherium*, *Catonyx*).

En vista posterior, la fosa del trocánter puede variar en profundidad en los diferentes taxones.

4.12. Tibia y Fíbula (Lámina 9)

La mayoría de los esclidoterinos presentan ambos huesos separados, sin embargo, en *V. bucklandi* se encuentran fusionados en los extremos proximal y distal. Cabe mencionar que esta característica de *V. bucklandi* es una condición que ocurre en los cingulatas (McDonald, 2003). En los demás perezosos terrestres sólo puede fusionarse el extremo proximal, como en los megaterinos (McDonald, 2003).

La fíbula de "*Scelidodon*" se diferencia de la de *Scelidotherium* y la de *Catonyx* por poseer el extremo distal de contorno subpiramidal.

En vista posterior, se observa que la tibia posee una superficie de articulación para el sesamoide y está presente en todos los géneros cuaternarios (e.g.: "*Scelidodon*", *Scelidotherium*, *Catonyx* y *Valgipes*). Este sesamoide, también presente en Megatheriidae (de Toledo, 1998; Salas *et al.*, 2005), permitiría una mayor rotación a nivel de la rodilla, que se encuentra incrementado por la condición pedolateral de estos perezosos.

McDonald (1987) mencionó que *C. cuvieri* presenta una barra de hueso por encima de la cicatriz para la inserción de músculo *semimenbranosus*. Cartelle *et al.* (2009) en la revisión realizada sobre los esclidoterinos intertropicales, no indicaron este carácter; de acuerdo a la revisión realizada en

esta Tesis no es posible identificar la barra de hueso en las tibias de *C. cuvieri*. Una variación observada en *Scelidotherium*, *Catonyx*, "*Scelidodon*" y *Valgipes*, es el grado de desarrollo de los surcos digitales de los flexores.

4.13. Pie (Lámina 10)

Owen (1839) y Burmeister (1881) describieron de manera somera algunos elementos del pie de *S. leptcephalum*.

McDonald (1987) mencionó que la diferencia entre los esclidoterinos y los milodontinos es en el grado de apoyo del calcáneo al suelo, en los esclidoterinos sólo apoya la región más distal del calcáneo.

La mayoría de los esclidoterinos poseen una reducción en el número de dígitos (McDonald, 1987). No presentan los dígitos I y II en *Scelidotherium*, "*Scelidodon*" y *C. cuvieri*. Sin embargo, *V. bucklandi* presenta el dígito II completo, con falange ungueal. En todos los taxones pleistocenos los dígitos IV y V están reducidos. Una característica de los esclidoterinos pleistocenos es que la falange proximal y segunda del dígito III están fusionadas.

Son escasos los trabajos sobre descripciones anatómicas y aspectos de la morfología funcionales de este grupo, aunque se puede mencionar la contribución de Aramayo (1987) quien realizó descripciones del astrágalo, calcáneo y cuboides, de *Scelidotherium* y *Scelidodon*.

De acuerdo a Cartelle *et al.* (2009) la diferencia más notable en los pies de *C. cuvieri* y *V. bucklandi* es el grado de articulación de los diferentes huesos. A partir de la revisión realizada, *V. bucklandi* posee escasa articulación entre Mt IV y Mt V.

4.13.1. Astrágalo (Lámina 11)

Una condición que ha sido mencionada por varios autores (Ameghino, 1904; Cattoi, 1962, Pascual *et al.*, 1966 entre otros) es que la carilla articular para el cuboides es definidamente cóncava, esta característica es diagnóstica de la subfamilia Scelidotheriinae (ver Cattoi, 1962; Pascual *et al.*, 1966;

Scillato-Yané, 1977; McDonald, 1987, 1997; entre otros). Varios autores han realizado descripciones y figurado astrágalos, más precisamente de *Scelidothorium* (e.g.: Owen, 1839; Gervais, 1855 y De Lullis, 1994).

Aramayo (1984) realizó un estudio anatómico comparado del tarso de *Scelidothorium*, *Scelidodon* y *Glossotherium*. A base de este estudio Aramayo (1984) concluyó que existe una gran similitud morfológica en el astrágalo de *Scelidothorium* y *Scelidodon*, e indicó que la mayor diferencia es el tamaño mayor de *Scelidodon*.

De acuerdo a la revisión realizada, la morfología del astrágalo es relativamente homogénea en los esclidoterinos pleistocenos; las mayores diferencias son en el tamaño, la masividad y el ángulo entre el proceso odontoide y faceta discoide (en *Scelidothorium* es de 150°-160°, "*Scelidodon*" es de 130° y *Catonyx* y *Valgipes* es de 110°).

4.13.2. Calcáneo (Láminas 12 y 13)

Han sido figurados algunos calcáneos de *Scelidothorium* y *Scelidodon* por Owen (1839) y Gervais (1855). El calcáneo es grácil y una característica es que el *tuber calcis* es más triangular que en los milodontinos (McDonald, 1987).

En *V. bucklandi* el calcáneo es comprimido en sentido latero-medial a diferencia de los demás géneros pleistocenos.

En el extremo proximal presenta tres carillas articulares: dos carillas para articular con el astrágalo y una para articular con el cuboides. A partir de la revisión efectuada se observa que en "*Sc.*" *tarijensis* y "*Sc.*" *chiliensis*, *C. cuvieri* y *V. bucklandi* la faceta sustentacular calcaneal y la carilla para el cuboides son continuas, sin embargo en *Scelidothorium* (PV UNS 1, PIMUZ A/V 0508, PIMUZ A/V 0509) ellas están separadas por hueso no articular muy evidente (Miño-Boilini y Carlini, 2009).

4.13.3. Rotación del pie

Algunos perezosos terrestres fueron prácticamente plantígrados (e.g.: Megalonychidae, de Toledo, 1998). Sin embargo, la gran mayoría presentaron la condición pedolateral (e.g.: milodontinos, megaterinos, notroterinos y escelidoterinos) (McDonald, 1987, 2003, 2010; De Iuliis, 1995). Desde un punto de vista anatómico, y de acuerdo a McDonald (2003, 2010), en la condición pedolateral la rotación involucra prácticamente a: astrágalo, calcáneo, cuboides y navicular, a su vez el peso del cuerpo está soportado por el Mt V y el calcáneo.

McDonald (2010) mencionó que esta condición presenta dos variaciones: a) la presente en los notroterinos y escelidoterinos (menos especializados en esta condición) el movimiento es medial-lateral y también dorso-ventral, con respecto a la tibia y b) presente en los megaterinos y milodontinos, más derivada, y el movimiento es medial-lateral teniendo en cuenta la tibia.

De Toledo (1998) propuso que algunos perezosos terrestres son traviportales, es decir que poseen movimientos lentos cuadrúpedos y eventualmente bípedos, con la condición pedolateral.

4.14. Osículos dérmicos

Son escasas las especies de perezosos terrestres en los que se hallaron osículos dérmicos (McDonald, 2003), y su presencia indica que ellos poseían un vestigio de armadura como en los armadillos (ver McDonald, 2003).

Según Nasif *et al.* (2007) mencionaron la presencia de osículos dérmicos en *Glossotherium*, *Paramylodon*, *Myiodon* y *Paraglossotherium*. A su vez Nasif *et al.* (2007 lámina 1, c) realizaron una breve descripción e ilustraron los osículos de un *Myiodontinae* indet. que fueron hallados en sedimentitas del Mioceno medio a Plioceno de la provincia de Catamarca.

De acuerdo a una reciente revisión de los escelidoterinos del pleistoceno de Brasil (ver Cartelle *et al.*, 2009), *V. bucklandi* posee osículos dérmicos, aunque no realizaron descripciones de ellos ni tampoco los figuraron.

Romero-Pittman (2001) realizó un importante estudio de un espécimen que lo asignó a *Scelidodon*, procedente del Departamento de Ancash del Pleistoceno tardío-Holoceno de Perú, probablemente este material corresponde al de Pujos y Salas (2004: 342 fig. 3) y es asignado a "*Sc.*" *chiliensis*. En la descripción efectuada por Romero-Pittman (2001) mencionó que posee tres piezas que podrían corresponder a osículos dermales.

Ameghino (1889) mencionó que *Scelidotherium* carece de osteodermos, por lo que entre los esclidoterinos sólo "*Sc.*" *chiliensis* y *V. bucklandi* presentaban osículos dérmicos.

En resumen, la presencia de osículos dérmicos fue mencionado en tres subfamilias de perezosos terrestres: Mylodontinae (McDonald, 2003; Nasif *et al.*, 2007), Scelidotheriinae (Cartelle *et al.*, 2009) y Megatheriinae (e.g.: *Eremotherium*, McDonald, 2003), y no es exclusivo de los Mylodontinae como lo sugirieron Pascual *et al.* (1966) y Nasif *et al.* (2007).

4.15. Análisis morfométricos

Como fue mencionado en el capítulo 3.1. se realizó un análisis morfométrico utilizando la metodología estadística de análisis multivariados; Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis Factorial Discriminante (AFD).

Para los ACP y AFD no se consideraron los individuos juveniles en el análisis para evitar así cualquier tipo de variación intraespecifica correspondiente a diferencias ontogenéticas. Además, no se tuvieron en cuenta aquellos materiales fragmentarios o restaurados, estos podrían alterar las dimensiones reales. Debido a esto disminuyó notablemente el número de materiales incluidos en el análisis.

4.15.1. Análisis de Componentes Principales (ACP)

En todos los casos para realizar el ACP se estandarizaron cada uno de los valores de cada una de las variables. La finalidad de realizar el ACP es de determinar el valor diagnóstico de los caracteres métricos tomados en cráneos, mandíbulas, húmeros y fémures. Cabe mencionar que este método hasta el momento no fue realizado para los scelidoterinos.

Para el ACP del cráneo se registraron en total 6 caracteres cuantitativos, se utilizaron 20 especímenes pertenecientes a los 4 géneros reconocidos en esta Tesis (*Scelidotherium*, "*Scelidodon*", *Valgipes* y *Catonyx*) como válidos (**tabla 1**).

Tabla 1. Matriz de datos utilizados en el análisis de ACP del cráneo.

<u>Taxones/Especímenes</u>	<u>LMC</u>	<u>LSD</u>	<u>AMP</u>	<u>AH</u>	<u>Ah</u>	<u>LMf4-O.</u>	<u>AC</u>
"Sc." <i>tarijensis</i> (Ctes-PZ. 7151)	540	120	97	123	113	300	120
"Sc." <i>tarijensis</i> (MMP 1267)	540	135	90	110	140	283	125
"Sc." <i>tarijensis</i> (FMNH P 14243)	500	120	90	120	125	285	123
"Sc." <i>tarijensis</i> (FMNHP 14238)	550	135	100	105	127	285	123
"Sc." <i>tarijensis</i> (PIMUZ A/V 0512)	510	130	117	110	140	310	120
"Sc." <i>tarijensis</i> (MD-97-23)	465	112	90	100	117	285	112
"Sc." <i>tarijensis</i> (MNPA 005750)	482	130	83	85	135	280	110
"Sc." <i>tarijensis</i> (FMNH P 13733)	490	130	97	110	120	290	120
<i>S. leptocephalum</i> (FMNH P 14274)	520	110	109	100	125	295	117
<i>S. leptocephalum</i> (MLP 3-409)	415	85	95	85	105	230	100
<i>S. leptocephalum</i> (MACN 13880)	550	110	100	100	125	290	110
<i>S. leptocephalum</i> (MACN 13883)	515	105	90	90	115	275	100
<i>S. leptocephalum</i> (MLP 3-402)	470	105	90	95	105	250	100
<i>S. bravardi</i> (MMP 9-S)	410	90	75	75	113	230	105
<i>S. bravardi</i> (MMP 31-S)	500	109	95	95	135	295	112
<i>S. bravardi</i> (MMP 128-S)	405	100	85	85	116	242	120
<i>S. bravardi</i> (MMP 458-S)	385	88	80	81	110	213	77
<i>V. bucklandi</i> (MCL 4262)	365	110	87	70	100	190	95
<i>V. bucklandi</i> (MCL 4293)	405	110	90	77	110	230	100
<i>C. cuvieri</i> (MCL 4278)	390	112	100	100	112	220	90

Matriz de correlación:

	LMC	LSD	AMP	AH	Ah	LMf4-O.	AC
LMC	1	0,628	0,503	0,743	0,677	0,915	0,709
LSD	0,628	1	0,433	0,628	0,667	0,626	0,665
AMP	0,503	0,433	1	0,569	0,391	0,554	0,381
AH	0,743	0,628	0,569	1	0,494	0,768	0,663
Ah	0,677	0,667	0,391	0,494	1	0,760	0,650
LMf4-O.	0,915	0,626	0,554	0,768	0,760	1	0,774

AC	0,709	0,665	0,381	0,663	0,650	0,774	1
----	--------------	--------------	-------	--------------	--------------	--------------	---

En negrita, valores significativos (fuera diagonal) al umbral alfa=0,050 (prueba bilateral)

Valores propios:

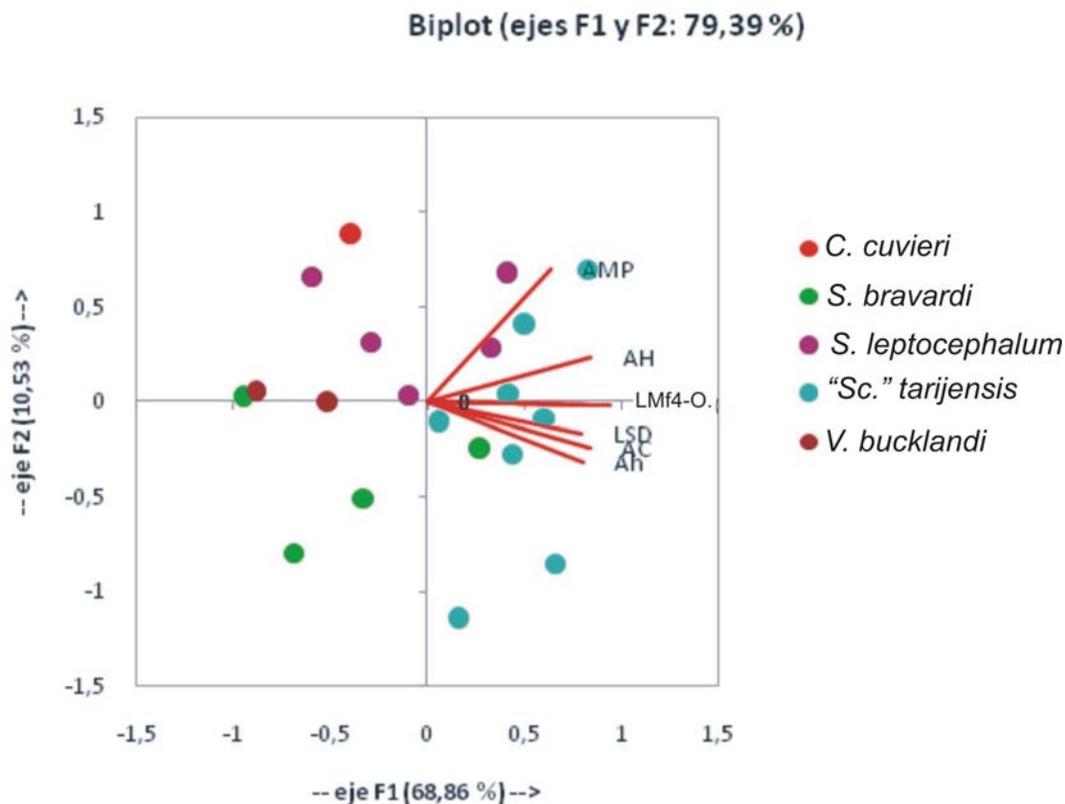
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valor propio	4,820	0,737	0,482	0,432	0,282	0,187	0,059
% varianza	68,861	10,526	6,890	6,167	4,035	2,672	0,849
% acumulado	68,861	79,387	86,276	92,444	96,479	99,151	100,000

Coordenadas de las variables:

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
LMC	0,904	-0,021	-0,234	-0,163	-0,176	-0,236	-0,121
LSD	0,801	-0,172	0,368	0,394	-0,142	-0,130	0,039
AMP	0,638	0,701	0,265	-0,100	0,139	-0,037	-0,015
AH	0,842	0,229	-0,272	0,272	-0,147	0,262	-0,029
Ah	0,805	-0,322	0,315	-0,318	-0,040	0,207	-0,054
LMf4-O.	0,941	-0,021	-0,175	-0,210	-0,029	-0,031	0,195
AC	0,844	-0,242	-0,134	0,143	0,434	-0,021	-0,033

Contribuciones de las variables (%):

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
LMC	16,948	0,060	11,336	6,150	10,907	29,869	24,729
LSD	13,305	3,995	28,146	35,945	7,090	8,970	2,549
AMP	8,447	66,726	14,575	2,339	6,806	0,734	0,374
AH	14,705	7,111	15,315	17,119	7,621	36,699	1,429
Ah	13,446	14,101	20,567	23,470	0,557	22,989	4,870
LMf4-O.	18,358	0,060	6,339	10,224	0,304	0,514	64,201
AC	14,792	7,945	3,723	4,752	66,714	0,226	1,848



Discusión de los resultados del ACP del cráneo

El primer componente (PC-1) explicó el 68,861% de la variación. Todas las variables son importantes en la explicación de la varianza (< 0.7) excepto AMP (que sólo aportó 0,638). Estas variables son todas positivas, es decir cuando aumenta una aumentan todas, a su vez cuando disminuye una disminuyen todas.

El segundo componente (PC-2) explicó el 10,526 % de la variación. La variable que más aporta a la varianza fue el AMP (= 0,701) siendo el valor más alto y positivo.

De acuerdo al Biplot para las variables consideradas en este trabajo (=vectores), "*Sc.*" *tarijensis* fue la que más influenciada por dichos vectores, es la única especie que estuvo muy cercana a los extremos de los vectores. Al mismo tiempo debemos destacar la gran variabilidad intraespecífica en "*Sc.*" *tarijensis*, ya que se observa que no es homogénea para las variables aquí consideradas. A su vez *V. bucklandi* se diferencia por las variables pero más por el (PC-2) extremo AMP principal variable de este componente.

Para el ACP de la mandíbula se registraron en total 10 caracteres cuantitativos, se utilizaron 17 especímenes pertenecientes a 4 géneros (*Scelidotherium*, "*Scelidodon*", *Valgipes* y *Catonyx*) cuaternarios considerados válidos (**tabla 2**).

Tabla 2. Matriz de datos utilizados en el análisis de ACP de la mandíbula.

<u>Taxones</u>	<u>DAP</u>	<u>DVL</u>	<u>DAP</u>	<u>DVL</u>	<u>DAP</u>	<u>DVL</u>	<u>DAP</u>	<u>DVL</u>		
<u>/Especímenes</u>	<u>cf1</u>	<u>cf1</u>	<u>mf1</u>	<u>mf1</u>	<u>mf2</u>	<u>mf2</u>	<u>mf3</u>	<u>mf3</u>	<u>LSD</u>	<u>ARM</u>
<i>"Sc." tarijensis</i>										
MUT-V-446	32	20	20	20	19	19	39	20	115	95
<i>"Sc." tarijensis</i>										
MUT-V-447	28	15	20	20	20	20	40	16	119	93
<i>"Sc." tarijensis</i>										
MUT-V-449	32	20	20	20	19	19	39	20	115	95
<i>"Sc." tarijensis</i>										
MACN 10159	32	20	26	23	25	25	44	24	126	97
<i>"Sc." tarijensis</i>										
MACN 9653	29	20	23	23	24	21	41	20	130	97
<i>"Sc." tarijensis</i>										
FCS 96I15/1/2	33	22	24	21	24	21	39	17	129	90
<i>"Sc." tarijensis</i>										
MLP 3-427	32	20	22	23	23	23	40	20	135	100
<i>S. bravardi</i>										
MMP 705-S	20	14	14	12	14	12	24	10	83	58
<i>S. bravardi</i>										
MMP 771-S	16	9	13	14	14	13	23	12	73	56
<i>S. bravardi</i>										
MMP 157-S	19	15	16	17	17	15	30	12	94	80
<i>S.</i>										
<i>leptocephalum</i>										
MMP 127-S	23	13	17	17	18	17	35	14	110	85

S.

leptocephalum

MMP 549 23 12 17 17 16 16 33 15 98 80

V. bucklandi

MCL 22429 38 17 14 28 15 31 38 16 124 70

V. bucklandi

MCL 4293 36 15 14 30 14 31 37 20 119 70

V. bucklandi

MCL 224227 39 17 13 30 15 30 43 20 129 65

C. cuvieri

MCL 22684 30 17 14 27 15 23 34 15 106 60

C. cuvieri

MCL 22685 32 16 11 24 10 23 38 15 113 60

Matriz de correlación:

	DAP cf1	DVL cf1	DAP mf1	DVL mf1	DAP mf2	DVL mf2	DAP mf3	DVL mf3	LSD	ARM
DAP cf1	1	0,661	0,135	0,883	0,136	0,908	0,819	0,727	0,841	0,188
DVL cf1	0,661	1	0,667	0,421	0,653	0,404	0,738	0,703	0,785	0,624
DAP mf1	0,135	0,667	1	-0,092	0,976	-0,046	0,521	0,593	0,524	0,904
DVL mf1	0,883	0,421	-0,092	1	-0,044	0,964	0,678	0,600	0,703	-0,044
DAP mf2	0,136	0,653	0,976	-0,044	1	-0,006	0,514	0,568	0,554	0,878
DVL mf2	0,908	0,404	-0,046	0,964	-0,006	1	0,693	0,624	0,729	-0,006
DAP mf3	0,819	0,738	0,521	0,678	0,514	0,693	1	0,863	0,944	0,605
DVL mf3	0,727	0,703	0,593	0,600	0,568	0,624	0,863	1	0,796	0,611
LSD	0,841	0,785	0,524	0,703	0,554	0,729	0,944	0,796	1	0,589
ARM	0,188	0,624	0,904	-0,044	0,878	-0,006	0,605	0,611	0,589	1

En negrita, valores significativos (fuera diagonal) al umbral alfa=0,050 (prueba bilateral)

Valores propios:

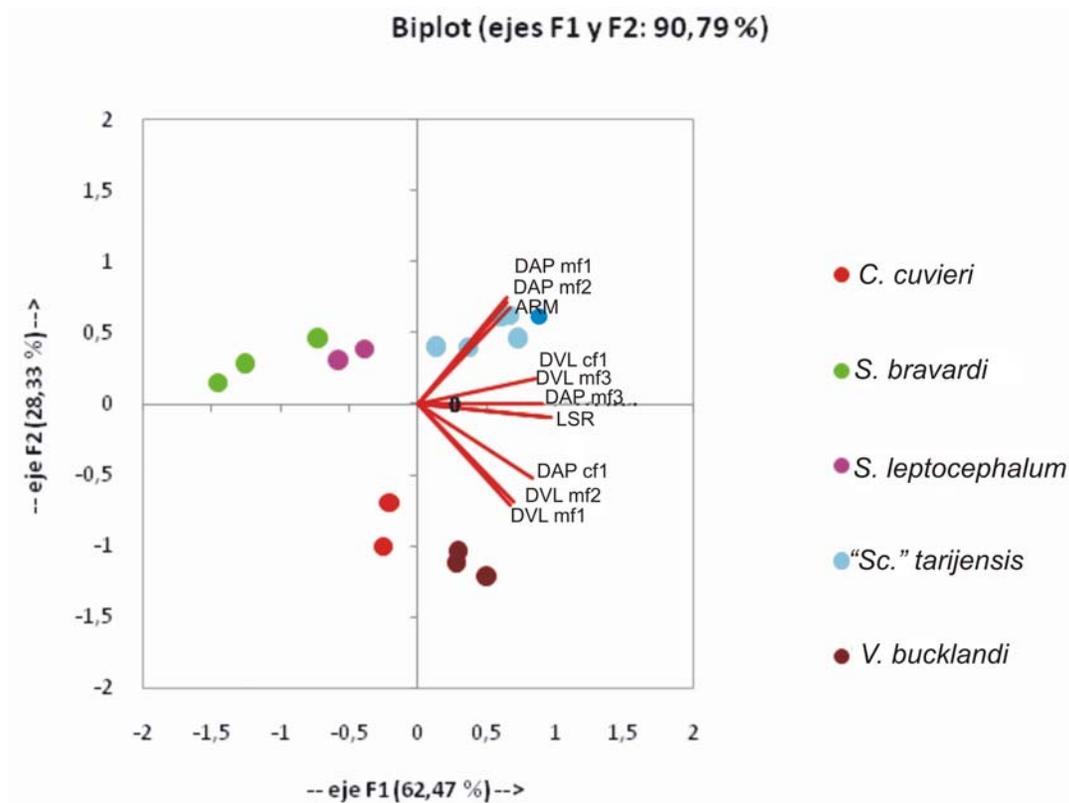
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10
Valor propio	6,247	2,833	0,339	0,210	0,197	0,066	0,062	0,026	0,013	0,009
% varianza	62,466	28,326	3,390	2,097	1,965	0,659	0,620	0,261	0,129	0,086
% acumulado	62,466	90,792	94,182	96,280	98,245	98,904	99,525	99,785	99,914	100,000

Coordenadas de las variables:

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10
DAP cf1	0,824	-0,520	0,127	-0,016	-0,078	0,034	-0,149	-0,015	-0,064	-0,011
DVL cf1	0,851	0,182	0,475	0,078	-0,078	0,018	0,060	-0,005	0,032	-0,006
DAP mf1	0,639	0,748	-0,022	0,103	0,090	-0,035	-0,060	-0,066	-0,003	0,058
DVL mf1	0,667	-0,709	-0,044	0,064	0,129	0,034	0,158	-0,026	-0,045	0,018
DAP mf2	0,644	0,718	-0,027	0,088	0,236	-0,036	-0,001	0,027	-0,024	-0,054
DVL mf2	0,691	-0,685	-0,105	0,051	0,157	0,068	-0,068	-0,034	0,070	-0,014
DAP mf3	0,951	-0,089	-0,104	-0,183	-0,112	-0,156	0,036	-0,062	0,011	-0,021
DVL mf3	0,909	0,005	-0,230	0,264	-0,220	-0,011	0,009	0,057	0,007	0,002
LSD	0,961	-0,099	0,025	-0,209	0,098	-0,027	-0,015	0,106	0,010	0,034
ARM	0,666	0,682	-0,138	-0,177	-0,094	0,176	0,036	-0,021	-0,003	-0,008

Contribuciones de las variables
(%):

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10
DAP cf1	10,880	9,537	4,754	0,126	3,067	1,748	35,863	0,860	31,809	1,356
DVL cf1	11,588	1,175	66,551	2,916	3,087	0,516	5,827	0,083	7,764	0,492
DAP mf1	6,544	19,750	0,138	5,034	4,146	1,880	5,791	16,777	0,063	39,876
DVL mf1	7,128	17,756	0,565	1,959	8,438	1,724	40,364	2,615	15,823	3,628
DAP mf2	6,643	18,187	0,218	3,711	28,425	1,926	0,003	2,881	4,560	33,447
DVL mf2	7,640	16,560	3,281	1,241	12,488	6,954	7,428	4,454	37,740	2,214
DAP mf3	14,490	0,282	3,170	16,004	6,343	37,070	2,099	14,535	0,975	5,030
DVL mf3	13,219	0,001	15,556	33,158	24,624	0,177	0,132	12,669	0,420	0,043
LSD	14,772	0,343	0,177	20,848	4,929	1,110	0,363	43,433	0,788	13,236
ARM	7,096	16,409	5,591	15,003	4,452	46,895	2,128	1,693	0,055	0,677



Discusión de los resultados del ACP de la mandíbula

El primer componente (PC-1) explicó el 62,466 % de la variación. Las variables que aportan en una mayor medida a la explicación de la varianza fueron DAP mf1, DVL mf1, DAP mf4 y LSD (>0.7).

El segundo componente (PC-2) explicó el 28,326 % de la variación. La variable que más aporta a la varianza fue el DAP mf2 (0,748) siendo el valor más alto y positivo.

De acuerdo al Biplot para las variables consideradas en este trabajo (=vectores), "*Sc.*" *tarijensis* fue la que más influenciada estuvo por ella, es la única especie que estuvo muy cercana a los extremos de los vectores. Al mismo tiempo debemos destacar la baja variabilidad intraespecifica en "*Sc.*" *tarijensis*, ya que se observa que es homogénea para las variables aquí consideradas.

Para el ACP del húmero se registraron en total 3 caracteres cuantitativos, se utilizaron 25 especímenes pertenecientes a 4 géneros (*Scelidothorium*, "*Scelidodon*", *Valgipes* y *Catonyx*) cuaternarios considerados válidos (**tabla 3**).

Tabla 3. Matriz de datos utilizados en el análisis de ACP del húmero. (* = tomado de Cartelle *et al.*, 2009).

<u>Taxones/Especímenes</u>	<u>LMH</u>	<u>APH</u>	<u>ADH</u>
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i> FMNH P14238	460	200	230
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i> FMNH P 14301	520	230	235
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i> MACN 10159	420	195	200
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i> MLP 3-479	410	180	210
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i> MMP 1267M	400	180	200
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i> MNAP v/00552	395	167	220
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i> FCS 96.115/1/2	390	180	220
" <i>Sc.</i> " <i>chiliensis</i> EPN.V. 141	390	175	190
" <i>Sc.</i> " <i>chiliensis</i> ROM 5375	390	160	200
<i>S. leptocephalum</i> MLP 3-507	385	140	200
<i>S. leptocephalum</i> MMP 614	360	231	160
<i>S. leptocephalum</i>			
PIMUZ A/V 0513	425	160	200
<i>S. leptocephalum</i>			
PIMUZ A/V 0509	350	140	150
<i>S. leptocephalum</i>			
PIMUZ A/V 0508	450	190	225
<i>S. bravardi</i> MLP 3-506	325	142	162
<i>S. bravardi</i> MACN 7154	400	170	200
<i>S. bravardi</i> MACN 14809	415	165	180
<i>V. bucklandi</i> MCL 4294	450	140	200
<i>V. bucklandi</i> MCL 22453	550	140	200
<i>V. bucklandi</i> MCL 22464	420	120	170

<i>C. cuvieri</i> MCL 4292	390	150	180
<i>C. cuvieri</i> MCL 22751*	388	135	184
<i>C. cuvieri</i> MCL 22752*	360	121	168
<i>C. cuvieri</i> MCL 22753*	383	151	188
<i>C. cuvieri</i> MCL 22755*	390	137	180

Matriz de correlación:

	LMH	APH	ADH
LMH	1	0,268	0,630
APH	0,268	1	0,498
ADH	0,630	0,498	1

En negrita, valores significativos (fuera diagonal) al umbral alfa=0,050 (prueba bilateral).

Valores propios:

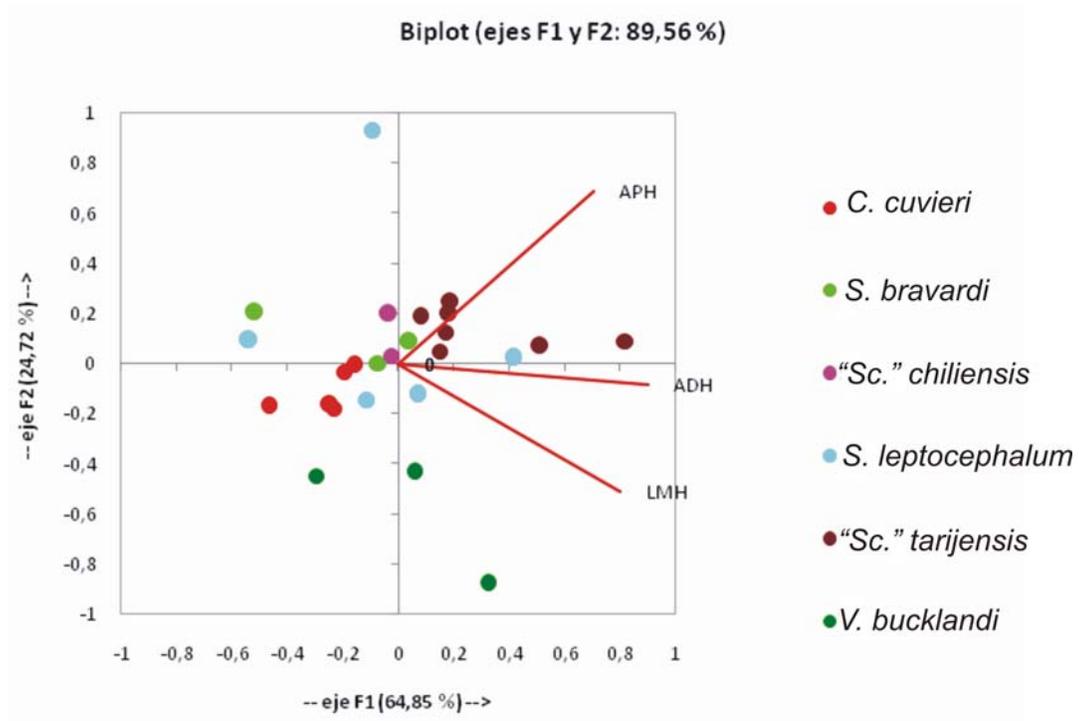
	F1	F2	F3
Valor propio	1,945	0,741	0,313
% varianza	64,847	24,715	10,438
% acumulado	64,847	89,562	100,000

Coordenadas de las variables:

	F1	F2	F3
LMH	0,799	-0,511	-0,316
APH	0,702	0,688	-0,184
ADH	0,902	-0,083	0,423

Contribuciones de las variables (%):

	F1	F2	F3
LMH	32,854	35,160	31,986
APH	25,309	63,912	10,779
ADH	41,837	0,928	57,235



Discusión de los resultados del ACP del húmero

El primer componente (PC-1) explicó el 64,847 % de la variación. Todas las variables son importantes en la explicación de la varianza (< 0.7).

Para el ACP del fémur se registraron en total 3 caracteres cuantitativos, se utilizó 18 especímenes pertenecientes a 4 géneros (*Scelidothorium*, "Scelidodon", *Valgipes* y *Catonyx*) cuaternarios considerados válidos (**tabla 4**).

Tabla 4. Matriz de datos utilizados en el análisis de ACP del fémur. (* = tomado de Cartelle *et al.*, 2009).

<u>Taxones/Especímenes</u>	<u>LMF</u>	<u>APF</u>	<u>ADF</u>
"Sc." <i>tarijensis</i> FMNH P 14238	580	280	300
"Sc." <i>tarijensis</i> FMNH P 14301	680	330	360
"Sc." <i>tarijensis</i> MACN 1139	480	240	265
"Sc." <i>tarijensis</i> MNPA-v 005764	450	235	256
<i>S. leptcephalum</i> FMNH P 14276	450	230	265
<i>S. leptcephalum</i> MACN 5001	417	210	222
<i>S. leptcephalum</i> MACN 7064	420	210	251
<i>S. leptcephalum</i> MACN 13562	380	182	211
<i>S. leptcephalum</i> MLP 89-XII-6-4	425	190	230
<i>S. leptcephalum</i> MLP 3-485	385	215	225
<i>S. leptcephalum</i> MLP 3-482	422	225	220
<i>S. leptcephalum</i> MLP 3-484	340	180	170
<i>V. bucklandi</i> MCL 4264	403	190	163
<i>V. bucklandi</i> MCL 4293	450	194	212
<i>C. cuvieri</i> MCL 4265	406	220	244
<i>C. cuvieri</i> MCL 4298	439	220	225
<i>C. cuvieri</i> MCL 22771*	386	190	190
<i>C. cuvieri</i> MCL 22794*	405	201	219

Matriz de correlación:

	LMF	APF	ADF
LMF	1	0,939	0,897
APF	0,939	1	0,927
ADF	0,897	0,927	1

En negrita, valores significativos (fuera diagonal) al umbral

alfa=0,050 (prueba bilateral)

Valores propios:

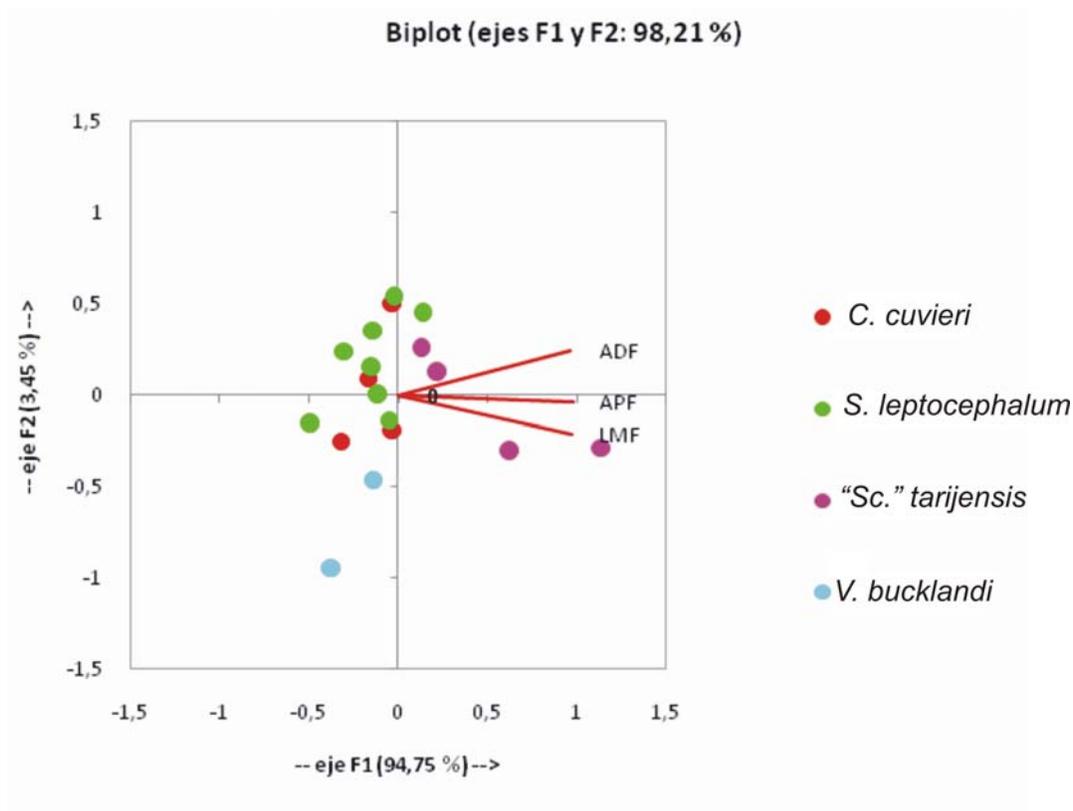
	F1	F2	F3
Valor propio	2,843	0,104	0,054
% varianza	94,754	3,451	1,795
% acumulado	94,754	98,205	100,000

Coordenadas de las variables:

	F1	F2	F3
LMF	0,971	-0,207	-0,117
APF	0,982	-0,035	0,187
ADF	0,967	0,244	-0,073

Contribuciones de las variables (%):

	F1	F2	F3
LMF	33,187	41,565	25,248
APF	33,907	1,161	64,933
ADF	32,907	57,274	9,819



Discusión de los resultados del ACP del fémur

El primer componente (PC-1) explicó el 94,754 % de la variación de dicho arreglo. Todas las variables aportan a la explicación de la varianza (< 0.7).

4.15.2. Análisis Factorial Discriminante (AFD)

También se realizó AFD con las medidas obtenidas del cráneo, húmero y fémur.

Para el análisis del cráneo se utilizaron 19 especímenes correspondientes a 3 géneros cuaternarios (*Scelidotherium*, “*Scelidodon*” y *Valgipes*) y 7 variables (**tabla 5**). Cabe mencionar que *Catonyx* no fue incluido ya que sólo se cuenta con un espécimen que incluye un cráneo completo. Para este análisis no se tuvieron en cuenta aquellos materiales completos pertenecientes a individuos jóvenes adultos, para evitar así posibles variaciones intraespecíficas correspondientes a variaciones ontogenéticas.

Tabla 5. Matriz de datos utilizados en el análisis de AFD del cráneo.

<u>Taxones/Especímenes</u>	<u>LMC</u>	<u>LSD</u>	<u>AMP</u>	<u>AH</u>	<u>Ah</u>	<u>LMf4-O.</u>	<u>AC</u>
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i> (Ctes-PZ 7151)	540	120	97	123	113	300	120
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i> (MMP 1267)	540	135	90	110	140	283	125
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i> (FMNH P 14243)	500	120	90	120	125	285	123
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i> (FMNH P 14238)	550	135	100	105	127	285	123
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i> (PIMUZ A/V 0512)	510	130	117	110	140	310	120
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i> (MD-97-23)	465	112	90	100	117	285	112
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i> (MNPA 005750)	482	130	83	85	135	280	110
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i> (FMNH P 13733)	490	130	97	110	120	290	120
<i>S. leptcephalum</i> (FMNH P 14274)	520	110	109	100	125	295	117
<i>S. leptcephalum</i> (MLP 3-409)	415	85	95	85	105	230	100
<i>S. leptcephalum</i> (MACN 13880)	550	110	100	100	125	290	110
<i>S. leptcephalum</i> (MACN 13883)	515	105	90	90	115	275	100
<i>S. leptcephalum</i> (MLP 3-402)	470	105	90	95	105	250	100

<i>S. bravardi</i> (MMP 9-S)	410	90	75	75	113	230	105
<i>S. bravardi</i> (MMP 31-S)	500	109	95	95	135	295	112
<i>S. bravardi</i> (MMP 128-S)	405	100	85	85	116	242	120
<i>S. bravardi</i> (MMP 458-S)	385	88	80	81	110	213	77
<i>V. bucklandi</i> (MCL 4262)	365	110	87	70	100	190	95
<i>V. bucklandi</i> (MCL 4293)	405	110	90	77	110	230	100

Valor del F de Fisher asociados a los cuadrados de las distancias de Mahalanobis entre grupos:

	<i>S. bravardi</i>	<i>S. leptcephalum</i>	"Sc." <i>tarijensis</i>	<i>V. bucklandi</i>
<i>S. bravardi</i>	0	0,493	3,680	
<i>S. leptcephalum</i>	0,493	0	6,102	
"Sc." <i>tarijensis</i>	3,680	6,102	0	1,434
<i>V. bucklandi</i>			1,434	0

En negrita, valores significativos al umbral alfa=0,050 (prueba unilateral)

p-valores unilaterales del F de Fisher:

	<i>S. bravardi</i>	<i>S. leptcephalum</i>	"Sc." <i>tarijensis</i>	<i>V. bucklandi</i>
<i>S. bravardi</i>	1	0,803	0,113	
<i>S. leptcephalum</i>	0,803	1	0,032	
"Sc." <i>tarijensis</i>	0,113	0,032	1	0,471
<i>V. bucklandi</i>			0,471	1

Prueba del Lambda de Wilks:

Lambda	0,015
F (valor observado)	4,065
F (valor crítico)	1,978
GDL 1	21
GDL 2	26
p-value unilateral	0,000
Alpha	0,05

Utilizando la aproximación de Rao se calcula el valor de F

Conclusión:

Al umbral de significación Alfa=0,050 se puede rechazar la hipótesis nula de la

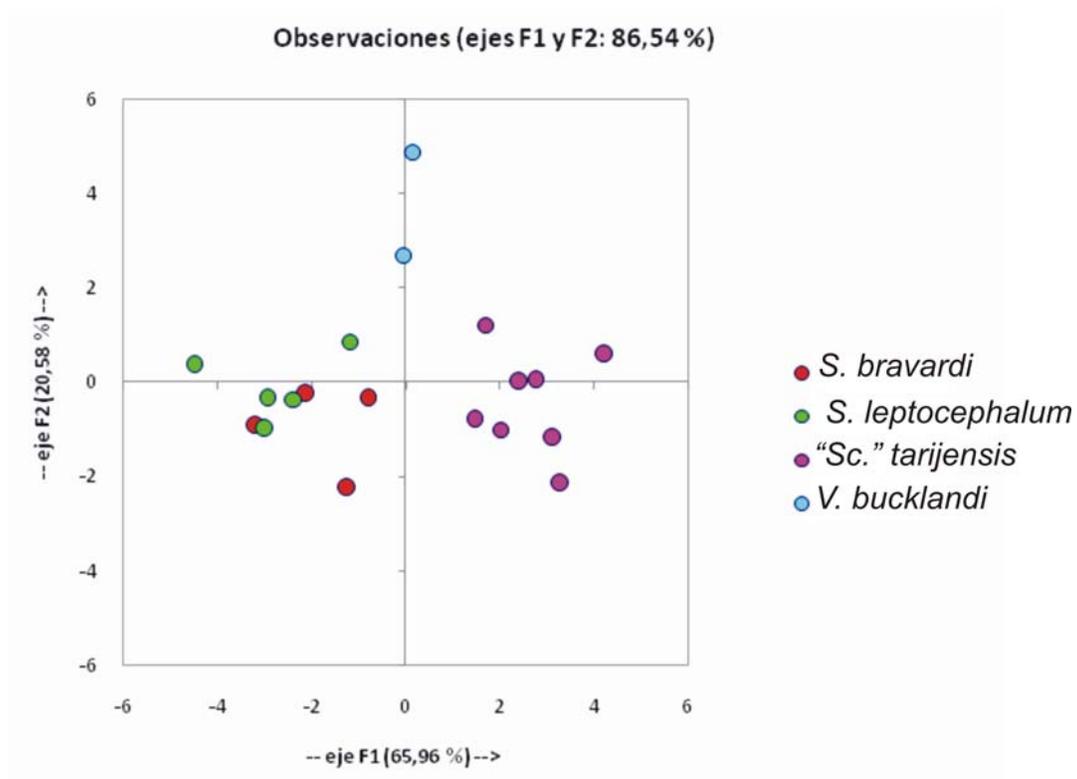
igualdad de los vectores esperanzas de 4 grupos.

Valores propios y porcentaje de varianza:

	F1	F2	F3
Valor propio	7,173	2,238	1,464
% varianza	65,962	20,578	13,460
% acumulado	65,962	86,540	100,000

Funciones a los centroides:

Grupo	F1	F2	F3
	-	-	
<i>S. bravardi</i>	1,822	0,944	1,753
	-	-	
<i>S. leptocephalum</i>	2,783	0,098	-1,284
		-	
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i>	2,636	0,412	-0,245
<i>V. bucklandi</i>	0,059	3,781	0,686



Discusión de los resultados del AFD del cráneo

De acuerdo análisis realizado, las variables cuantitativas utilizadas sólo son útiles para discriminar los especímenes de "*Sc.*" *tarijensis*. A su vez para *S. leptcephalum* y *S. bravardi* las variables estudiadas no son útiles para discriminarlos, por lo tanto se deberían incluir más variables al estudio. Además, se diferencian muy notablemente "*Sc.*" *tarijensis* y *S. leptcephalum*.

Para el caso de *V. bucklandi* sólo fueron incluidos dos especímenes en este análisis.

También se realizó AFD con las medidas obtenidas del húmero. Se utilizaron 25 especímenes correspondientes a 4 géneros cuaternarios (*Scelidotherium*, “*Scelidodon*”, *Catonyx* y *Valgipes*) (**tabla 6**). Para este análisis se tuvieron en cuenta aquellos materiales completos pertenecientes a individuos adultos, para evitar así posibles variaciones intraespecíficas correspondientes a variaciones ontogenéticas.

Tabla 6. Matriz de datos utilizados en el análisis de AD del húmero. (*= tomado de Cartelle *et al.*, 2009).

<u>Taxones/Especímenes</u>	<u>LMH</u>	<u>APH</u>	<u>ADH</u>
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i>			
FMNH P14238	460	200	230
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i>			
FMNH P 14301	520	230	235
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i>			
MACN 10159	420	195	200
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i>			
MLP 3-479	410	180	210
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i>			
MMP 1267M	400	180	200
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i>			
MNAP v/00552	395	167	220
“ <i>Sc.</i> ” <i>tarijensis</i>			
FCS 96.115/1/2	390	180	220
“ <i>Sc.</i> ” <i>chiliensis</i>			
EPN.V. 141	390	175	190
“ <i>Sc.</i> ” <i>chiliensis</i>			
ROM 5375	390	160	200
<i>S. leptcephalum</i>			
MLP 3-507	385	140	200
<i>S. leptcephalum</i>			

MMP 614	360	231	60
<i>S. leptcephalum</i>			
PIMUZ A/V 0513	425	160	200
<i>S. leptcephalum</i>			
PIMUZ A/V 0509	350	140	150
<i>S. leptcephalum</i>			
PIMUZ A/V 0508	450	190	225
<i>S. bravardi</i>			
MLP 3-506	325	142	162
<i>S. bravardi</i>			
MACN 7154	400	170	200
<i>S. bravardi</i>			
MACN 14809	415	165	180
<i>V. bucklandi</i> MCL 4294	450	140	200
<i>V. bucklandi</i> MCL 22453	550	140	200
<i>V. bucklandi</i> MCL 22464	420	120	170
<i>C. cuvieri</i> MCL 4292	390	150	180
<i>C. cuvieri</i> MCL 22751*	388	135	184
<i>C. cuvieri</i> MCL 22752*	360	121	168
<i>C. cuvieri</i> MCL 22753*	383	151	188
<i>C. cuvieri</i> MCL 22755*	390	137	180

Valor del F de Fisher asociados a los cuadrados de las distancias de Mahalanobis entre grupos:

	<i>C. cuvieri</i>	<i>S. leptcephalum</i>	<i>S. bravardi</i>	" <i>Sc.</i> " <i>chiliensis</i>	" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i>	<i>V. bucklandi</i>
<i>C. cuvieri</i>	0	1,651	0,477	0,944	7,414	3,878
<i>S. leptcephalum</i>	1,651	0	0,166	0,145	2,567	7,020
<i>S. bravardi</i>	0,477	0,166	0	0,135	2,858	3,640
" <i>Sc.</i> " <i>chiliensis</i>	0,944	0,145	0,135	0	0,737	2,627
" <i>Sc.</i> " <i>tarijensis</i>	7,414	2,567	2,858	0,737	0	14,178
<i>V. bucklandi</i>	3,878	7,020	3,640	2,627	14,178	0

En negrita, valores significativos al umbral alfa=0,050 (prueba

unilateral)

p-values unilaterales del F de Fisher:

	C. <i>cuvieri</i>	S. <i>leptocephalum</i>	S. <i>bravardi</i>	"Sc." <i>chiliensis</i>	"Sc." <i>tarijensis</i>	V. <i>bucklandi</i>
C. <i>cuvieri</i>	1	0,275	0,715	0,518	0,011	0,112
S. <i>leptocephalum</i>	0,275	1	0,914	0,926	0,127	0,045
S. <i>bravardi</i>	0,715	0,914	1	0,928	0,127	0,223
"Sc." <i>chiliensis</i>	0,518	0,926	0,928	1	0,574	0,419
"Sc." <i>tarijensis</i>	0,011	0,127	0,127	0,574	1	0,004
V. <i>bucklandi</i>	0,112	0,045	0,223	0,419	0,004	1

Prueba del Lambda de Wilks:

Lambda	0,129
F (valor observado)	3,446
F (valor crítico)	1,886
GDL 1	15
GDL 2	47
p-value unilateral	0,001
Alpha	0,05

Utilizando la aproximación de Rao se calcula el valor de F

Conclusión:

Al umbral de significación Alfa=0,050 se puede rechazar la hipótesis nula de la igualdad de los vectores esperanzas de 6 grupos.

Dicho de otro modo, la diferencia entre los centroides de los grupos es significativa.

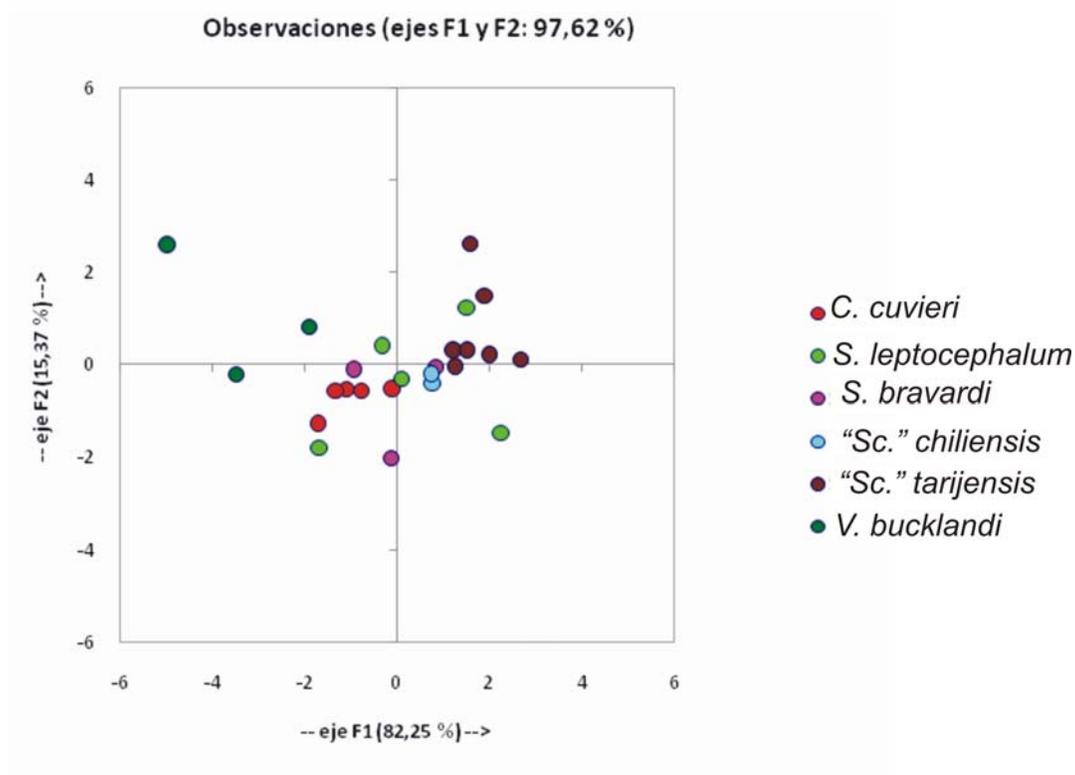
Valores propios y porcentaje de varianza:

	F1	F2	F3
Valor propio	3,348	0,626	0,097
% varianza	82,250	15,368	2,383
% acumulado	82,250	97,617	100,000

Funciones a los centroides:

Grupo	F1	F2	F3
C.c.	-1,002	-0,695	0,369
S. l.	0,382	-0,380	-0,424
S.b.	-0,081	-0,728	-0,175
S.c.	0,764	-0,311	0,175
S.t.	1,735	0,709	0,107

V.b. -3,444 1,071 -0,101



Discusión de los resultados del AFD del húmero

De acuerdo análisis realizado, las variables cuantitativas utilizadas sólo son útiles para discriminar los especímenes de "*Sc.*" *tarijensis*, *C. cuvieri* y *V. bucklandi*.

También se realizó AFD con las medidas obtenidas del fémur. Se utilizaron 18 especímenes correspondientes a 4 géneros cuaternarios (*Scelidotherium*, "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes*) (tabla 7). Para este análisis se tuvieron en cuenta aquellos materiales completos pertenecientes a individuos adultos, para evitar así posibles variaciones intraespecíficas correspondientes a variaciones ontogenéticas.

Tabla 7. Matriz de datos utilizados en el análisis de AFD del fémur. (*= tomado de Cartelle *et al.*, 2009).

<u>Taxones/Especímenes</u>	<u>LMF</u>	<u>APF</u>	<u>ADF</u>
<i>"Sc." tarijensis</i>			
FMNH P 14238	580	280	300
<i>"Sc." tarijensis</i>			
FMNH P 14301	680	330	360
<i>"Sc." tarijensis</i>			
MACN 1139	480	240	265
<i>"Sc." tarijensis</i>			
MNPA-v 005764	450	235	256
<i>S. leptcephalum</i>			
FMNH P 14276	450	230	265
<i>S. leptcephalum</i>			
MACN 5001	417	210	222
<i>S. leptcephalum</i>			
MACN 7064	420	210	251
<i>S. leptcephalum</i>			
MACN 13562	380	182	211
<i>S. leptcephalum</i> MLP			
89-XII-6-4	425	190	230
<i>S. leptcephalum</i>			
MLP 3-485	385	215	225
<i>S. leptcephalum</i>			
MLP 3-482	422	225	220
<i>S. leptcephalum</i>			
MLP 3-484	340	180	170
<i>V. bucklandi</i>			
MCL 4264	403	190	163
<i>V. bucklandi</i>			
MCL 4293	450	194	212

<i>C. cuvieri</i>			
MCL 4265	406	220	244
<i>C. cuvieri</i>			
MCL 4298	439	220	225
<i>C. cuvieri</i>			
MCL 22771*	386	190	190
<i>C. cuvieri</i>			
MCL 22794*	405	201	219

Valor del F de Fisher asociados a los cuadrados de las distancias de Mahalanobis entre grupos:

	<i>C. cuvieri</i>	<i>S. leptocephalum</i>	"Sc." <i>tarijensis</i>	<i>V. bucklandi</i>
<i>C. cuvieri</i>	0	0,178	2,908	2,146
<i>S. leptocephalum</i>	0,178	0	5,077	4,757
"Sc." <i>tarijensis</i>	2,908	5,077	0	3,925
<i>V. bucklandi</i>	2,146	4,757	3,925	0

En negrita, valores significativos al umbral alfa=0,050 (prueba unilateral)

p-values unilaterales del F de Fisher:

	<i>C. cuvieri</i>	<i>S. leptocephalum</i>	"Sc." <i>tarijensis</i>	<i>V. bucklandi</i>
<i>C. cuvieri</i>	1	0,908	0,165	0,334
<i>S. leptocephalum</i>	0,908	1	0,029	0,050
"Sc." <i>tarijensis</i>	0,165	0,029	1	0,210
<i>V. bucklandi</i>	0,334	0,050	0,210	1

Prueba del Lambda de Wilks:

Lambda	0,161
F (valor observado)	3,599
F (valor crítico)	2,226
GDL 1	9
GDL 2	29
p-value unilateral	0,004

Alpha 0,05

Utilizando la aproximación de Rao se calcula el valor de F

Conclusión:

Al umbral de significación Alfa=0,050 se puede rechazar la hipótesis nula de la igualdad de los vectores esperanzas de 4 grupos.

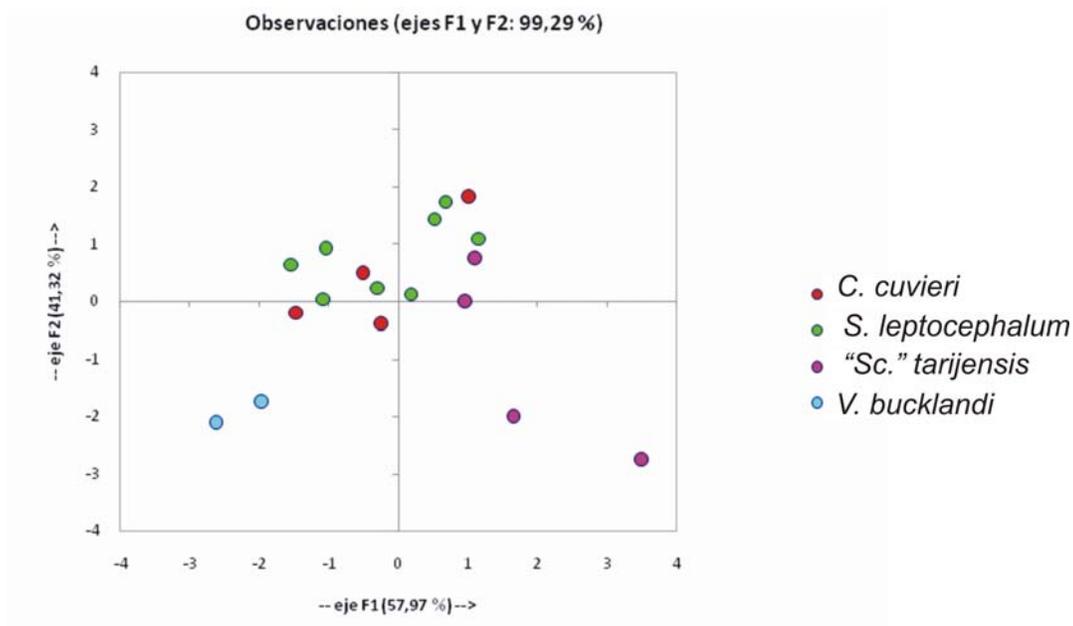
Dicho de otro modo, la diferencia entre los centroides de los grupos es significativa.

Valores propios y porcentaje de varianza:

	F1	F2	F3
Valor propio	1,725	1,230	0,021
% varianza	57,966	41,320	0,714
% acumulado	57,966	99,286	100,000

Funciones a los centroides:

Grupo	F1	F2	F3
<i>C.c.</i>	-0,300	0,424	0,232
<i>S.l.</i>	-0,178	0,779	-0,099
" <i>Sc.</i> " <i>t.</i>	1,803	-1,012	-0,011
<i>V.b.</i>	-2,295	-1,942	-0,047



Discusión de los resultados del AFD del fémur

De acuerdo al análisis realizado, las variables cuantitativas utilizadas sólo son útiles para discriminar los especímenes de *V. bucklandi*. A su vez para los demás taxones las variables estudiadas no son útiles para discriminarlos, por lo tanto se deberían incluir más variables al estudio.

CAPÍTULO 5

5. REVISIÓN SISTEMÁTICA Y DESCRIPCIÓN DE LOS TAXONES

5.1. Antecedentes

Existe gran controversia sobre el concepto de especie. Sin embargo, la especie es la unidad básica en taxonomía (Giraud, 1997). No se pretende realizar una discusión sobre las diferentes definiciones de especie que existe en la literatura (ver Giraud, 1997). De acuerdo a Ciancio y Carlini (2008) los criterios taxonómicos no son equivalentes para todos los autores, por lo tanto algunos podrían sobrestimar o reducir el número de taxones.

La revisión comprensiva más reciente de los esclidoterinos del Neógeno y Cuaternario fue llevada cabo por McDonald (1987) como parte de su Tesis Doctoral, aunque nunca fueron publicados los datos tratados en ella en su totalidad. Son escasos los trabajos que ha publicado este autor sobre su revisión, la más conocida es la de McDonald y Perea (2002), en la cual sólo se mencionaron de manera muy sintética, los resultados obtenidos inicialmente en su Tesis (McDonald, 1987) en la cual quedaron interrogantes sobre algunas cuestiones (e.g.: sistemáticas y bioestratigráficas).

Los trabajos más modernos sobre esclidoterinos del cuaternario de Argentina corresponden a Ferrero (2008), Mino-Boilini y Carlini (2007, 2009), Miño-Boilini *et al.* (2009).

En este capítulo se llevó a cabo la revisión sistemática y taxonómica de los taxones registrados principalmente en el Cuaternario de Argentina, teniendo en cuenta el objetivo principal de este trabajo. Sin embargo, para lograr una mayor comprensión se estudiaron los esclidoterinos pleistocenos de Bolivia, Brasil, Chile, Uruguay, Ecuador.

En algunos casos se han incluido también las descripciones originales, además se enmiendan las diagnosis gracias a nuevos materiales estudiados. Se describe para cada especie, el material tipo, localidad tipo, fecha de publicación y se revisa su procedencia geográfica y estratigráfica. Se citan las

sinonimias de las especies consideradas válidas, su procedencia geográfica, estratigráfica y se realiza un comentario, cada vez que se considera necesario.

Se refieren materiales para cada uno de los taxones considerados válidos, indicando procedencia geográfica y estratigráfica, siempre que fue posible se tomaron medidas que están incluidas en tablas.

A partir de la revisión realizada, en este trabajo varios taxones que son considerados no válidos o dudosos y se los trató como *nomen dubium* o *nomen vanum*, siguiendo la propuesta de Mones (1989); *nomen dubium*: ..."*applies to a nominal species that, according to existing knoweledge, is of doubtful application.*"... y *nomen vanum*: ..."*is a term names of much more restricted application. It applies only to names based on types which are inadequate for definitive diagnosis.*". Cabe mencionar que *nomen vanum* no está reconocido por el ICZN, 1999, 4º ed., sin embargo sí se encuentra *nomen dubium* y lo define así: "*A descriptive term meaning name of a unknown or doubtful application.*".

Por otro lado, el ICNZ (1999); 4º ed.) define *nomen nudum* como: "*A Latin term referring to a name that, if published before 1931, fails to conform to Article 12; or, if published after 1930, fails to conform to Article 13. A nomen nudum is not an available name, and therefore the same name may be made available later for the same or a different concept; in such a case it would take authorship and date [Arts. 50, 21] from that act of establishment, not from any earlier publication as a nomen nudum.*".

Según lo propuesto por Mones (1989), *nomen dubium* será utilizado para aquellos taxones nominales que, de acuerdo a la evidencia disponible hasta el momento, son de dudosa aplicación, pero cuya situación podría ser dilucidada por eventuales hallazgos futuros. A su vez, *nomen vanum* será aplicado a aquellos taxones cuyos materiales tipo y la diagnosis original resultan, luego de una rigurosa revisión del grupo en cuestión, inadecuados para su definitiva validación zoológica (Mones, 1989).

En síntesis, se redujo significativamente el número de taxones nominados (ver ítem 5.2.).

5.2. Lista de los Scelidotheriinae cuaternarios de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Ecuador, Perú y Uruguay nominados

Se presenta una lista de los nombres de taxones cuaternarios de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Ecuador, Perú y Uruguay que hayan sido incluidos en algún momento en la subfamilia Scelidotherrinae. Para realizar esta lista se tomo como punto de partida el trabajo de Mones (1986).

Algunos de estos taxones han sido descritos, otros han sido pasado a la sinonimia, y otros cuyo estatus taxonómico es dudoso.

Como se demostrará en párrafos más adelante esta lista se reduce notablemente en el número de taxones considerados validos en este trabajo de Tesis.

Scelidodon copei (ver Ameghino, 1881)

Scelidothorium ankilosopum (ver Bravard, 1857, *nomen nudum* según Mones, 1986: 253)

Scelidothorium australe (ver Moreno, 1888)

? *Scelidothorium bellulum* (ver Ameghino, 1886)

? *Scelidothorium bolivianum* (ver Philippi, 1893)

Scelidothorium bravardi (ver Lydekker, 1886)

Scelidothorium capellinii (ver Gervais y Ameghino, 1880)

Scelidothorium tarijensis (ver Gervais y Ameghino, 1880)

Scelidothorium carlesi (ver Bosca y Casanoves, 1917)

Scelidothorium chapalmalense (ver Ameghino, 1908)

Scelidothorium chiliense (ver Lydekker, 1886)

? *Scelidothorium compressum* (ver Phillippi, 1893)

Scelidothorium floweri (ver Ameghino, 1881)

Scelidothorium heterogenidens (ver Ameghino, 1898)

Scelidothorium laevidens (ver Moreno y Mercerat, 1891)

Scelidothorium leptcephalum (ver Owen, 1839)

Scelidothorium magnum (ver Bravard, 1857, *nomen nudum* según Mones, 1986: 264)

Scelidothorium magnum (ver Burmeister, 1886, ex Bravard según Mones, 1986: 264)

Catonyx brongniartii (ver Ameghino, 1891)

Platyonyx cuvieri (ver Lund, 1839)

Scelidothorium parodii puelchense (ver Rusconi, 1948)

Scelidothorium (?*Scelidodon*) *reyesi* (ver Hoffstetter, 1952)

5.3. Reseñas histórica de los géneros cuaternarios

A continuación se realiza una muy breve reseña cronológica de los géneros cuaternarios considerados válidos en este trabajo de Tesis.

5.3.1. *Scelidothorium* Owen, 1839

Scelidothorium leptcephalum es la especie tipo de *Scelidothorium* fue descrito y figurado por Owen (1839), los materiales fueron recogidos por Darwin, procedentes de sedimentitas del Pleistoceno de Punta Alta, provincia de Buenos Aires, República Argentina (Owen, 1839; 1857; Ameghino, 1889; Scillato-Yané *et al.*, 1995).

Cabe mencionar que la fecha exacta de publicación de *Scelidothorium leptcephalum* es 1839 (ver Mones, 1985: 200), y no 1840 como fue mencionado por algunos autores (Pascual *et al.*, 1966; McDonald, 1987; Scillato-Yané *et al.*, 1995; entre otros).

Mones (1986: 263-264) menciona 23 especies incluidas en el género *Scelidothorium*, muchas de ellas en realidad deben ser incluidas en otros géneros o son sinónimas de otras especies (ver más adelante).

5.3.2. *Valgipes* Gervais, 1873

Este género fue considerado por muchos años dentro de los megaloníquidos (Hoffstetter, 1954; Mones, 1986), esto se debió a que presenta algunas semejanzas con ellos (Cartelle *et al.*, 2009). Sin embargo, actualmente

está claramente incluido dentro de los escelidoterinos (Cartelle *et al.*, 2009). La especie tipo es *V. deformis* (ver Mones, 1986: 252), el material tipo corresponde a un fragmento de astrágalo derecho (MNHN 7384).

5.3.3. *Scelidodon* Ameghino, 1881

Este género fue erigido por Ameghino en 1881, y luego amplió en parte la descripción del taxón en 1889. La especie tipo es *Scelidodon copei* Ameghino, 1881, cabe mencionar que la grafía original de la especie fue *Scelidoodon copei* (ver Ameghino, 1881 b; Mones, 1986), sin embargo, fue un *lapsus* (ver Mones, 1986: 263).

Originalmente las especies de *Scelidodon* fueron incluidas en *Scelidotherium* (ver Gervais, 1855; Gervais y Ameghino, 1880; Lydekker, 1886, 1887; entre otros).

5.3.4. *Catonyx* Ameghino, 1891

El término *Catonyx* fue acuñado por Ameghino en 1891 para sustituir al género *Platyonyx* Lund 1840, ya que habría sido erigido con anterioridad por Schönh, 1826 para un coleóptero. En *Platyonyx* de Lund se incluían las especies de escelidoterinos del pleistoceno de Brasil. Ameghino (1891) cuando erige *Catonyx* menciona: "*Sustituyase por consiguiente el nombre de Lund por Catonyx, cuya especie típica es Catonyx Brogniarti = Platyonyx Brognierti Lund;...*" (ver adelante).

5.4. Sistemática Paleontológica

Superorden **Xenarthra Cope, 1889**

Suborden **Phyllophaga Owen, 1842**

(=**Tardigrada Latham y Davies en Forster, 1795**)

Familia **Mylodontidae Gill, 1872**

Subfamilia **Scelidotheriinae Ameghino, 1904**

Comentarios. Esta subfamilia fue propuesta por Florentino Ameghino en 1904, aunque, no designó formalmente el género, sin embargo, está tipificada por *Scelidotherium*. De manera indirecta, se interpreta que *Scelidotherium* es el género tipo de acuerdo a la raíz del nombre de taxón nominal de nivel de subfamilia (Art. 64 de ICZN), además Paula Couto (1953) menciona que ese es el género tipo que corresponde.

McKenna y Bell (1997: 94) indican que el autor de la subfamilia es Ameghino, 1889, aunque cabe mencionar que si bien el autor fue Ameghino, la fecha exacta es 1904.

En cuanto a la diagnosis de los Scelidotheriinae se puede mencionar la realizada por Pascual *et al.* (1966), McDonald (1987) y más recientemente Miño-Boilini *et al.* (2009). A partir de la revisión realizada en esta Tesis Doctoral se amplía significativamente dicha diagnosis.

Diagnosis enmendada

Phyllophaga (=Tardigrada) de tamaño mediano a grande dentro de los Mylodontidae. Cráneo bajo, largo y estrecho; fórmula dentaria 5 / 4; series de dientes superiores en filas paralelas, de sección triangular o subelíptico, borde anterior del maxilar se extiende más allá del Cf1, primer diente superior e inferior molarizado y no presentan diastema entre el primero y segundo diente; Cf1 elíptico en sección transversal; Mf4 es subtriangular en sección, mf3 es de en sección "T". Premaxilar con las ramas laterales más desarrolladas que las ramas mediales. Mano con cuatro o cinco dedos funcionales, falanges ungueales con garras en los dedos I (excepto en *S. leptcephalum*), II y III. Movimiento limitado entre el trapezoides y el Mc I. Húmero con cresta deltopectoral desarrollada, presenta foramen entepicondilar (excepto en *C. cuvieri*). Fémur cuadrangular y comprimido en sentido anteroposterior, astrágalo con superficie cóncava para el cuboides. Calcáneo con *tuber calcis* más triangular que el de los milodontinos, sólo la región más distal del calcáneo apoya en el suelo. Pie pentadáctilo con dígitos rudimentarios, falanges

ungueales con garra el dedo I, II y III, fusión de la falange proximal y segunda del dedo III.

Género ***Scelidotherium*** Owen, 1839

Diagnosis enmendada. Cráneo alargado, bajo y estrecho, región de la caja craneana plana, crestas temporales de los parietales paralelas entre sí, no forman cresta sagital marcada, región fronto-nasal es estrecha. En vista anterior, el contorno de la abertura nasal es subtriangular con vértice hacia la región del paladar, los maxilares son casi verticales. Proceso lateral del nasal se extiende más allá del borde anterior del maxilar. Longitud de la región predentada mayor que la de la serie dentaria superior. Cf1 y Mf1-Mf4 de corona simple, subelípticos o levemente subtriangulares, implantados oblicuamente, algo alargados en sentido anteroposterior. Mandíbula grácil, con rama horizontal baja, borde ventral casi recto. Región sinfisiaria muy larga, en vista oclusal es cuadrangular. Quilla mandibular poco evidente. Húmero con diáfisis grácil. Fémur con epífisis distal más ancha que la proximal en vista posterior, la cabeza del fémur no se posiciona en línea vertical sobre el cóndilo medio. Calcáneo grácil.

Especie tipo. *Scelidotherium leptcephalum* Owen, 1839.

Especies referidas. *Scelidotherium bravardi* Lydekker, 1886.

5.4.1. *Scelidotherium leptcephalum* Owen, 1839

Láminas 14; 15; 16; 17; 18 fig. 5 y 19 fig. 1 y 3.

Sinonimia

Scelidotherium carlesi Bosca y Casanoves, 1917: 48-53.

Scelidotherium heterogenidens Ameghino, 1898: 205.

Tipo. BM(NH) M 16579 (=RCS 3506): porción posterior de cráneo, porciones de hemimandíbulas derecha e izquierda con las series dentarias (lámina 16).

BM(NH) M 16584 (=RSC 3519): astrágalo derecho; BM(NH) M 16583 (=RSC 3520): astrágalo izquierdo; BM(NH) M 16581 (=RCS 3510): cuatro cuerpos de

vértebras caudales articuladas; BM(NH) M 16582 (=RCS 3511) cuatro fragmentos de costillas. Todos estos materiales corresponden a un mismo espécimen.

Localidad tipo y edad. Punta Alta, Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires, Argentina (Owen, 1839). Pleistoceno tardío.

Diagnos enmendada. Especie más grande del género. Cf1 elíptico, con lóbulo lingual. Región prementada de mayor longitud que el espacio ocupado por la serie dentaria. Premaxilares muy desarrollados. Cráneo alargado, bajo y estrecho, región de la caja craneana plana, región frontonasal estrecha, crestas parasagitales separadas (no forman cresta sagital), fosa temporal poco profunda, proceso postorbital marcado. Sutura del maxilar con el palatino a nivel de Mf2 y Mf3. Dientes superiores más elípticos que los inferiores, sin surcos que delimiten lóbulos, emergiendo casi en forma oblicua. Región sinfisaria muy angosta. Fémur con epicóndilo medio más evidente. Mano anterior con dedo I atrofiado y desprovisto de falange ungueal. Calcáneo, en vista tibial muestra que la faceta sustentacular no es continua con el cuboide, separadas por hueso no articular. Índice de hipsodoncia es igual a 91 (ver Bargo *et al.*, 2006).

Comentarios. Como fue mencionado en párrafos anteriores, la fecha de publicación de *S. leptcephalum* es Owen, 1839 (ver Mones, 1985). Mones (1985: 199) realizó correcciones en las fechas de publicación de los trabajos de Owen. De acuerdo a Mones (1985) las contribuciones sobre mamíferos fósiles que realizó Owen están integradas en cuatro fascículos (numerados del 1 al 4) que corresponden a los números: 1, 7, 8 y 13 de la Zoología del Beagle. La cita correcta sobre las descripciones de *Scelidotherium* es la siguiente:

Fascículo VIII (3 de Fossil Mammalia): 65-80, planchas XVIII-XXVII (Mayo de 1839); en lo que se refiere a *S. leptcephalum* las descripciones se encuentran en las páginas: 73-80, planchas XX, XXI, XXIII, XXIV, XXV, XXVI figs. 2-4-6 y XXVII.

Fascículo XIII (4 de Fossil Mammalia): 81-111, planchas XXVIII-XXXII (Abril de 1840). En lo que se refiere a *S. leptcephalum* las descripciones encuentran en las páginas: 81-99 plancha XXVIII fig. 2.

Descripción del tipo (lámina 16). El fragmento anterior del cráneo tipo, preservó parcialmente el pterigoides derecho, palatinos derecho e izquierdo, paladar con el alvéolo del Cf1 izquierdo y los Mf1 a Mf4 derechos e izquierdos. En vista palatal, se observa que la sutura del maxilar y palatino es rectilínea a nivel de Mf2 y Mf3, además de la sutura de los maxilares que es paralela a las series de dientes. La base del proceso cigomático del maxilar se encuentra a nivel de los Mf2 y Mf3. En sección los molariformes Mf1, Mf2 y Mf3 son subelípticos, con leves surcos linguales longitudinales. El Mf4 es el más pequeño de la serie, en sección es más subtriangular.

El fragmento posterior del cráneo tipo de *S. leptcephalum* BM(NH) M 16579 (=RCS 3506) en vista dorsal no presenta la cresta parasagital, es evidente la sutura parieto-supraoccipital y la sutura fronto-escamosal, esta última sutura se encuentra por detrás del extremo más anterior de la apófisis cigomática del escamoso. Presenta ambos escamosos, aunque sólo el izquierdo preserva la apófisis cigomática del escamoso. Se observa que la cresta occipital posee escaso desarrollo.

En vista ventral, se observa la sutura rectilínea entre el basioccipital y basiesfenoides, presenta escaso desarrollo del proceso paraoccipital, se observa el escaso desarrollo de la fosa glenoidea izquierda. El foramen cóndilar del occipital poco visible, el entotimpánico presenta el aspecto de una lámina muy delgada. El proceso cigomático del maxilar se encuentra entre los Mf2-Mf3.

En vista lateral izquierda, se observa que la sutura entre el escamoso y el parietal es horizontal.

En vista posterior, sólo preservó el cóndilo occipital derecho. El occipital es de contorno semicircular, la región supraoccipital es levemente plana, la protuberancia occipital externa presenta escaso desarrollo.

La mandíbula tipo BM(NH) M 16579 no preservó la sínfisis mandibular, ambas hemimandíbulas están separadas. En el caso de la hemimandíbula izquierda no se preservó el cf1, en tanto el mf1, mf2 y mf3 se preservaron parcialmente, en tanto la hemimandíbula derecha se encuentra seccionada. En sección el alvéolo del cf1 presenta un leve lóbulo en sección el mf2 y mf3 presentan un leve surco vestibular, longitudinal, el m3 es el presenta un surco lingual profundo y otro vestibular ambos verticales.

Se preservaron cuatro cuerpos vertebrales, correspondientes a vértebras caudales, además de fragmentos de costillas.

Astrágalos [BM(NH) M 16584 (=RSC 3519); BM(NH) M 16583 (=RSC 3520)], en vista fíbular, se observa leve hundimiento en la faceta fíbular. En vista dorsomedial, muestran un proceso central odontoide poco desarrollado. La faceta discoidea está poco desarrollada. El ángulo entre la faceta discoidea y la faceta odontoidea es de 160°.

Tipo del sinónimo, procedencia y comentarios

Scelidotherium heterogenidens Ameghino, 1898

Tipo. Hemimandíbula izquierda con todos los dientes (ver Lydekker, 1894 plancha LVII fig. 1) (plancha 18 fig. 5). Según Mones (1986: 263) el tipo está perdido.

Localidad tipo. Podría proceder de la provincia de Buenos Aires.

Comentarios. Ameghino (1898) erigió este taxón a base del espécimen figurado por Lydekker (1894). De acuerdo al trabajo de Lydekker (1894) el tipo debería estar depositado en las colecciones de MLP, lamentablemente no fue localizado.

Kraglievich (1945) realizó un breve comentario sobre esta especie, aunque sin dar mayores detalles, mencionó que realizará un trabajo en cual se ocupará de la validez o nó de este taxón.

A partir de la revisión realizada y de la ilustración de Lydekker (1894 plancha LVII fig1) esta especie podría corresponder a un sinónimo de *S. leptcephalum* cabe mencionar que en sección el lóbulos posterior del mf3 posee una forma de "c".

***Scelidotherium carlesi* Bosca y Casanoves, 1917**

Tipo. MCNV 64-7.

Localidad tipo y edad. Río Salado del Sur, provincia de Buenos Aires, Argentina; Pleistoceno.

Comentarios. De acuerdo a Bosca y Casanoves (1917) el tipo consta de cráneo, mandíbula, varias vertebrae cervicales, dorsales, caudales y otros huesos del poscráneo, en buen estado de preservación. Sin embargo, Bosca y Casanoves (1917) no menciona caracteres diagnósticos que justifiquen esta nueva especie, de acuerdo a esta revisión, se sigue la hipótesis propuesta por McDonald (1987) sobre la sinonimia de este taxón con *S. leptcephalum* ya que tampoco he encontrado morfologías que la justifique.

En cuanto a la procedencia geográfica y estratigráfica del material tipo de *S. carlesi*, Bosca y Casanoves (1917) provee muy escasa información. Sin embargo, de acuerdo con el esquema estratigráfico hoy vigente, los yacimientos fosilíferos del río Salado son portadores de mamíferos fósiles que corresponden al Bonaerense ("Pampeano superior" de Ameghino, 1881) y al Lujanense ("Pampeano lacustre" de Ameghino, 1881) (ver Krmpotic y Scillato-Yané, 2007). Por lo tanto la edad del material tipo estaría comprendida al Pleistoceno medio - Pleistoceno tardío.

Materiales referidos a *S. leptcephalum* en este trabajo de tesis

GCF 11: hemimandíbula parcial sin dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: ciudad de San Pedro, Buenos Aires, Argentina. Lujanense.

PVE-F s/n: cráneo y mandíbula parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Villa Escolar en las barrancas del río Bermejo, Formosa, Argentina. Fm. Río Bermejo, Lujanense. Comentarios: este material representa el más completo de *S. leptcephalum* para el Norte del actual territorio de Argentina.

MFCA 757: cráneo. Procedencia geográfica y estratigráfica: margen derecha del río Paraná, Alvear, provincia de Santa Fe, Argentina. Fm. "Pampeano".

MLP 3-402: cráneo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Buenos Aires. "Pampeano". Comentarios: este espécimen fue figurado por Lydekker (1894: plancha LV fig. 1 y 1a). Lydekker (1894) figuró además una mandíbula que lamentablemente no fue hallada.

AMNH 11287: porción de paladar con todos los molariformes. Procedencia geográfica y estratigráfica: Buenos Aires, Fm. "Pampeana".

AMNH 11292: porción de hemimandíbula derecha con todos los dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: Olivera, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano".

FMNH P 14274: cráneo, mandíbula, escápula derecha, humero izquierdo, ulnas derecha e izquierda, radios derecho e izquierdo, algunos huesos de la mano. Procedencia geográfica y estratigráfica: río Quequén, Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno.

FMNH P 14267: cráneo. Procedencia geográfica y estratigráfica: provincia de Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno.

MMP 1155: cráneo y mandíbula. Procedencia geográfica y estratigráfica: ciudad de Mar del Plata (Av. Constitución y Tejedor, a 3 mts aprox. de profundidad), provincia de Buenos Aires. Fm. Loberia. Lujanense.

MACN 9625: cráneo parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Laguna Vital, Chascomús, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano superior".

MACN 13880: cráneo parcial y MACN 13883: cráneo. Procedencia geográfica y estratigráfica: ambos especímenes provienen de Necochea, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano".

MLP s/n: hemimandíbula derecha con toda la serie dentaria. Procedencia geográfica y estratigráfica: río Quequén Salado, Buenos Aires, Argentina. Lujanense.

MLP 3-429: hemimandíbula derecha parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: río Quequén Salado, Buenos Aires, Argentina. Fm. "Pampeano superior". Comentarios: De acuerdo a la ficha que acompaña el material fue coleccionado por Ameghino en 1888.

MLP 3-671: cráneo, húmero izquierdo, radio izquierdo, mano casi completa izquierda. Procedencia geográfica y estratigráfica: Olavarría, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano".

MLP 68-V-29-1: mandíbula parcial con diente. Procedencia geográfica y estratigráfica: ciudad de La Plata (calle 54 entre 4 y 5), Buenos Aires, Argentina. Lujanense.

MLP 3-407: cráneo y mandíbula asociado, entoscados. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Pampeano".

MLP 3-408: cráneo y hemimandíbula derecha. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Pampeano superior".

MLP 3-409: cráneo parcial, sin dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Pampeano superior".

MLP 3-420: cráneo y mandíbula parciales. Procedencia geográfica y estratigráfica: Fm. "Pampeano superior".

MLP 86-VI-23-94: porción posterior de cráneo, hemimandíbula izquierda sin dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: Centinela del Mar, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Nivel eólico 6 (perfil de Goin). Pleistoceno.

MLP 52-X-41: maxilar con el palatal, posee Mf1, Mf2, Mf3 y Mf4, hemimandíbula derecha parcial con todos los dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: río Quequén Salado, Buenos Aires, Argentina. Lujanense.

MLP 89-XII-6-4: fémures derecho e izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: La Quesera, provincia de Salta, Argentina. Pleistoceno tardío.

PIMUZ A/V 0513: cráneo, mandíbula, vertebras dorsales, clavículas derecha e izquierda, escápula izquierda, ulna derecha, húmero derecho, radio derecho, mano derecha parcial, fémur izquierdo, fibula derecha y calcáneo izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: San Nicolás, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano superior". Comentarios: el cráneo y mandíbula fue figurado por Schulthess (1920: lámina 6 fig. 13).

PIMUZ A/V 0509: cráneo parcial, mandíbula completa, húmero izquierdo, mano derecha parcial, astrágalo derecho, calcáneo derecho, fémur derecho (parcial) e izquierdo, tibia derecha, fibula derecha. Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo del Medio, Buenos Aires. "Pampeano intermedio". Comentarios: el cráneo y mandíbula fue figurado por Schulthess (1920: lámina 6 fig. 14).

PIMUZ A/V 0508: cráneo, húmero izquierdo, ulna derecho, radio derecho, fémur derecho, tibia derecha, fibula derecha, pie izquierda parcial, pie derecho parcial, astrágalos derecho e izquierdo y calcáneos derecho e izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Pergamino, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano intermedio".

MPA 85-50-I-D: cráneo parcial con los dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: yacimiento de Playa del Barco, Pehuen Co, Buenos Aires,

Argentina. Comentarios. Según un reciente trabajo realizado por Tomassini *et al.* (2010) este material proviene de un conglomerado de antigüedad probablemente Bonaerense-Lujanense.

Materiales referidos a cf. *S. leptcephalum* en este trabajo de tesis

MACN 7064: fémures derecho (completo) e izquierdo (sólo la diáfisis), ulnas derecha e izquierda. Procedencia geográfica y estratigráfica: Chascomús, provincia de Buenos Aires. Pleistoceno.

MLP 3-507: húmero izquierdo seccionado longitudinalmente. Procedencia geográfica y estratigráfica: Fm. "Pampeano superior".

PIMUZ A/V 0506: hemimandíbula izquierda sin dientes, escápula izquierda, tibia derecha, una vértebra dorsal, de un individuo juvenil. Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Pergamino, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano inferior".

PIMUZ A/V 0526: porción anterior de cráneo, astrágalo izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: barranca del río Paraná, San Lorenzo, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano intermedio".

PIMUZ A/V 4149: porción posterior de cráneo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Baradero, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano superior".

5.4.2. *Scelidotherium bravardi* Lydekker, 1886

Láminas 19 fig. 2 y 4; 20; 21 y 22.

Sinonimia

Scelidotherium chapalmalense Ameghino, 1908: 426.

Tipo. BM(NH) 37626: cráneo; 37649: mandíbula sin los dientes; 37630 escápula derecha; 37631 ulna izquierda; 37632 radio derecho; 37634 escafoides izquierdo; 37635 ectocuneiforme; 37636: primer Mc I izquierdo; 37643: calcáneo derecho; 37644: calcáneo izquierdo; 37645: Mc III; 37646-47: sesamoides. De acuerdo a la ficha que acompaña al material tipo estos fueron colectados por Bravard en 1854.

Localidad tipo y edad. "Toscas" del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. Fm. Ensenada.

Diagnos. Ameghino (1889) realizó algunos comentarios sobre el cráneo tipo (BM (NH) 37626): "*Todo el cráneo es, por otra parte, relativamente más angosto que el del Scelidotherium leptcephalumEl borde anterior de la parte cigomática descendente del maxilar es casi vertical...*". A su vez mencionó algunas características de la mandíbula tipo [BM(NH) 37649]: "*....mientras el largo de la sínfisis es mayor que en Scelidotherium leptcephalum...El borde superior de la parte anterior de la mandíbula que se extiende delante de los dientes es, además fuertemente inclinado hacia arriba.*"; por lo que desprende que ya en ese momento se reconocían diferencias con *S. leptcephalum*.

Diagnos enmendada. Morfología similar a *S. leptcephalum*, pero de tamaño menor. Las diferencias de estas especies son sutiles, están a nivel del cráneo y mandíbula. Cráneo más estrecho que *S. leptcephalum*, dientes superiores triangulares en sección. Mandíbula con sínfisis más estrecha y más dorsal que *S. leptcephalum*, mf3 con lóbulo posterior recto y no como en el homólogo de *S. leptcephalum*. que es más curvado en sección en forma de "c". El postcráneo más grácil que *S. leptcephalum*. Húmero con foramen

entepicondilio doble. Calcáneo, en vista tibial con faceta sustentacular continua con el cuboides. Índice de hipsodoncia = 75.4 (ver tabla 14).

Comentarios. El espécimen tipo es el más completo Scelidotheriinae del Piso/Edad Ensenadense de Argentina conocido. Lydekker (1886) erigió esta especie, luego en 1894 mencionó que podría ser es un sinónimo de *S. leptcephalum*. Este autor sugirió que probablemente las diferencias del cráneo tipo [BM(NH) 37626] con los especímenes de *S. leptcephalum* se corresponden en realidad un posible dimorfismo sexual.

Teniendo en cuenta que el material tipo se encuentra en buen estado de preservación, además consta de varias partes del esqueleto, esta especie debe ser considerada válida, ya que presenta caracteres a nivel del cráneo, mandíbula y poscraneo (ver más arriba).

En cuanto a la procedencia y edad, en la etiqueta que acompaña al tipo dice: "*Banks of the Rio Plata*", lo que indica que procede de las "Toscas" del Río de La Plata, Buenos Aires. Según Soilbelzon *et al.* (2008 a) la Fm. Ensenada correspondiente a las "Toscas" del Río de La Plata" se depositaron probablemente durante el evento Jaramillo (cron C1r 1n, ca. de 1 Ma).

Descripción del tipo. El cráneo tipo de *S. bravardi* [BM(NH) 37626] (lámina 20 fig. 1 y 2), no preservó los dientes, sólo presenta sus alvéolos, no preservó el escamoso izquierdo, nasales y el maxilar izquierdo parcial.

En vista dorsal, se observa las crestas parasagitales no forman una cresta sagital, las suturas paraoccipitales son paralelas entre sí aunque a nivel de los frontales se curvan en "c" luego vuelven a ser paralelas y finalizan a nivel de los procesos postorbitales. Las suturas craneanas aún son visibles, la más notoria es la sutura parieto-supraoccipital, esto indica que el animal es un adulto joven. La sutura fronto-parietal se encuentra por detrás de la apófisis cigomática del escamoso. La cresta occipital presenta escaso desarrollo, al igual que la protuberancia externa del occipital. La sutura del nasal con el frontal es en cuña. Se observa una leve constricción a nivel de los frontales.

En vista lateral derecha, se observa un hundimiento de los parietales, formando así la fosa temporal. Así la sutura que separa el escamoso del parietal es horizontal. El pterigoides se encuentra roto en su porción más

ventral, describe un contorno subtriangular, y se articula con el aliesfenoides. El lagrimal es bien desarrollado, es de contorno subcircular, el foramen lagrimal es subcircular. La porción descendente de la región cigomática del maxilar es casi vertical. La curva del paladar es casi plana, el premaxilar muy desarrollado, no se observan las suturas con el maxilar.

En vista occipital, es de contorno semicircular, el *foramen magnum* se encuentra en posición posteroventral, la cresta occipital y la protuberancia externa del occipital poseen escaso desarrollo.

Los dientes superiores son de sección más triangulares que los de *S. leptcephalum*.

La mandíbula tipo [BM(NH) 37649] (lámina 20 fig. 3 y 4) en vista dorsal, lo más destacable es que la sínfisis es muy estrecha, posee una longitud mayor que la de la serie dentaria. El proceso cóndilar es de contorno subtriangular.

En vista lateral derecha, el cóndilo mandibular se encuentra por encima de la superficie oclusal de la serie dentaria. El borde ventral de la rama mandibular horizontal es casi recta, presentando una leve curva a nivel del mf2 y mf3. La porción anterior de la rama mandibular horizontal es levemente más dorsal. El proceso angular del dentario presenta notables surcos para la inserción del músculo masetero.

Escápula derecha en vista lateral externa, es aproximadamente triangular, la espina se encuentra rota a nivel del puente de la espina. La fosa supraespinosa es levemente más amplia y subtriangular, a su vez la fosa infraespinosa es de contorno subrectangular.

El radio derecho tipo [BM (NH) 37633], en vista medial presenta un gran desarrollo de la tuberosidad para inserción del *biceps brachii*. El borde interno presenta una leve convexidad. En extremo distal, se observa el escaso desarrollo de la apófisis estiloides.

El calcáneo [BM(NH) 37643] es más grácil que el de *S. leptcephalum* a su vez en vista tibial se observa que la faceta sustentacular es continua con el cuboides.

Tipo de los sinónimos, procedencia y comentarios

Scelidoherium chapalmalense Ameghino, 1908

Tipo. Hemimandíbula derecha con toda la serie dentaria.

Localidad tipo. Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Comentarios. Esta especie no fue tratada en la última revisión realizada por McDonald (1987). Según Kraglievich L. (1923) mencionó lo siguiente sobre la procedencia del espécimen tipo.. "*es que el aspecto de la fosilización de la pieza y ciertas adherencias de tosca, parecen indicar que este resto fósil no proviene del horizonte chapadmalalense y sí, con más probabilidad, del horizonte pampeano inferior o ensenadense....por lo que he podido averiguar que el ejemplar fue exhumado por empleados del Museo de La Plata, cerca de la localidad de Miramar, donde a causa afloran los horizontes, chapadmalalense y ensenadense*".

De acuerdo a Mones (1986) el holotipo está perdido, y debería estar depositada en las colecciones del MACN. Rovereto (1914, lámina XXVI fig. 8) figuró por vez primera el tipo; este autor no realizó ningún comentario sobre la especie, sólo la mencionó como fósil del Chapadmalalense (Rovereto, 1914: 205). Kraglievich L. (1923) entre los comentarios que hizo sobre este taxón, concluyó que corresponde a *Scelidotherium*, pero de antigüedad Ensenadense y no Chapadmalalense, como lo había asumido Ameghino en 1908.

Luego L. J. Kraglievich (1945) reestudio dicho espécimen tipo, y figuró un nuevo material de *S. chapalmalense*, que corresponde a una hemimandíbula izquierda, procedente de Miramar (colección de Kraglievich-Roth 4 figuras 1, 2 y 3). Además figuró el tipo de *S. chapalmalense* (L. J. Kraglievich, 1945 fig. 4) que de acuerdo a él el tipo está depositado en MLP, bajo el número MLP 3-848, y no como los sostiene Mones (1986) que debería estar depositado en el MACN. L. J. Kraglievich (1945) concluyó que el tipo procede del Ensenadense; con dudas menciona que podría corresponder a un juvenil de *S. bravardi*.

Cabe mencionar que la figura que brindo Rovereto (1914, lámina XXVI fig. 8) y aquella brindada por L. J. Kraglievich (1945 fig. 4), ambos

corresponden a una hemimandíbula derecha con toda la serie dentaria, son similares en la morfología dentaria, pero la que figuró Rovereto está fragmentada a nivel de la porción ascendente de la hemimandíbula, y la figurada por L. J. Kraglievich (1945 fig. 4) presenta una porción de la rama ascendente, esto deja en evidencia la duda sobre si en realidad corresponde al mismo espécimen o no.

En resumen, todo indica que la procedencia estratigráfica de *S. chapalmalense* es el Piso/Edad Ensenadense. A partir de la revisión efectuada, esta especie es considerada un *nomen nudum*, se sigue la hipótesis propuesta por L. J. Kraglievich (1945) sobre la sinonimia de este taxón con *S. bravardi*, ya que el mf3 el lóbulo posterior es recto y no curvado como en *S. leptcephalum*.

Materiales asignados a *S. bravardi* en este trabajo de tesis

MMP 9-S: cráneo parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: al NE de la ciudad de Mar del Plata frente a la Playa Santa Elena, Partido de Gral. Pueyrredon, Buenos Aires, Argentina. Ensenadense.

MMP 31-S: cráneo y mandíbula parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Barranca costera frente al Parque Camet, ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Ensenadense?. Comentarios: la ficha menciona que procede de Fm. Vorohué (base del acantilado), actualmente y de acuerdo a nuevos estudios (ver Bidegain *et al.*, 2005; Cione *et al.*, 2007: 263) las sedimentitas más antiguas del Norte de la ciudad de Mar del Plata corresponden al Piso/Edad Ensenadense, por lo tanto y de acuerdo a que proviene de los niveles basales del acantilado se interpreta que corresponde a la Fm. Miramar.

MMP 128-S: cráneo sin dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. De la base de la barranca frente al tambo del campo de Cobo. Fm. Miramar.

MMP 458-S: cráneo, mandíbula, fémur izquierdo, radio derecho, rotula.
Procedencia geográfica y estratigráfica: barranca costera, 800 m al NNE del caño de desagüe, ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Ensenadense.

MMP 157-S: cráneo y mandíbula. Procedencia geográfica y estratigráfica: Playa Estrada, ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Ensenadense?.

MACN 2289: hemimandíbula derecha parcial con toda la serie dentaria.
Procedencia geográfica y estratigráfica: "Toscas" del Río de la Plata, Olivos, ciudad de Buenos Aires, Argentina. Fm. Ensenada.

MACN 2298: astrágalo derecho. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Toscas" del Río de La Plata, Olivos, ciudad de Buenos Aires, Argentina. Fm. Ensenada.

MACN 1961: astrágalos derecho e izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Toscas" del Río de La Plata, Olivos, ciudad de Buenos Aires, Argentina. Fm. Ensenada.

MACN 1921: calcáneo parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Toscas" del Río de La Plata, Olivos, ciudad de Buenos Aires, Argentina. Fm. Ensenada.

MMP 705: hemimandíbula derecha parcial sólo preservó el cf1, mf2 y mf3.
Procedencia geográfica y estratigráfica: frente a la escuela de artillería, ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Fm. Miramar?.

MMP 771-S: hemimandíbula derecha parcial con toda la serie dentaria.
Procedencia geográfica y estratigráfica: frente a la Playa Santa Elena, ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Ensenadense?.

MLP 3-411: cráneo y mandíbula parciales. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Pampeano inferior".

Materiales asignados a cf. *S. bravardi* en este trabajo de tesis

MMP 17-S: hemimandíbula izquierda parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: barrancas costeras entre Mar del Plata y Mar Chiquita (Asilo Unzué), Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Ensenadense.

MLP 3-506: húmeros derecho e izquierdo (presentan foramen entepicondilio doble). Procedencia geográfica y estratigráfica: "Pampeano inferior". Comentarios: en todos los húmeros de *S. leptcephalum* no se observa esta característica, sólo en este espécimen, por lo que podría tratarse de un carácter diagnóstico de *S. bravardi*, dado que el material proviene del "Pampeano inferior".

MACN 7150: húmero izquierdo, ulna parcial, fémur derecho parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: ciudad de Buenos Aires (excavaciones del Puerto Nuevo), provincia de Buenos Aires, Argentina. Ensenadense?.

MLP 52-X-4-9: porción distal de húmero izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Punta Hermengo, Miramar, Buenos Aires, Argentina. Ensenadense.

MLP 3-412: cráneo parcial en mal estado de preservación. Procedencia geográfica y estratigráfica: Fm. "Pampeana inferior".

MLP 96-VIII-1-2: hemimandíbula izquierda parcial sin dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: cantera Hernández (calle 516 entre 30 y 31), ciudad de La Plata, Buenos Aires, Argentina. Ensenadense?.

MLP s/n: hemimandíbula derecha con toda la serie dentaria. Procedencia geográfica y estratigráfica: cantera Hernández (calle 514), ciudad de La Plata, Buenos Aires, Argentina. A 10 m de profundidad y a 2,5 m por debajo de la calcita.

MMP 3986: fémur derecho parcial, tibia y fíbula derechas. Procedencia geográfica y estratigráfica: cava 386, ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires. Ensenadense. Comentarios: este material procede los niveles donde fueron hallados *Arctotherium aungustidens* Gervais y Ameghino, 1880 y *Glyptodon munizi* Ameghino, 1881 ambos taxones restringidos al Piso/Edad Ensenadense (ver Soibelzon *et al.*, 2001 y Soibelzon *et al.*, 2006 a).

MACN 1960: hemimandíbula derecha parcial, sólo preservó mf1, mf2 y mf3. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Toscas" del Río de La Plata, Olivos, ciudad de Buenos Aires, Argentina. Ensenadense.

MACN 1891: hemimandíbula izquierda parcial con cf1 y mf1. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Toscas" del Río de La Plata, Olivos, ciudad de Buenos Aires, Argentina. Ensenadense.

Los taxones mencionados en la siguiente lista fueron nominados e incluidos en el género *Scelidotherium*, por este motivo se los trata en dicho taxón. Cabe mencionar estas especies deben ser consideradas Scelidotheriinae indet. (lámina 18 figs. 1, 2, 3 y 4).

Scelidotherium floweri (ver Ameghino, 1881: 307)

Scelidotherium bellulum (ver Ameghino, 1886: 181-182)

Scelidotherium laevidens (ver Moreno y Mercerat, 1890: 228-229)

Scelidotherium parodii puelchense (ver Rusconi, 1928: 83-84)

Scelidotherium floweri Ameghino, 1881

Tipo. MLP 3-761, porción posterior de hemimandíbula izquierda sólo preserva el mf2 y mf3 (lámina 18 fig. 1).

Localidad tipo. Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Comentarios. Ameghino (1889) mencionó que fundó esta especie sobre ...“*una rama horizontal de la mandíbula inferior y un maxilar superior, ambas piezas con casi toda la dentadura, provenientes de un individuo adulto.*”. Lamentablemente sólo fue hallada la hemimandíbula como parte del material tipo. Hoffstetter (1952) mencionó que esta es una especie mal conocida, a su vez Lydekker (1894) y McDonald (1987) sugirieron que es un sinónimo de *S. leptcephalum*, sin embargo, no aportan mencionan la justificación de dicha sinonimia.

Según la presente revisión realizada esta especie es declarada como *nomen dubium*.

En cuanto a la edad de los sedimentos portadores del material y según Ameghino (1889) proceden “Piso Belgranense” de la “formación pampeana”.

Scelidotherium bellulum Ameghino, 1886

Tipo. Según Ameghino (1889) el tipo corresponde a un al último diente de la serie dentaria superior.

Localidad tipo. Barrancas de los alrededores de la ciudad de Paraná, provincia de Entre Ríos, Argentina.

Comentarios. Ameghino (1889) figuró y describió el espécimen (plancha XI fig. 13 y 13a). En el MACN se encuentra un molde del material tipo (MACN A 1583). De acuerdo a McDonald (1987: 184) este taxón es un sinónimo junior de *S. leptcephalum*. En sección es más subcilíndrico que el homólogo de *S. leptcephalum* y presenta un leve surco longitudinal.

Ameghino (1886) dudo sobre la incorporación de esta especie en el género *Scelidotherium*, esto se ve en la grafía de su asignación: "? *Scelidotherium bellulum*" Ameghino (1886). De acuerdo a la revisión efectuada se declara a esta especie como *nomen vanum* ya que el material es pobre y sus caracteres no son suficientes para una diagnosis.

Teniendo en cuenta lo fragmentario del material tipo y de acuerdo a esta revisión, no se acepta la hipótesis propuesta por McDonald (1987) sobre la probable sinonimia de este taxón con *S. leptcephalum*.

Scelidotherium laevidens Moreno y Mercerat, 1891

Tipo. MLP 3-440, hemimandíbula izquierda preserva el cf1-mf1 (lámina 18 fig. 2).

Localidad tipo. Provincia de Catamarca, Argentina, Pleistoceno.

Comentarios. Desde que Moreno y Mercerat (1891) fundaron esta especie no se han referido materiales a la especie. El material tipo es muy fragmentario y poco diagnóstico. Ameghino (1898) incluyó esta especie en *Scelidodon*.

De acuerdo a la revisión efectuada se considera a esta especie como *nomen vanum*. Hasta el momento no existen nuevos registros de scelidoterinos cuaternarios en la provincia de Catamarca (ver Miño-Boilini y Carlini, 2009).

Scelidotherium parodii puelchense Rusconi, 1928

Tipo. PVL 902, Mf4 derecho (lámina 18 fig. 4).

Localidad tipo. Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Comentarios. Esta especie fue erigida por Rusconi en 1928, procedente del "Puelchense" de la provincia de Buenos Aires. Según este autor el material tipo corresponde a "M3 derecho", aunque en realidad pertenece el último diente de

la serie dentaria derecha es decir a un Mf4. En sección es triangular con un leve surco vestibular y otro surco lingual ambos verticales.

A partir de la revisión efectuada esta especie debe ser considerada *nomen vanum*.

A continuación se menciona dos taxones terciarios de Argentina nominados e incluidos en *Scelidotherium* (ver Moreno, 1888).

Scelidotherium australis Moreno, 1888 y ***Scelidotherium elegans*** Moreno, 1888

Estas especies no fueron tratadas por McDonald (1987) en su revisión. Moreno en 1888 erigió dos nuevas especies de scelidoterinos: *Scelidotherium australis* y *Scelidotherium elegans* ambos procedentes del Plioceno, de los que, según Mones (1986) los tipos de están extraviados, y deberían estar depositadas en el MLP. Por lo tanto ambos taxones corresponden al Neógeno de Argentina, más precisamente de la localidad de Monte Hermoso, Buenos Aires, Moreno (1888) sólo realizó una breve mención de estos taxones sin mayores detalles.

Scelidotherium australis Moreno, 1888

Diagnosis. De acuerdo a Moreno (1888: 11): "*Estos edentados han sido abundantes en la region que hoy se llama Monte Hermoso. Posee el museo tres especies, de una de las cuales, el Sc. australis, hay gran parte del esqueleto. Ha tenido una talla igual á la mitad de la del Sc. leptcephalum.*"

Tipo. Extraviado según Mones (1986).

Localidad tipo. Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina (aunque no especifica nivel).

Scelidotherium elegans Moreno, 1888

Diagnosis. De acuerdo a Moreno (1888: 11): "*Especie fundada sobre un fragmento de mandíbula inferior con sus cuatro muelas que indica un animal de formas mas esbeltas y una tercera parte mas pequeña que Sc. australis. La mandíbula es mas alargada y el cuerpo mas angosto; sus muelas son más*

angostas igualmente en proporción y más cortas y fuertes que en el Sc. australis."

Tipo. Extraviado según Mones (1986).

Localidad tipo. Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina (aunque no especifica nivel).

Lamentablemente no fueron localizados los materiales tipo de estos taxones. Por el momento y hasta no contar con mayor evidencia ambas especies podrían ser consideradas *nomen dubium*.

Género "**Scelidodon**" Ameghino, 1881

Catonyx McDonald, 1987 en *partim*.

Diagnosis enmendada. Escelidoterino de gran talla. Cráneo alargado, proporcionalmente más alto. La región fronto-nasal abovedada transversalmente, con la cámara nasal abultada. En vista anterior, la abertura nasal es de contorno circular o subcircular. Premaxilares menos desarrollados que en *Scelidotherium*, aguzados en su unión sagital. Aparato hioideo más masivo. Longitud de la región predentada es igual o menor a la de la serie dentaria del maxilar. Los Mf1-Mf3 en vista oclusal son más triangulares con surco lingual. Mandíbula robusta, rama horizontal alta, borde ventral marcadamente convexo. Sínfisis mandibular fuertemente dorsal. Quilla mandibular muy evidente. Húmero con diáfisis más robusta, tubérculo deltoideo más evidente. Pie anterior con dedo I desarrollado con falange ungueal envainada. Fémur con cóndilos distales en posición horizontal, cabeza del fémur se posiciona en línea vertical sobre el cóndilo medio, margen lateral más recto. Fíbula, con extremo distal más expandido en sentido dorso-ventral. Calcáneo robusto, en vista tibial con faceta sustentacular continua con el cuboides al igual que *C. cuvieri* y *V. bucklandi*.

Especie tipo. *Scelidodon copei* Ameghino, 1881 (MACN 1158-A) (lámina 23).

Localidad tipo y edad. De acuerdo a Ameghino (1881) Mercedes cerca del puente viejo, provincia de Buenos Aires. "Pampeano".

Especies referidas. "*Scelidodon*" *tarijensis* (Gervais y Ameghino, 1880) y "*Scelidodon*" *chiliensis* (Lydekker, 1886).

Descripción. El material tipo *Scelidodon copei* (MACN 1158-A) (lámina 23) corresponde a un fragmento de maxilar, sólo preserva el Mf1, el Mf2 está roto, los otros dientes faltantes sólo se presentan los alvéolos.

Comentarios. La grafía original fue *Scelidoodon copei* (Ameghino, 1881). El material tipo MACN 1158-A fue figurado por Ameghino en 1889 (plancha XLII

fig. 6-6a-6b) en la figura 6b reproduce el Cf1, aunque el propio Ameghino (1889) reconoció que este diente no se preservó. El material es acompañado por una etiqueta algo deteriorada que dice *Scelidoodon*. Esto indica que corresponde al material que fue estudiado por Ameghino en 1881.

Ameghino (1881) brindó la siguiente diagnosis:.. "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".

Lydekker (1894: 89) realizó un breve comentario sobre el material tipo de *Scelidodon copei*:..."es imposible determinar á qué especie pertenece verdaderamente." Tiempo después Ameghino (1895-1920: 763-765) responde en cierta medida a Lydekker, Ameghino dice: "No obstante, las tres figuras que he publicado de esta pieza dan una idea bastante clara del objeto. Sobre todo la figura 6 b, que muestra hacia abajo el contorno del primer molar de una forma casi igual a la de *Scelidodon patrius*, el segundo molar completo, el tercero y el cuarto incompletos...".

Ameghino (1881) cuando erige *Scelidodon copei* menciona que la localidad de procedencia es: "Localidad de Mercedes cerca del puente viejo". Luego Ameghino (1889) menciona que ha recogidos restos de esta especie en el fondo del Río de la Plata. Teniendo en cuenta que la vez primera que Ameghino menciona este taxón cita como procedencia de Mercedes, está claro que es la localidad tipo. La antigüedad estimada para esta localidad corresponde al Bonaerense (Soibelzon *et al.*, 2005).

McDonald (1987) revisó el material tipo de *Scelidodon copei* y sostiene que este podría corresponder en realidad a *Scelidotherium*. Lydekker (1894) y McDonald (1987) mencionan que el estado del tipo es muy fragmentario, impide una asignación taxonómica precisa, de acuerdo a la revisión aquí realizada por el momento sólo se puede asignar a Scelidotheriinae indet. En síntesis, McDonald (1987: 212) propone la siguiente hipótesis *Scelidodon* es un sinónimo junior de *Scelidotherium* y *Scelidodon copei* es *nomen dubium*.

De acuerdo a la revisión realizada y al estado muy fragmentario del material tipo, es conveniente considerar a *Scelidodon copei* como *nomen vanum* (*sensu* Mones, 1989; ver además **capítulo Discusión de los resultados**).

5.4.3. "*Scelidodon*" *tarijensis* (Gervais y Ameghino, 1880)

Láminas 24; 25; 26; 27; 28; 29; 30; 31; 32; 41 y 42.

Sinonimia

Scelidothorium tarijensis Gervais y Ameghino, 1880: 148-149.

Scelidothorium capellini Gervais y Ameghino, 1880: 148-151.

Scelidothorium magnum Bravard, 1857: 16 (*nomen nudum*).

Scelidothorium magnum Burmeister, 1886: 103-110.

Scelidothorium capellini = *tarijensis*? Nordenskiöld, 1902: 265.

Scelidothorium capellini Sefve, 1915a: 12.

Catonyx tarijensis McDonald, 1987: 205.

Catonyx tarijensis McDonald y Perea, 2002: 677.

Tipo. MNHN TAR 1260, cráneo y mandíbula parciales asociados (lámina 24).

Localidad tipo. Departamento de Tarija, Bolivia.

Diagnos enmendada. Especie más grande del género, cráneo con cresta sagital muy desarrollada, Cf1 con lóbulo lingual bien desarrollado. Paladar con una ranura que corre paralelo a las series dentarias. A nivel mandibular, el cf1 con lóbulo labial. Húmero con tuberosidad deltoidea muy desarrollada, diáfisis más robusta. Fémur presenta en el margen lateral una leve curva a nivel de la diáfisis. Índice de hipsodoncia = 76 (ver tabla 14).

Comentarios. Esta especie fue originalmente incluida en *Scelidothorium* (Gervais y Ameghino, 1880: 148). Como fue mencionado en párrafos anteriores, la vez primera que fue figurado el material tipo fue por Gervais (1855). El holotipo fue coleccionado por Weddell (Gervais y Ameghino, 1880). Gervais y Ameghino (1880) transcriben lo que ellos interpretan como caracteres diagnósticos, lo que fue mencionado previamente por Gervais en

1855 a:..."Es de tamaño mayor, las crestas occipital y sagital son más acusadas, sus suturas son menos aparentes, y la mandíbula inferior es particularmente notable por la grande elevación de su parte externa, como también por la curva mucho más considerable de su borde inferior correspondiente a la región dentaria".

La procedencia geográfica y estratigráfica es poco precisa (Miño-Boilini y Carlini, 2007), ya que sólo se sabe que procede del valle de Tarija, Bolivia. La edad estimada para estas sedimentitas es discutida, de acuerdo a MacFadden *et al.* (1983) fue fechada en 1 a 0,7 Ma AP. Más recientemente, Coltorti *et al.* (2007) realizaron varias dataciones de ^{14}C , y los resultados obtenidos por estos autores es 44000 a 21000 años AP. Más recientemente, y de acuerdo a Tonni *et al.* (2009) dentro de la asociación faunística hallada en Tarija, y principalmente la de mamíferos fósiles, no presenta taxones exclusivos del Piso/Edad Ensenadense. En síntesis, desde el punto de vista bioestratigráfico, la secuencia en el valle de Tarija, correspondería al lapso Ensenadense - Lujanense (Tonni *et al.*, 2009).

Descripción del tipo (lámina 24). El material tipo de "*Scelidodon*" *tarijensis* está compuesto por cráneo y mandíbula parciales, estos están asociados (MNHN TAR 1260), esto dificulta realizar descripciones detalladas. Como fue mencionado por Gervais y Ameghino (1880) no son evidentes las suturas, lo que indica que el espécimen corresponde a un individuo adulto.

En vista dorsal, las crestas parasagiales se unen y forman una cresta sagital muy desarrollada, a su vez la cresta supraoccipital es muy desarrollada, no se preservó los frontales. Presenta un leve estrechamiento postorbital. Se observa levemente la sutura que separa los parietales con los frontales, dicha sutura se encuentra por detrás de de la porción anterior del proceso cigomático del escamoso. Se observa que la cresta occipital y protuberancia externa del occipital son bien desarrolladas.

En vista lateral, se observa que la apófisis del cigomático es robusta, el lagrimal presenta un vestigio de la sutura con el frontal.

En vista anterior, el contorno formando por los nasales, frontales y paladar, es levemente subcircular.

En vista occipital, se observa el gran desarrollo del paraoccipital, el *foramen magnum* es de contorno subcircular.

La mandíbula en vista lateral izquierda, es robusta, el cuerpo mandibular horizontal es alto, presenta una curvatura ventral convexa, no preservó la rama mandibular anterior, ni la porción del angular del dentario. Se observa que el cóndilo mandibular se encuentra levemente por encima de la superficie oclusal de la serie dentaria.

Tipo de los sinónimos, procedencia y comentarios

Scelidotherium magnum Bravard, 1857

Comentarios. Esta especie fue erigida por Bravard en 1857, aunque sólo fue mencionada en un listado dado por este mismo autor, sin mencionar mayores detalles (e.g.: cuál es el material tipo, no realizó ninguna descripción). Por lo tanto esto condujo a Ameghino (1889) a mencionar que *Scelidotherium magnum* es un *nomen duda*. Además Ameghino (1889) comenta que esta especie fue conocida por Burmeister, quien fue el que ilustró unos especímenes (Burmeister, 1886), que los asignó a *Scelidotherium magnum* (ver Burmeister, 1886, plancha XIV figura 5 y plancha XV figura 1, 3, 4, 7, 12), que de acuerdo a Ameghino (1889) corresponde en realidad a *Scelidotherium capellini*, esto es mencionado por Ameghino (1889): "...pues los mismos dibujos publicados por el doctor Burmeister bajo el nombre de Scelidotherium magnum, que es el Scelidotherium capellini, comparados con el dibujo del cráneo del Scelidotherium de Tarija dado por Gervais...".

Ameghino (1889) reproduce algunos de los dibujos realizados anteriormente por Burmeister en 1886, y los reasignó a dichos materiales a *Scelidotherium capellini* (plancha XLIII figura 1, cráneo y mandíbula) y en la leyenda de lámina, a su vez Ameghino menciona que ese es el material que Burmeister publicó como *Scelidotherium magnum*.

Además, Ameghino (1889), en la plancha XLIV figura 5 y 5a realizó un detalle de la serie dentaria del cráneo antes figurado. Aquí además menciona que el espécimen procede del "*Plioceno inferior de Buenos Aires, piso Ensenadense*".

De acuerdo a la revisión realizada, el cráneo y mandíbula que fue figurado por Ameghino (1889, plancha XLIII figura 1) y asignado según este autor a *Scelidodon capellini*, correspondan a los siguientes materiales MACN 994 (cráneo) y MACN 1041 (mandíbula) (ver Kraglievich, 1923: 338; Miño-Boilini y Carlini, 2009: 97). A su vez *Scelidotherium magnum* Bravard, 1857 debe ser considerado *nomen nudum*, teniendo en cuenta que Bravard (1857) sólo la mencionó en una lista de especies procedentes de Buenos Aires, sin designar material tipo, ni descripción o ilustración alguna.

Scelidotherium capellini

Tipo. MNHP PAM 231: hemimandíbula parcial izquierda con todos los dientes (lámina 25).

Localidad tipo. Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Comentarios. Esta especie originalmente fue incluida en *Scelidotherium* (Gervais y Ameghino, 1880: 149). Gervais y Ameghino (1880) proveen poca información sobre la procedencia del material tipo, sólo mencionan: "*encontrada en la provincia de Buenos Aires por el señor Seguin*". Gervais y Ameghino (1880) mencionó una serie de caracteres morfológicos, que de acuerdo a la revisión efectuada no son diagnósticos. Ameghino (1889, plancha XLVIII fig. 3) figuró un cráneo que lo asignó a *Scelidodon capellini*, lamentablemente el material no ha sido hallado en ninguna de las colecciones estudiadas de la Argentina. Por lo tanto la hipótesis propuesta inicialmente por Hoffstetter (1963), y McDonald y Perea (2002) sobre la sinonimia de este taxón con "*Sc.*" *tarijensis* es aceptada.

Materiales asignados a "*Scelidodon*" tarijensis en este trabajo de tesis

Argentina

FCS 96.115/1/2: cráneo, mandíbula, parciales; húmero derecho, radio, fémur, tibia, fíbula, astrágalo, calcáneo y Mc V. Procedencia geográfica y estratigráfica: Olavarría, Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno. Comentarios. El material procede de Sierra Chica, a una profundidad de 2,5 a 3 m.

MACN 18223: cráneo y mandíbula asociados, envueltos en el sedimento. Procedencia geográfica y estratigráfica: San Nicolás, Buenos Aires, Argentina. "Pampeano superior". Comentarios: según ficha del MACN este espécimen fue extraído por personal del museo a mediados de 1970, a un costado de la ruta 9 al llegar a San Nicolás.

MMP 1267: cráneo completo, mandíbula casi completa, húmero, ulna, radio todos derechos en buen estado de preservación. Procedencia geográfica y estratigráfica: Norte de la ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno medio? (Bonaerense), a 6 m de profundidad. Comentarios: este espécimen fue estudiado por McDonald (1987) bajo la numeración MMP 1266, este autor refiere el material a la Fm. Miramar (Ensenadense). De acuerdo a Federico Islas (com. pers. 2008) a 6 m de profundidad dichos niveles corresponden al Piso/Edad Bonaerense, el Ensenadense se encuentra a unos 10 m de profundidad (ver además Miño-Boilini y Carlini, 2009).

MMP 3989: porción posterior de cráneo. Procedencia geográfica y estratigráfica: ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Piso/Edad Ensenadense. Comentarios. El material procede los niveles de donde proviene un espécimen asignado a *Glyptodon munizi*, de acuerdo a Soibelzon *et al.* (2006 a) este taxón está restringido al Ensenadense (ver además Miño-Boilini y Carlini, 2009).

MACN 994: cráneo muy restaurado. Procedencia geográfica y estratigráfica: cauce del Río de La Plata, Olivos, provincia de Buenos Aires, Pleistoceno temprano a medio, Argentina. (Ensenadense). Comentarios: este espécimen fue colectado por Enrique De Carles, y probablemente figurado por Ameghino (1889, plancha XLVIII fig. 3).

MACN 995: cráneo y hemimandíbula derecha, algo restaurados de un individuo juvenil. Procedencia geográfica y estratigráfica: Cauce del Río de La Plata, Olivos, provincia de Buenos Aires, Argentina. Ensenadense.

Comentarios: el cráneo fue figurado por Burmeister (1886, plancha XV fig.3) asignado a *Scelidotherium magnum*, posteriormente Ameghino (1889) y Kraglievich (1923) interpretan que estos materiales deben ser asignados a *Scelidodon capellini*.

MACN 1041: hemimandíbula parcial derecha con toda la serie dentaria. Procedencia geográfica y estratigráfica: Cauce del Río de La Plata, Olivos, provincia de Buenos Aires, Argentina. Ensenadense. Comentarios: este espécimen fue colectado por Enrique De Carles.

MACN 8635: porción posterior de cráneo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Malacara, provincia de Buenos Aires. Ensenadense?.

MACN 10159: mandíbula parcial con toda la serie dentaria, húmero izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Florida, FCCA. de un pozo de una vivienda (Sr. F. Martínez), provincia de Buenos Aires, Argentina. Ensenadense.

MPHP 090: hemimandíbula izquierda parcial con el cf1 y mf3. Procedencia geográfica y estratigráfica: Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina. Ensenadense?.

MPHP 091: hemimandíbula izquierda parcial con toda la serie dentaria. Procedencia geográfica y estratigráfica: frente al vivero "Florentino Ameghino", Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina. Ensenadense?.

PIMUZ AV 0512: cráneo parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: arroyo Maciel, provincia de Buenos Aires. "Pampeano intermedio".

CTES-PZ 7151: cráneo completo a excepción de los arcos zigomáticos y los premaxilares. Procedencia geográfica y estratigráfica: Lavalle, Corrientes, Argentina. Fm. Toropí, Lujanense. Comentarios. Este espécimen fue mencionado por Carlini *et al.* (2005) como una posible nueva especie.

MLP 89-XII-6-5: fémur izquierdo, tibia, fíbula, astrágalo y navicular. Procedencia geográfica y estratigráfica: Guachipas, Pampa Grande, Salta, Argentina. Pleistoceno.

MLP 3-403: hemimandíbula izquierda parcial con todos los dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: provincia de Buenos Aires, Pleistoceno.

MLP 3-427: hemimandíbula izquierda parcial sólo preserva el mf1. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Pampeano superior".

MLP 3-428: hemimandíbula izquierda parcial con toda la serie dentaria. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Pampeano".

MD-97-23: cráneo parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: yacimiento de Playa del Barco, Pehuen Co, Buenos Aires, Argentina. Comentarios. De acuerdo a un reciente trabajo realizado por Tomassini *et al.* (2010) este material proviene de un conglomerado de antigüedad probablemente Bonaerense-Lujanense.

MMP 1143: hemimandíbula izquierda parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: frente al vivero Bloemendal, camino a Necochea, provincia de Buenos Aires. Pleistoceno.

MACN 9653: hemimandíbula izquierda parcial preserva todos los dientes. Procedencia geográfica y estratigráfica: barrancas del río Quequén Salado, cerca Paso del Médano, arenas fluviales, provincia de Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío (Bonaerense-Lujanense).

MLP 3-479: húmero, escápula y ulna. Procedencia geográfica y estratigráfica: "Pampeano inferior".

Bolivia

MNPA-V 005769: cráneo y mandíbula, comprimido en sentido dorsoventral por la presión litostática; MNPA-V 005750 (ex MUT-V 32): cráneo y mandíbula; MNPA-V s/n (ex MUT 166): cráneo y mandíbula asociado; MNPA-V 005766 (ex MUT 298): cráneo y mandíbula parcial; MNPA-V s/n (ex MUT 299): cráneo parcial; MNPA-V s/n (ex MUT 368): mandíbula parcial; MNPA-V s/n (ex MUT 446): mandíbula parcial, con todos los dientes; MNPA-V s/n (ex MUT 447): hemimandíbula parcial con todos los dientes; MNPA-V s/n (ex MUT 448): hemimandíbula parcial con los mf1-3; MNPA-V s/n (ex MUT 449): hemimandíbula parcial con todos los dientes; MNPA-V s/n (ex MUT 007): mandíbula parcial, con todos los dientes; MNPA-V s/n (ex MUT 828): cráneo parcial; MNPA-V s/n (ex MUT 451): mandíbula parcial con todos los dientes (excepto el mf2 derecho) juvenil; MNPA-V s/n ? MUT 338: porción de hemimandíbula con los cf1, mf1-2; MNPA-V s/n MUT 450: porción de hemimandíbula con los mf1-2; FMNH P 13733: cráneo parcial; NRM-M 4678: porción anterior de hemimandíbula derecha con el cf1 y mf1; NRM-M 4731: hemimandíbula izquierda con todos los dientes; NRM-M 4444: cráneo y mandíbula. Procedencia geográfica y estratigráfica: todos los especímenes provienen del valle de Tarija, Pleistoceno.

MACN 1138: porción posterior de cráneo; MACN 1137: hemimandíbula derecha parcial, MACN 1139: fémur izquierdo parcialmente restaurado
Procedencia geográfica y estratigráfica: todos los especímenes provienen del valle de Tarija, Pleistoceno, y fueron coleccionados por Enrique De Carles.

FMNH P 13646: mandíbula parcial; FMNH P 13741: dientes aislados y vertebras aisladas. Procedencia geográfica y estratigráfica: Turamoyo, Tarija, Pleistoceno.

FMNH P 14243: cráneo y mandíbula, porciones del poscráneo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Padcaya, Tarija, Pleistoceno.

FMNH P 14238: cráneo, mandíbula, escápula izquierda, húmeros derecho e izquierdo, ulna y radio, fémur izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: valle de Tarija, Bolivia, Pleistoceno. Comentarios. Este espécimen fue asignado por Miño-Boilini *et al.* (2009) a "*Sc.*" *chiliensis*, en realidad corresponde a "*Sc.*" *tarijensis*.

MACN 205: esqueleto casi completo, cráneo y mandíbula muy restaurados y otros huesos, no se sabe con certeza si corresponden al mismo individuo. Procedencia geográfica y estratigráfica: valle de Tarija, Pleistoceno. Legado: Enrique De Carles.

Uruguay

FC-DPV-805: cráneo y porciones de mandíbula parcial, en muy mal estado de preservación. Procedencia geográfica y estratigráfica: Puerto Arazatí, Departamento San José, Uruguay. Ensenadense?.

Material asignado a cf. "*Sc.*" *tarijensis* en este trabajo de tesis

MNPA-V 005752: miembro anterior izquierdo completo, escápula, húmero, ulna, radio, mano; MNPA-V 1086: porción de hemimandíbula con los mf2-3.
Procedencia geográfica y estratigráfica: valle de Tarija, Bolivia. Pleistoceno.

5.4.4. "Scelidodon" chiliensis (Lydekker, 1886)

Láminas 33; 34 y 35 fig. 1.

Sinonimia

Scelidothorium chilense Lydekker, 1886: 496-497.

Scelidothorium chilense Ameghino, 1889: 731.

Scelidothorium ? bolivianum Phillipi, 1893: 93-94.

Scelidothorium bolivianum Sefve, 1915b: 61.

Scelidothorium sp. Hoffstetter, 1948.

Scelidothorium (? *Scelidodon*) *reyesi* Hoffstetter, 1952: 106-113.

Catonyx chilense McDonald, 1987: 223.

Catonyx chilense McDonald y Perea, 2002: 679.

Scelidodon chilense Miño-Boilini *et al.* (2009: 375).

Lectotipo. BM(NH) M 2819: cráneo parcial sin dientes (ver Pujos, 2000: 199) (lámina 33).

Localidad tipo y edad. Tamarugal, Distrito de Tarapacá, Chile. Pleistoceno tardío.

Diagnos enmendada. Las diferencias con "*Sc.*" *tarijensis* son sutiles. Tamaño un 30% más pequeño que "*Sc.*" *tarijensis*. Dientes más subelípticos en sección, no presentan surcos linguales verticales. Sutura del parietal, frontal y escamoso es rectilínea. Sínfisis mandibular es más dorsal que la de "*Sc.*" *tarijensis*, ángulo mandibular más aguzado que el homólogo de *Sc.*" *tarijensis*. Húmero con tuberosidad deltoidea menos masiva, más cóncava que el homólogo de "*Sc.*" *tarijensis*. Fémur con margen lateral más rectilíneo que el homólogo de *Sc.*" *tarijensis*. Posible presencia de osículos dérmicos. Índice de hipsodoncia = 62 (ver tabla 14).

Comentario. Lydekker (1886) figuró el cráneo correspondiente al lectotipo en la plancha XLVIII (BM(NH) M 2819) y una porción anterior de mandíbula plancha XLIX fig. 2 (BM(NH) M 2821). Según Lydekker (1886: 496) el material consta de: "*The form to which I propose to apply the above name is represented by a series of specimens purchased during the present year by the British Museum, from a gentleman residing at Lima, which were obtained from the Pleistocene of*

Tamarugal, in the district of Tarapaca in Chili. The specimens comprise three more or less imperfect crania, the anterior portion of a mandible, and a considerable number of vertebrae and limb-bones. All that I have to say in regard to the limb-bones is, that the astragalus is intermediate in structure between that of S. leptcephalum and that of S. bravardi, and that the humerus has a well-defined entepicondylar foramen".

En cuanto a la edad de la localidad tipo, si bien no existen dataciones absolutas, de acuerdo a Casamiquela (1970) la edad estimada es Pleistoceno tardío-Holoceno, entre 20 a 30 ka AP.

Guth (1961: 127, fig. 109) describió e ilustró en detalle la región timpánica de este cráneo tipo.

Descripción del tipo. En el cráneo del lectotipo BM(NH) M 2819 (lámina 33) se observa las suturas de los diferentes huesos, lo que indica que corresponde a un individuo adulto joven. En vista anterior, los nasales, frontales, maxilar y palatal son de contorno en subcircular.

En vista dorsal, posee una forma tubular, las suturas parasagiales no forman una cresta sagital, se observa aún las suturas de los parietales, frontales, nasales, el estrechamiento postorbital es muy leve, por lo tanto el cráneo es más tubular. La sutura que separa los parietales de los frontales se posiciona por detrás del proceso cigomático del escamoso. La cresta occipital levemente desarrollada. Los nasales se articulan con los frontales en forma de "cuña". La porción más anterior de los nasales no se preservaron. La sutura del maxilar con el nasal en levemente convexa. El lagrimal no está en contacto con el nasal, separados por el maxilar.

En vista lateral, se observa que la sutura entre parietal-frontal y escamoso es horizontal aunque su porción anterior es levemente dorsal. El lagrimal es de contorno triangular. El foramen lagrimal es muy desarrollado. Se observa que el cóndilo occipital se encuentra en posición más ventral. No se preservó la porción distal del pterigoides. Existe una leve depresión a nivel de la región posterior de los frontales y región anterior de los parietales.

En vista ventral, el proceso mastoideo y proceso paraoccipital se encuentran separados por un canal. El foramen cóndilar del occipital es de contorno circular. Escaso desarrollo de la fosa glenoidea. El proceso cigomático del maxilar se encuentra entre los Mf2-Mf3.

En cuanto a los dientes, sólo presenta sus alvéolos, en sección el Cf1, Mf1, Mf2 y Mf3 son levemente subelípticos. El Mf4 en sección es subtriangular, presenta un surco longitudinal en borde labial.

Tipo de los sinónimos, procedencia y comentarios

***Scelidotherium bolivianum* Phillipi, 1893**

Tipo. SGO-PV 188: porción posterior de cráneo (lámina 35 figs. 4, 5 y 6).

Localidad tipo y edad. En cercanías del río Desaguadero, Ulloma, a 3800 m.s.n.m provincia de La Paz, Bolivia. Pleistoceno tardío (Lujanense).

Comentarios. Este taxón fue estudiado por McDonald (1987) y Marshall y Salinas (1991), de acuerdo a la revisión realizada se acepta la hipótesis propuesta por estos autores sobre la sinonimia de este taxón con "*Scelidodon*" *chiliensis*.

***Scelidotherium* (? *Scelidodon*) *reyesi* Hoffstetter, 1952**

Tipo. EPN-V 137: hemimandíbula parcial izquierda con los cf1, mf1, mf2 y mf3 parcial.

Localidad tipo y edad. La Carolina, Departamento Las Guayas, Ecuador. Pleistoceno superior.

Comentarios. Este taxón fue estudiado por McDonald (1987) y Pujos (2000), de acuerdo a la revisión realizada se acepta la hipótesis propuesta por ellos sobre la sinonimia de este taxón con "*Scelidodon*" *chiliensis*.

Materiales asignados a "*Scelidodon*" *chiliensis* en este trabajo de tesis

Argentina

MHIN-UNSL-GEO V 199: cráneo parcial en buen estado de preservación, sólo preserva el Cf1 derecho. Procedencia geográfica y estratigráfica: Pasos Malos,

Merlo, provincia de San Luis, Argentina. Fm. Uspara, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Lujanense). Comentarios. Este espécimen fue asignado e ilustrado por Chiesa (2008: fig. 8) a *Scelidotherium leptcephalum*.

Chile

MNHN (Chile) 6-VI-68-1: fémur derecho. Procedencia geográfica y estratigráfica: Tamarugal, provincia de Tarapacá, Chile. Pleistoceno tardío. Comentarios. Este espécimen proviene de la misma localidad del lectotipo de "*Sc.*" *chiliensis*.

MNHN (Chile) 10-VIII-67: fémur derecho parcial, astrágalo derecho, calcáneo derecho. Procedencia geográfica y estratigráfica: Comuna de Conchalí, La Palmilla, suburbios de Santiago, Chile. Pleistoceno tardío. Comentarios. Este espécimen fue mencionado por Casamiquela (1967), sin embargo, este autor indica otros partes del esqueleto, actualmente están en muy mal estado de preservación y algunos extraviados.

MNHN (Chile) 64-I-91: diáfisis distal de fémur izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: San Bernardo, Santiago, Chile. Pleistoceno tardío.

Ecuador

AMNH 96236: hemimandíbula derecha con todos los dientes, de un individuo juvenil; AMNH 96234: maxilar derecho parcial con todos los dientes, de un individuo juvenil; AMNH 96235: maxilar derecho parcial con Cf1-Mf1; AMNH 96237: maxilar derecho parcial con Cf1-Mf1-2; AMNH 96238: maxilar parcial con todos los dientes, de un individuo juvenil; AMNH 96240: hemimandíbula izquierda parcial con cf1, mf1-3; AMNH 96241: hemimandíbula derecha parcial con mf2-3, de un individuo juvenil. Procedencia geográfica y estratigráfica: todos proceden de Salinas, Ecuador. Pleistoceno.

ROM 2089: cráneo parcial; ROM 3846: hemimandíbula derecha parcial con todos los dientes; ROM 4571: hemimandíbula derecha parcial; ROM 4572: cráneo parcial. ROM 5375: húmero izquierdo; EPN-V 136: hemimandíbula

derecha parcial; EPN-V 141: húmero izquierdo; EPN-V 858: maxilar izquierdo de un individuo juvenil con todos los dientes; EPN-V 859: maxilar derecho con los dientes; EPN-V 861: hemimandíbula derecha parcial con cf1, mf1-3; EPN-V 863: maxilar parcial con Cf1-Mf1-2. Procedencia geográfica y estratigráfica: todos proceden de La Carolina, Departamento Guayas, Ecuador. Pleistoceno tardío.

Género **Valgipes** Gervais, 1873

Esta lista sinonímica fue tomada y modificada de Cartelle *et al.* (2009):

Myrmecophaga Linnaeus: Lund, 1839 a: 571 (*nomen nudum*).

Megalonyx Harlan: Lund, 1839 b: 219 (*partim*).

Platyonyx Lund, 1840: 311.

Scelidotherium Owen: Lund, 1846: 62 (*partim*).

Ocnopus Reinhardt, 1875: 234 (*partim*).

Scelidodon Ameghino, 1881: 307 (*nomen nudum*).

Catonyx Ameghino: Winge, 1915: 144.

Scelidotherium Owen: Hoffstetter, 1954: 748 (*partim*).

Especie tipo. *Valgipes deformis* Gervais, 1873. MNHN 7384: calcáneo parcial derecho (lámina 36 figs. 1, 2 y 3).

Comentarios. Cabe mencionar que según Cartelle *et al.* (2009: 556) Gervais erigió *Valgipes* en 1874, sin embargo, fue en 1873 (ver Mones, 1986: 252). El material tipo de *Valgipes deformis* es el figurado por Gervais (1874 plancha V figs. 4-7) y por Hoffstetter (1954: 761).

Diagnos enmendada. La misma de la especie por monotipia.

5.4.5. *Valgipes bucklandi* (Lund, 1839) Gervais, 1874

Láminas 36; 37; 40 fig. 1 y 2.

Esta lista fue tomada y modificada de Cartelle *et al.* (2009):

Myrmecophaga gigantea Lund, 1839 a: 571 *nomen nudum*.

Megalonyx bucklandi Lund, 1839 b: 219.

Megalonyx gracilis Lund, 1839 b: 219 *nomen nudum*.

Platyonyx bucklandi (Lund): Lund, 1842b:196.

Scelidotherium bucklandi (Lund): Lund, 1846: 62.

Valgipes deformis Gervais, 1873: 32.

Ocnopus laurillardi (Lund): Reinhardt, 1875b: 219 *partim*.

Catonyx giganteus Winge, 1915: 144.

Scelidotherium (Parascalidodon) giganteum (Lund-Winge): Hoffstetter, 1952: 105 *partim*.

Scelidodon (Valgipes) cuvieri (Lund): Hoffstetter, 1952: 105 *partim*.

Scelidodon (Catonyx) cuvieri (Lund): Hoffstetter, 1954: 759 *partim*.

Ocnopus gracilis (Lund): Hoffstetter, 1954: 756.

Catonyx cuvieri (Lund): McDonald, 1987:205 *partim*.

Scelidodon piauiense Guérin y Faure, 2004: 41.

Tipo. De acuerdo con Cartelle *et al.* (2009) nunca se designó material tipo de esta especie, aunque Hoffstetter (1954) mencionó como posible tipo una hemimandíbula derecha figurada por Lund (1839 plancha X fig. 3).

Comentarios. De acuerdo a dicha lámina podría corresponder a ZMUC 526, esta hemimandíbula sólo presenta el mf3 parcial, además fue figurada por Winge (1915: plancha XXVIII fig. 2).

Descripción del tipo. La hemimandíbula derecha tipo ZMUC 526 (lámina 36 figs. 4 y 5), es grácil y baja, el borde ventral de la rama mandibular horizontal es recto. Presenta los alvéolos de cf1 en sección presenta una forma de "media luna", los mf1-2 presentan un surco longitudinal vestibular, el mf3 presenta un surco longitudinal vestibular, el lóbulo posterior es curvado hacia la cara lingual.

Localidad tipo y edad. Curvelo, Minas Gerais (Brasil), Pleistoceno.

Diagnosis enmendada. Cráneo, en vista dorsal es más triangular, carece de constricción postorbital, en vista posterior el contorno del occipital es más subtriangular, premaxilar muy corto, los Mf1-4 son más triangulares en sección, poseen surcos longitudinales en la cara lingual muy marcados. A nivel mandibular el borde ventral es casi recto, sínfisis mandibular carece de quilla mandibular, el foramen mental se encuentra ubicado en la rama mandibular horizontal más próximo al cf1 y no sobre la sínfisis mandibular. Extremidades anteriores y posteriores son más gráciles que los homólogos de *C. cuvieri*. Húmero con puente entepicondiliano casi en posición diagonal, cresta deltopectoral muy cóncava, diáfisis más grácil que el homólogo de *C. cuvieri*. Radio más rectilíneo que el homólogo de *C. cuvieri*. Tibia y fíbula fusionados proximal y distalmente. Mano, menor contacto del unciforme con el Mc III; las falanges de los dedos 2 y 3 de igual longitud. Fémur con los cóndilos medial y

lateral separados de tróclea patellar, son casi subiguales en ancho, cuello femoral más desarrollado. Presenta falanges ungueales en los dígitos II al IV. Es el único esclidoterino que el calcáneo está comprimido en sentido lateral-medial. Posee osículos dérmicos. Índice de hipsodoncia = 56 (ver tabla 14).

Comentarios. *Valgipes bucklandi* posee algunas características que no están presentes en otros esclidoterinos neógenos ni cuaternarios, por ejemplo la carilla articular del cóndilo medial y lateral están separados de la tróclea patellar, como ocurre en *Nothrotherium* Lydekker, 1889 (Stock, 1925: plancha 12 fig.1b) *Megalonyx* Harlan, 1825 (De Toledo, 1998: 54 fig. 11) y *Protomegalonyx* Kraglievich, 1925 (Brandoni, 2009: lámina 4 fig. 1-2-3). Además tibia y fíbula se encuentran fusionadas proximal y distalmente, carácter único entre los perezosos terrestre.

Materiales asignados a *Valgipes bucklandi* en este trabajo de tesis

MCL 4262: cráneo casi completo, hemimandíbula con porción de la sínfisis, posee los mf1-2 y osículos dérmicos. Procedencia geográfica y estratigráfica: Serra do Ramallo norte de Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno tardío.

MCL 4264: cráneo parcial, hemimandíbula derecha parcial, astrágalo derecho e izquierdo, calcáneos derecho e izquierdo, tibia y fíbula derecha. Procedencia geográfica y estratigráfica: Iraquara, Brasil. Pleistoceno tardío.

MCL 4293: cráneo parcial, hemimandíbula derecha parcial sólo preserva el mf3, vertebras varias, mano casi completa, fémur derecho, tibia y fíbula derecha, astrágalo derecho e izquierdo. MCL 4294: cráneo parcial, húmero izquierdo, escápula izquierda, radio izquierdo, fémur derecho, astrágalo y calcáneos derecho e izquierdo; MCL 4295: escápula parcial en mal estado de preservación. Procedencia geográfica y estratigráfica: Gruta Volta da Serra 3 Sao Jose das Missoes, Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno.

MCL 22426: cráneo parcial; MCL 22427: mandíbula casi completa; MCL 22428: cráneo parcial; MCL 22429: mandíbula casi completa con todos los dientes; MCL 22441: escápula parcial; MCL 22443: escápula parcial; MCL 22464: húmeros derecho e izquierdo, radio derecho, ulna derecha e izquierda, fémures derecho e izquierdo; MCL 22500: astrágalos derecho e izquierdo, calcáneo derecho de un individuo juvenil. Procedencia geográfica y estratigráfica: todos los materiales antes mencionados proceden de Brasil, Pleistoceno.

Género **Catonyx** Ameghino, 1891

Diagnosis enmendada. La misma de *C. cuvieri* por monotipia.

Especie tipo. *Platonyx brongniartii* Lund, 1842 ZMUC 831: cráneo parcial, posee casi toda la serie dentaria, fragmento de premaxilar (lámina 38).

Descripción del tipo de la especie tipo (lámina 38). El cráneo tipo (ZMUC 831) se encuentra altamente distorsionado debido al mal estado de preparación (e.g.: posee fragmentos de barras de hierro, restos de pegamento en las suturas de algunos de los huesos, etc.), lo que impide realizar descripciones anatómicas detalladas.

En vista ventral, se observa que la serie dentaria es convergente en sentido anterior. Se describe la serie dentaria izquierda ya que está en mejor estado de preservación. La longitud de la porción predentada es menor que la longitud de la serie dentaria. El Cf1 es de sección elíptica, el Mf1 presenta en la cara lingual un surco longitudinal muy desarrollado, es de sección triangular, Mf2 también presenta un surco longitudinal lingual aunque menos desarrollado, es de sección subtriangular, Mf3 es de sección subelíptica, el Mf4 es el más pequeño de serie dentaria, de sección triangular. El premaxilar posee un contorno de "V", sus ramas mediales se encuentran menos desarrolladas que las ramas laterales. La base del proceso cigomático del maxilar se extiende desde el Mf2 al Mf3.

En vista dorsal, la sutura del maxilar con el nasal es levemente convexa.

5.4.6. *Catonyx cuvieri* (Lund, 1839)

Láminas 38; 39; 40 figs. 3 y 4; 41 figs. 5 y 6.

Megalonyx cuvierii Lund, 1839a: 574.

Scelidothorium magnum Bravard-Burmeister, Winge, 1915: 173 *partim*.

Scelidodon (Catonyx) cuvieri (Lund, 1839) Hoffstetter, 1954: 748 *partim*.

Scelidodon wingei Kraglievich, Paula-Couto, 1953.

Sintipo. Fue figurado por Lund (1839 b): lámina 3 fig. 2-3, cf1 derecho ZMUC s/n, fig. 4-5, mf4 izquierdo ZMUC 384; porción posterior de mandíbula con los

alvéolos de mf2-3 ZMUC 382; lámina 4 fig. 1, fémur derecho ZMUC 342; fig. 2-3, astrágalo izquierdo ZMUC 191; calcáneo derecho fig. 4, ZMUC 189?; lámina 5 fig. 1, Mt V izquierdo ZMUC 199; fig. 2, Mc III izquierdo ZMUC s/n; fig. 3, dedo de la mano II izquierdo ZMUC s/n; fig. 4, falange II ZMUC s/n, fig. 5, Mc IV izquierdo ZMUC s/n; fig. 6, falange ungueal ZMUC s/n, lámina 6 fig. 1-2, radio izquierdo, fig. 3, tibia izquierda ZMUC s/n; fig. 4, fíbula izquierda ZMUC 201; lámina 7 fig. 1, Mt III derecho ZMUC s/n; Mt IV derecho, falange I dedo III derecho, falange I dedo IV izquierdo, lámina 8 fig.1, hemimandíbula izquierda sin dientes; fig. 2, atlas, lámina 9 fig. fig.1, vértebra dorsal, fig. 2, vertebras caudales primera, fig. 3 y 4, quinta y novena, fig. 5, costilla, lámina 10 fig. 1-2 rótula derecha ZMUC 194. No se sabe si corresponden al mismo espécimen.

Localidad tipo y edad. Lapa Grande de Genette, Minas Gerais, Brasil; Pleistoceno tardío.

Diagnosis enmendada. Talla similar a *V. bucklandi*. Cráneo más tubular que el homólogo de *V. bucklandi*. Mc III es más rectangular, y no cuadrangular con en los otros géneros pleistocenos. Húmero, carece de foramen entepicondilar. Mano, el trapecio no presenta superficie de articulación para el Mc I. Fémur es más cuadrangular y no tan rectangular como el de *V. bucklandi*. Índice de hipsodoncia = 50 (ver tabla 14).

Comentarios. De acuerdo a McDonald (1987) la especie tipo de *Catonyx* es *C. cuvieri*. Sin embargo, cuando Ameghino (1891) erigió *Catonyx* designó expresamente a *Platyonyx brongniartii* como especie tipo. Situación que no fue advertida por McDonald (1987) ni McDonald y Perea (2002). *Platyonyx brongniartii* es un sinónimo posterior de *C. cuvieri*, esta situación no lo invalida su condición de especie tipo.

La especie fue incluida originalmente como *Megalonyx cuvieri* Lund (1839 a: 574) (= *Catonyx cuvieri*), Lund (1839 a) no designó material tipo. Lund (1839 b) figuró en su contribución (1839b, láminas 3-10), lo que podría corresponder al material tipo, por el momento no se puede precisar si el tipo

corresponde a un sólo espécimen o a varios individuos. Por no poseer certeza sobre si los materiales figurados corresponden al material tipo, se describió el tipo de la especie tipo es decir *Platyonyx brongniartii* Lund, 1842 ZMUC 831: cráneo parcial, posee casi toda la serie dentaria, fragmento de premaxilar.

McDonald (1987) sugirió dividir a *Catonyx* en dos subgéneros y tres especies: *Catonyx (Catonyx) cuvieri* y *C. (Exscelidodon) chiliense* y *C. (Exscelidodon) tarijensis*. La agrupación propuesta por McDonald (1987) indica que existe mayor similitud morfológica entre las dos últimas especies entre sí, que con *C. cuvieri*, por esto se propone que estas dos últimas especies deben estar incluidas ("*Sc.*" *tarijensis* y "*Sc.*" *chiliensis*) en un género diferente a *C. cuvieri*.

Materiales asignados a *Catonyx cuvieri* en este trabajo de tesis

MCL 4254: cráneo parcial; MCL 4259: cráneo parcial; MCL 4260: hemimandíbula izquierda con los mf1-2-3. Procedencia geográfica y estratigráfica: Gruta do Túnel, Santana, Brasil. Pleistoceno tardío.

MCL 4265: cráneo parcial, húmero derecho, ulnas y radios derecho e izquierdo, escápula derecha parcial, astrágalos y calcáneos derecho e izquierdo, vertebras varias. Procedencia geográfica y estratigráfica: Iraquara, Brasil. Pleistoceno tardío.

MCL 4267: tibia derecha e izquierda, fíbulas derecha e izquierda, astrágalos derecho e izquierdo, calcáneos derecho e izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Toca dos Ossos, Brasil. Pleistoceno tardío.

MCL 4278: cráneo, este es un molde, el material se encuentra en el Museo de Copenhagen. Procedencia geográfica y estratigráfica: Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno tardío. Comentarios: este cráneo fue figurado por Winge (1915: plancha XXXV figuras 1,2 y 3) y lo asignó a *Scelidotherium magnum*.

MCL 4292: húmero derecho. Procedencia geográfica y estratigráfica: Gruta de Itacarambi, Brasil. Pleistoceno.

MCL 4298: fémur izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Volta da Serra 3 Sao Jose das Missoes, Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno.

MCL 22681: cráneo parcial; MCL 22682: cráneo parcial; MCL 22683: cráneo parcial; MCL 22685: mandíbula parcial, sólo preserva los mf2-3 derechos; MCL 22761: radio izquierdo; MCL 22769: ulna izquierda; MCL 22771: fémur izquierdo; MCL 22773: fémur izquierdo, juvenil; MCL 22777: tibia derecha; Procedencia geográfica y estratigráfica: todos los materiales antes mencionados provienen de Brasil, Pleistoceno.

5.6. Los esclidoterinos del Terciario

Cabe mencionar que no es un objetivo de esta Tesis Doctoral realizar una revisión de los esclidoterinos del Terciario, se mencionan a continuación algunos taxones que son los utilizados en el estudio filogenético. Además se realizó una revisión de los materiales tipo y los mejores especímenes referidos a cada uno de los taxones mencionados.

Proscelidodon gracillimus y *P. almagroi* no fueron incluidos en el análisis ya que los materiales tipo son muy fragmentarios, al igual que los materiales referidos a ellas. A su vez McDonald (1987) mencionó la necesidad de realizar una revisión más profunda de estos taxones.

Como fue mencionado en párrafos anteriores no se considera a *Nematherium* dentro de los esclidoterinos, por lo tanto se sigue a Scillato-Yané (1977) quien lo incluyó dentro de los Nematheriinae.

Género ***Neonematherium*** Ameghino, 1904

Diagnosis enmendada. La misma del género por monotipia.

Especie tipo. *Neonematherium flabellatum* Ameghino, 1904.

Especies referidas. La única especie del género.

Neonematherium flabellatum Ameghino, 1904

Tipo. MACN A-11628, porción anterior de cráneo.

Localidad tipo. Ameghino (1904) mencionó que procede del Río Fénix. La edad corresponde al Friasense s.l. Mioceno medio.

Diagnosis enmendada. Mf1-2-3-4 con surcos verticales muy marcados, con una cresta bien desarrollada en el paladar, la serie dentaria diverge hacia el Mf4. La sutura de los nasales con los frontales es en cuña.

Comentarios. Ameghino en 1904 mencionó que el material tipo consta de una porción anterior de cráneo, un astrágalo y falanges del mismo individuo.

El material tipo fue figurado por vez primera por Rovereto (1914: 36 fig. 13), sin embargo, este autor sólo figuró la porción anterior del cráneo. Luego Kraglievich (1928: 195 fig. 2A) figuró un astrágalo, lamentablemente, este material no ha sido localizado en la colección del MACN.

McDonald (1987) mencionó, con dudas que *Neonematherium* podría ser un sinónimo *senior* de *Proscelidodon*, de acuerdo a esta revisión esta hipótesis no está sustentada por evidencia, ambos géneros son claramente diferentes. Teniendo en cuenta por ejemplo que los dientes superiores de *Neonematherium* en sección son más triangulares que los de *Proscelidodon*, a su vez en el cráneo del primer género el estrechamiento postorbital es menos desarrollado.

Esteban (1991) mencionó la presencia de *Neonematherium* representado por un cráneo parcial (PVL 21906) procedente de "El Molle, Valle del Cajón, Fm. El Morterito (Mioceno tardío), Catamarca. Por lo tanto en este estudio se utilizaron ambos cráneos, el tipo de *N. flabellatum* (MACN A-11628), y el asignado a *Neonematherium* sp. (PVL 21906) por Esteban (1991).

Género ***Sibyllotherium*** Scillato-Yané y Carlini, 1998

Diagnos enmendada. La misma de género por monotipia.

Especie tipo. *Sibyllotherium guenguelianum* Scillato-Yané y Carlini, 1998.

Especies referidas. La única especie del género.

Sibyllotherium guenguelianum Scillato-Yané y Carlini, 1998

Tipo. MLP 90-XII-31-5: cráneo parcial con cinco dientes preservados y los alvéolos de los cinco restantes; hemimandíbula derecha parcial con los alvéolos de cuatro dientes, restos fragmentarios del esqueleto axial y apendicular.

Localidad tipo y edad. G-020, Cerro Guenguel, Noroeste de la provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación El Pedregoso ("Mayoense") (Mioceno medio superior).

Diagnos enmendada. Cráneo tubular; Cf1 reniforme; Mf1 y Mf2 en sección de contorno triangular, poseen surcos longitudinales profundos sobre la cara mesial. Alvéolo del cf1 en sección subtriangular, mf1 y mf2 poseen un leve surco longitudinal distal (ver Scillato-Yané y Carlini, 1998).

Comentarios. Scillato-Yané y Carlini (1998) incluyen este taxón en los escelidoterinos teniendo en cuenta sus afinidades morfológicas con *Neonematherium*.

McDonald y Perea (2002) no incluyeron esta especie en sus análisis filogenéticos, según estos autores lo fragmentario del espécimen tipo imposibilita su estudio. De acuerdo a la presente revisión preliminar realizada *Sibyllotherium guenguelianum* es la especie mejor preservada en calidad de materiales asignada sin duda a Scelidotheriinae del Mioceno medio superior de de la Patagonia argentina, por lo tanto su inclusión en los análisis filogenético es muy relevante.

Género ***Proscelidodon*** Bordas, 1935

Especie tipo. De acuerdo a Mones (1986) es *Proscelidodon patrius* (Ameghino, 1888).

Especies referidas. *Proscelidodon rothi* (Ameghino, 1908), *Proscelidodon almagroi* (Rovereto, 1914), *Proscelidodon gracillimus* (Rovereto, 1914).

Proscelidodon patrius (Ameghino, 1888)

Tipo. MACN A-223 y MACN A-224, cráneo y mandíbula respectivamente.

Localidad tipo y edad. Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina. Montehermosense.

Diagnos enmendada. Scelidotheriinae de tamaño pequeño de acuerdo a las medidas lineales de partes homólogas y comparado con *Scelidotherium*, "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes*. Cráneo con región anterior de los parietales muy abultados. El paladar posee su mayor curva sagital a nivel de Mf1 y Mf2. Mf1 con surco longitudinal muy profundo en cara mesial, Mf2 y Mf3 carecen de surco longitudinal mesial. El lagrimal carece de contacto con los nasales, se interpone el maxilar (ver McDonald, 1987).

Comentarios. Ameghino (1888) realizó la descripción del material tipo, un cráneo bastante completo y mandíbula. Luego Ameghino (1889) figuró por vez primera el material tipo (planchas XLIII fig.3 y XLIV figs. 1, 2 y 3), que corresponden al MACN A-223 cráneo y MACN A-224 mandíbula. Cuando

Ameghino (1889) figuró el cráneo, tenía el premaxilar, que actualmente no lo preserva.

Proscelidodon patrius es la especie que posee mayor cantidad y calidad de especímenes referidos en las colecciones del MACN y MLP, a su vez, es hasta el momento la especie del Terciario sobre la cual se han descrito y figurados elementos del postcráneo (Aramayo, 1988; Miño-Boilini *et al.*, 2011).

Materiales asignados a *P. patrius* en este trabajo de tesis

MACN 8076: cráneo y mandíbula parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina. Montehermosense.

MD-FM-08-23: fémur, tibia, fíbula, astrágalo, porción proximal del calcáneo y falange ungueal posiblemente del tercer dedo; correspondientes al miembro posterior izquierdo de un individuo adulto. Procedencia geográfica y estratigráfica: Farola Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina. Montehermosense.

***Proscelidodon rothi* (Ameghino, 1908)**

Tipo. MLP 3-762, cráneo parcial. No se preservó gran parte de los parietales, frontales, occipital, pterigoides, premaxilares y maxilares. Se preservaron todos los dientes.

Localidad tipo y edad. Barranca de los Lobos, Buenos Aires, Argentina. De acuerdo a Cione y Tonni (2005) el área de Barranca de los Lobos podría corresponder al Chapadmalalense superior ?.

Diagnos. Es la especie más grande del género. El cráneo es más tubular, en vista dorsal se observa el estrechamiento postorbital, a nivel de los frontales. Cf1 con lóbulo lingual; Mf1, Mf2, Mf3 y Mf4 presentan un surco vertical profundo en la cara lingual, por lo tanto en sección son triangulares.

Comentarios. En cuanto a la procedencia del cráneo tipo, este fue coleccionado por Santiago Roth (Kraglievich, 1923). De acuerdo a Cione y Tonni (2005) la base bioestratigráfica del Chapadmalalense superior fue definida para el área

de Barranca de los Lobos y además, en esta área también fue reconocida la subedad Barrancalobense. Sin embargo, cuando Roth extrajo el material tipo no se distinguía el Barrancalobense de otras unidades, por lo tanto es muy probable que el espécimen proceda de niveles que corresponden al Chapadmalalense superior.

McDonald (1987, fig. 60) asignó a este taxón un cráneo (MMP 1001M), aunque lamentablemente no fue localizado en dicho museo. Por el momento, esta especie sólo está representada por el cráneo tipo, no existen elementos mandibulares ni del postcráneo.

Género ***Scelidotheridium*** Kraglievich, 1934

Scelidotherium parodii Kraglievich, 1923

Especie tipo. *Scelidotherium parodii* Kraglievich, 1923.

Tipo. MACN 5108: cráneo parcial.

Localidad tipo y edad. De acuerdo a Kraglievich (1923): "...del clásico yacimiento chapadmalalense en la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires. El sitio del hallazgo es un punto de la barranca del mar ubicado cerca de la desembocadura del arroyo Durazno, entre las localidades de Miramar y Mar del Plata, a escasa distancia de la primera.". Chapadmalalense tardío.

Diagnos. Cráneo, la serie dentaria es paralela entre sí, el paladar posee un surco sagital bastante profundo, el Cf1 es elíptico en sección, posee un lóbulo lingual muy aguzado, Mf1 es subelíptico posee un surco longitudinal, M2f-Mf3 similares entre sí, subelípticos en sección, con un leve surco longitudinal, Mf4 presenta un leve surco longitudinal es de sección triangular.

Comentarios. Kraglievich (1923) cuando erigió este taxón lo ubicó taxonómicamente con dudas dentro del género *Scelidotherium*. Luego Kraglievich (1934), erigió el subgénero: *Scelidotheridium*, quizás como lo planteo este autor debería corresponder a un nuevo género. Pascual *et al.* (1966) y Scillato-Yané *et al.* (1995) lo ubicaron en la categoría de género. Sin embargo, McDonald (1987), y McDonald y Perea (2002) ubicaron a este taxón en *Scelidotherium* (ver Miño-Boilini y Carlini, 2009).

En esta revisión se sigue la hipótesis taxonómica de Pascual *et al.* (1966), Scillato-Yané *et al.* (1995), y Carlini y Scillato-Yané (1999) ya que *Scelidotheridium* se diferencia de *Scelidotherium* por presentar una talla menor, rostro más corto, en vista anterior, los nasales, maxilares y paladar poseen un contorno circular, el premaxilar no está hipertrofiado, los dientes superiores con surcos más marcados, de sección más triangular.

De acuerdo a Cione y Tonni (1995b) *Scelidotheridium parodii* es exclusivo del Chapadmalalense.

Hasta la realización de la tesis de McDonald (1987), esta especie sólo estaba representada por el cráneo tipo y algunas mandíbulas referidas, no se conocían elementos del esqueleto apendicular, Sin embargo, actualmente se ha hallado en sedimentitas del Chapadmalalense un nuevo espécimen (MMP 2006M), representado por cráneo y mandíbula parciales, y un húmero completo. Este material es estudiado por vez primera en esta Tesis.

Material asignado a *Scelidotheridium parodii* en este trabajo de tesis

MMP 2006M: cráneo parcial, porción posterior de hemimandíbula izquierda, húmero izquierdo. Procedencia geográfica y estratigráfica: Sección media-cuspidal de la Formación Chapadmalal (Plioceno tardío). Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.

5.6. Discusión

5.6.1. Nomenclatura y sistemática

McDonald (1987) y McDonald y Perea (2002) sugieren que *Scelidodon* Ameghino, 1881, debe ser considerado un sinónimo posterior de *Scelidothorium* Owen por lo tanto los taxones que estuvieron incluidos en *Scelidodon* deben estar en realidad en *Catonyx* Ameghino, 1891.

McDonald (1987) reconoce sólo dos géneros pleistocenos: *Scelidothorium* Owen, 1840 y *Catonyx* Ameghino, 1891. Esta hipótesis sistemática y taxonómica es retomada posteriormente por McDonald y Perea (2002), aunque sin aportar mayores datos que justifiquen esta hipótesis.

Pujos (2000) realizó algunos comentarios relevantes sobre *Scelidodon* y *Catonyx*. Aporta que *Scelidodon*, *Catonyx* y *Scelidothorium* son tres géneros diferentes, que poseen caracteres morfológicos a nivel del cráneo, mandíbula y postcráneo que avalan esa diferenciación genérica, aunque no realizó la revisión de los materiales tipo de cada taxón.

A continuación se realizan algunos comentarios sobre la hipótesis propuesta por McDonald (1987) y posteriormente McDonald y Perea (2002).

En la revisión realizada por McDonald (1987: 184) indicó que el año de publicación de *Scelidothorium leptcephalum* es Owen, 1840. De acuerdo al estudio efectuado, y a Mones (1985), la fecha exacta de esta especie es 1839. A su vez, McDonald (1987: 205) mencionó que la especie tipo de *Catonyx* es *Catonyx cuvieri* (Lund), 1891. Sin embargo, cuando Ameghino (1891) erigió *Catonyx* para sustituir a *Platyonyx*, Ameghino (1891) designó expresamente a *Platyonyx brongniartii*, como especie tipo. Situación que no fue advertida por McDonald (1987) y McDonald y Perea (2002).

La especie tipo de *Scelidodon* es *Scelidodon copei* Ameghino, 1881. Cuya localidad tipo, y de acuerdo a Ameghino (1881) es: "Localidad Mercedes cerca del viejo puente" (provincia de Buenos Aires), cuya edad estimada es Bonaerense (Miño-Boilini y Carlini, 2009, y bibliografía allí citada). Coincidimos

con lo mencionado por McDonald (1987: 206 a 212), en donde indica que el estado fragmentario del material tipo plantea varias interpretaciones taxonómicas. Para este autor, de acuerdo a la talla pequeña, presencia de un leve surco longitudinal en cara mesial del M2 (= Mf 1 en este trabajo de Tesis), y la falta de una pendiente en la base del arco cigomático, lo llevan a concluir que corresponde a un espécimen de *Scelidotherium*. De acuerdo a la presente revisión y comparaciones de los tipos de cada una de las especies (la mayoría de ellas fueron erigidas sobre cráneos), son diferencias muy sutiles, que corresponden a variaciones individuales (el tamaño, la presencia de surco, y la base de cigomático) y no son caracteres para definir claramente taxones. Creemos que por el momento que sólo puede ser asignado a Scelidotheriinae indet.

En síntesis, McDonald (1987: 212) sugiere que *Scelidodon copei* es un *nomen dubium*, y por lo tanto *Scelidodon* es un sinónimo de *Scelidotherium*. Más recientemente, Cartelle *et al.* (2009: 556) a base de la revisión realizada por McDonald en 1987 proponen que *Scelidodon* es *nomen nudum*, además Cartelle *et al.* (2009) incluyen a *Scelidodon* como sinónimo de *Valgipes*.

Actualmente, de acuerdo a las revisiones realizadas, los géneros de escelidoterinos pleistocenos se ordenan así: *Scelidotherium* Owen, 1839; *Valgipes* Gervais, 1873; "*Scelidodon*" Ameghino, 1881 y *Catonyx* Ameghino, 1891. Desde un punto de vista morfológico, es posible identificar claramente cuatro géneros.

Más recientemente, Saint-André *et al.* (2010) siguen manteniendo la propuesta de Pujos (2000), aunque no mencionan mayores detalles sobre esta hipótesis.

Como fue mencionado en párrafos anteriores, de acuerdo a la revisión realizada y al estado muy fragmentario del material tipo, es conveniente considerar a *Scelidodon copei* como *nomen vanum* (*sensu* Mones, 1989).

5.6.2. Posible dimorfismo sexual en "*Scelidodon*" *tarijensis*, "*Scelidodon*" *chiliensis* y *Catonyx cuvieri*

McDonald (1995), Cartelle y De Iuliis (1995), De Iuliis (1996) y Esteban (1996) realizaron estudios sobre el grado de variación de algunos perezosos terrestres (e.g.: Nothrotherinae, Mylodontidae y Megatheriinae), y concluyen que estos poseen una alta variabilidad individual.

Más recientemente, Prothero y Raymond (2008) realizaron un estudio sobre la variación y dimorfismo sexual en *Paramylodon* y *Nothrotheriops*, y concluyen que estos taxones poseen una baja variabilidad individual.

Brandoni *et al.* (2010) realizaron un estudio sobre *Mylodon darwini*, estos autores sostienen que este taxón habría tenido un alto grado de variabilidad individual.

Se pueden mencionar dos trabajos importantes sobre posibles casos de dimorfismo sexual en perezosos terrestres.

Un trabajo pionero en esta temática pertenece a Cartelle y Bohórquez (1982), quienes mencionan características que podrían indicar dimorfismo sexual en *Eremotherium laurillardi* Lund, 1842, procedentes de la Gruta das Onca, Municipio de Jacobina, Estado de Bahia (Brasil) del Pleistoceno tardío-Holoceno (ver Cartelle y Bohórquez, 1982). De acuerdo a estos autores los caracteres se encuentran a nivel del cráneo, más precisamente en las crestas dorsales (e.g.: cresta sagital, crestas supraorbitales). La cresta sagital es más desarrollada, en algunos especímenes, que de acuerdo a Cartelle y Bohórquez (1982) podrían corresponder a individuos machos, sin embargo, en las hembras es más conspicua. Además mencionan otros caracteres, en vista lateral, en los machos el contorno del cráneo y la ubicación del proceso supraorbital, a nivel de los nasales una leve variación en cuanto a la inclinación del extremo anterior (Cartelle y Bohórquez, 1982: 54, 55 y 56). A su vez observan variaciones en la mano, más precisamente en la ubicación de la articulación del unciforme para el Mt V, en algunos unciformes la articulación puede ser lateral y en otros látero-distal. Cartelle y Bohórquez (1982) además

de estudiar estas variaciones, sugieren que estas podrían poseer implicancias taxonómica, y así plantean posibles sinonimias en especies de *Eremotherium*.

De Iullis y Cartelle (1999) sugieren que en *E. eomigrans* procedente del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano de Florida (Estado Unidos de América), existe la misma distribución de caracteres morfológicos como el caso de *E. laurillardi* que sugieren la presencia de dimorfismo sexual.

De acuerdo a estas contribuciones, *E. laurillardi* y *E. eomigrans* presentan dimorfismo sexual dentro de los Megatheriinae, los caracteres se encuentran principalmente a nivel del cráneo y mandíbula.

Más recientemente, McDonald (2006) realizó un estudio sobre la variación del cráneo de Mylodontinae del Rancho La Brea, Pleistoceno de Estado Unidos de América. Analizó dos morfologías del cráneo que corresponden a dos subespecies, *Paramylodon harlani harlani* (Owen) y *Paramylodon harlani tenuiceps* (Stock). De acuerdo a este autor se puede separar en dos grupos de especímenes, algunos de ellos poseían cráneo relativamente más robusto (*Paramylodon harlani harlani*) y otros más gráciles (*Paramylodon harlani tenuiceps*), a su vez observó una variación en la superficie oclusal del caniniforme (e.g.: en vista lateral algunos poseen la superficie oclusal oblicua y otros perpendiculares). En cuanto a la talla de los especímenes estudiados, la longitud de los distintos materiales no poseían variación, por lo cual McDonald (2006) sugiere que la talla no varía entre los dos sexos. Para este autor, las diferencias son en las proporciones y no en medidas lineales. En resumen, McDonald (2006) observó dos morfologías en los cráneos, uno robusto y otro grácil, estas posibles diferencias no corresponden a variaciones taxonómicas, sino que podrían corresponder a machos y hembras de una misma especie. A su vez McDonald (2006) concluye que estudiar la variabilidad (en este caso posibles casos de dimorfismo sexual) en perezosos terrestres son útiles ya que pueden aportar información con implicancias sistemáticas y taxonómicas como por ejemplo estas dos subespecies de *P. harlani* (ver McDonald, 2006).

En síntesis, de acuerdo a los estudios realizados por Cartelle y Bohórquez, (1982), De Iuliis y Cartelle (1999) y McDonald (2006) sobre megaterinos y milodontinos, observaron caracteres que podrían indicar variaciones sexuales, dichos caracteres se encuentran a nivel del cráneo, mandíbula y dientes.

En los estudios realizado por Cartelle y Bohórquez (1982) sobre *E. laurillardj*, *E. eomigras* por De Iuliis y Cartelle (1999) y más recientemente, McDonald (2006) sobre *P. harlani* los especímenes estudiados poseen un buen control en cuanto a su procedencia geográfica y estratigráfica, por lo tanto son buenos para realizar estudios sobre variabilidad, ontogenia etc.

Volviendo a la contribución de Prothero y Raymond (2008) sobre *Paramylodon harlani* y *Nothrotheriops shastensis*, estos autores de acuerdo a las mediciones que realizaron no encuentran variabilidad en dichos taxones. Esto contrasta con los estudios de Cartelle y De Iuliis (1995) sobre *E. laurillardj*, cuyas diferencias de tamaño, se adjudicaron al dimorfismo sexual. En síntesis, de acuerdo a Prothero y Raymond (2008) el dimorfismo sexual de tamaño no es generalizado en los perezosos terrestres.

Para los Scelidothereiinae, existen pocas contribuciones sobre su variación, sin embargo, es ampliamente aceptada la hipótesis que sugiere que esta subfamilia, posee una morfología conservadora (Pascual y Odreman-Rivas, 1973, McDonald, 1987), lo cual dificulta el reconocimiento de los diferentes taxones a nivel específico (McDonald, 1987).

Lydekker (1894) sugirió que podría existir un caso de dimorfismo sexual en *Scelidothereium*; más precisamente, para este autor *S. bravardi* es un sinónimo de *S. leptcephalum*, ya que las variaciones que él observó a nivel de los nasales podrían corresponder a una variación sexual.

Pujos y Salas (2004) sostienen que los especímenes de *Scelidodon chiliensis* hallados en el Pleistoceno tardío de Perú poseen una variación intraespecífica menor comparada con otros perezosos terrestres de esas latitudes.

A continuación se sugiere que algunos caracteres cráneo-mandibulares que podrían indicar que los esclidoterinos del Pleistoceno presentan dimorfismo sexual.

Una característica anatómica a nivel del cráneo que diferencia a "*Sc.*" *tarijensis* de otros taxones es el gran desarrollo de la cresta sagital (Gervais, 1855; Gervais y Ameghino, 1880; Ameghino, 1889; McDonald, 1987; McDonald y Perea, 2002). De acuerdo a la revisión de los especímenes asignados a "*Sc.*" *tarijensis* que proceden de las sedimentitas del Pleistoceno del valle de Tarija y Padcaya (Bolivia) y de Argentina. A nivel del cráneo los especímenes que proceden de Tarija presentan la cresta sagital muy desarrollada (MNHN TAR 1260, FMNH P 14243, FMNH P 13733, MACN 1138, MNPA 005769, MNPA 005750, MNPA 005766, MUT 166, NRM-M 4444). A su vez, la mayoría de materiales de "*Sc.*" *tarijensis* de Argentina (MMP 1267, MMP 3989; MD-97-23) presentan una cresta sagital también muy desarrollada. Sin embargo, un espécimen de esta especie (FMNH P 14238) del Pleistoceno de Tarija no presenta la cresta sagital tan evidente como en los materiales antes mencionados. En Argentina son escasos los especímenes asignados a esta especie, en comparación con los abundantes especímenes de Tarija y Padcaya (Bolivia) que según Coltorti *et al.* (2007) estas localidades han sido fechadas aproximadamente en 44,000 a 21,000 años AP.

En síntesis, la presencia de una cresta sagital muy desarrollada es un caracteres diagnóstico de "*Sc.*" *tarijensis*, como ya fue sugerido por varios autores (Gervais, 1855; Ameghino, 1889, McDonald, 1987) de acuerdo a la revisión de los materiales de Bolivia y Argentina, aunque también podría corresponder a un posible carácter adjudicado al dimorfismo sexual como fuera mencionado para otros perezosos (*e.g.*: *Eremotherium* ver Cartelle y Bohorquez, 1982).

Existen mandíbulas de "*Sc.*" *tarijensis* que en algunos casos están asociados a cráneos (MNPA 005769, FMNH P 14243) presentan a nivel de la sínfisis mandibular un reborde que en vista oclusal, posee una similitud al "pico de pato" (ver lámina 41 fig. 2) y otras mandíbulas asociadas al cráneo que carecen de este reborde (MNPA 005750, NRM-M 4444) (ver lámina 41 fig. 3),

todos los cráneos asociados a dichas mandíbulas poseen cresta sagital bien desarrollada. Existen mandíbulas aisladas que presentan este reborde (MUT 446) y otras que carecen (MUT 166, MUT 007) de él. No existe diferencias en la longitud máxima de los cráneos o las mandíbulas, las diferencias son evidentes en las proporciones (como fue mencionada anteriormente por McDonald (2006) para *P. harlani*).

De acuerdo a la revisión realizada en *C. cuvieri* hay especímenes en los cuales las crestas parasagitales forman una cresta sagital desarrollada (MCL 4265, MCL 4259) (lámina 41, fig. 5) y otros no (MCL 22683, MCL 22682) (lámina 41, fig. 6). Esta característica no fue mencionada por autores previos como diagnóstico de la especie. El inconveniente con estos cuatro especímenes, es que no hay certeza en cuanto a la procedencia geográfica, sólo se sabe que provienen del Pleistoceno de Brasil. Esta característica craneana podría indicar un caso de dimorfismo sexual en *C. cuvieri*, aunque no se puede precisar con certeza que especímenes corresponden a individuos machos y cuales a hembras.

En "*Sc.*" *chiliensis* algunos cráneos presentan una leve cresta sagital (ROM 2089, BM(NH) M 2819), ellos proceden del Pleistoceno tardío de Ecuador y Chile. En otros especímenes, también asignados a esta especie, las crestas parasagitales no forman una cresta sagital (SGO-PV-188: Ulloma, Pleistoceno tardío, Bolivia y MHIN-UNSL GEO V-199: provincia de San Luis, Pleistoceno tardío, Argentina).

Para el caso de *Scelidotherium leptcephalum* y *Scelidotherium bravardi* las crestas parasagitales no forman una cresta sagital, aunque se observó una variación en la distancia relativa de las crestas parasagitales, pero nunca forman una cresta sagital.

La presencia de crestas parasagitales que forman una cresta sagital se observó en "*Sc.*" *tarijensis* (la más desarrollada), "*Sc.*" *chiliensis* y *C. cuvieri*. Si bien no se puede cuantificar el desarrollo de la cresta sagital, y a su vez tampoco en fósiles se puede estimar la proporción de individuos machos o hembras (McDonald, 2006), se abre así el debate: ¿La cresta sagital es realmente una característica anatómica diagnóstica (por el momento sólo un

especímen de "*Sc.*" *tarijensis* carece de esta cresta) o un carácter que podría indicar un posible caso de dimorfismo sexual?.

5.6.3. Comentarios sobre individuos juveniles subadultos

Para realizar un estudio sobre el desarrollo ontogénico en fósiles se recomienda que se cuente con un buen número de especímenes con un buen control estratigráfico (Sánchez-Villagra, 2010). Por lo tanto, esta es una limitante para realizar ese análisis y siempre estos estudios sobre la ontogenia en fósiles se restringen a los estadios postnatales. Estos estudios son útiles ya que pueden aportar información con implicancias sistemáticas y taxonómicas (Sánchez-Villagra, 2010), entre otros resultados.

Cartelle y De Iuliis (2006) realizaron un estudio sobre el desarrollo ontogénico en *Eremotherium laurillardi*, basándose principalmente en el cráneo y la dentición.

Si bien existen algunas contribuciones sobre el desarrollo ontogénico en milodontinos pleistocenos (Esteban, 1996), en *Scelidotherium* (Rusconi, 1938) en *Paramylodon* y *Nothrotherium* (McDonald, 1995), una reciente contribución en *Lestodon* (Montenegro y Rinderknecht, 2009), todas son contribuciones preliminares.

En escelidoterinos se menciona a continuación algunas contribuciones que realizaron comentarios sobre especímenes juveniles de *S. leptcephalum*.

Burmeister (1886 plancha XV fig. 13 y 14) figuró un fragmento anterior de mandíbula derecha asignada a *S. leptcephalum*. Se puede observar que presenta el cf1 y mf1, delante del cf1 existe, de acuerdo a lo figurado, un diente de sección circular, no está en forma cónica, por lo que podría indicar que poseía un leve desgaste. Esto contrasta notablemente con los materiales adultos jóvenes o adultos, ya que de acuerdo a la formula dentaria, ellos sólo poseen 4 dientes inferiores. Estos materiales podrían estar depositados en la colección de MACN, aunque lamentablemente no han podido ser hallados.

Lydekker (1894 plancha LVII fig.2-2b) figuró un cráneo y mandíbula de *Scelidotherium* que, según este autor, debería estar depositado en las

colección de MLP, lamentablemente dicho material no ha podido ser hallado. Lydekker, 1894: 88) mencionó: "*Un hecho muy curioso en este ejemplar, es la presencia de cinco dientes en la rama mandibular derecha, hecho que sugiere que en este grupo de Edentados había originalmente cinco pares de dientes en cada mandíbula*".

Bosca y Casanoves (1917) indicó que en la colección del Museo de Valencia, poseen un gran número de especímenes de individuos muy jóvenes. Describe de manera muy somera que los dientes son de sección cónica, por lo cual indica que corresponde a ejemplares muy jóvenes, además algunas piezas de huesos largos no están soldadas las diáfisis y las epífisis. Los huesos de acuerdo a este autor son algo porosos.

Rusconi (1938) realizó una importante contribución sobre el estudio de individuos juveniles de *Scelidotherium* que proceden de sedimentitas del Ensenadense de la provincia de Buenos Aires. En este estudio, Rusconi (1938) mencionó algunos caracteres a nivel de los molariformes inferiores, en cuatro fragmentos mandibulares de distintos individuos estudiados. Él sugirió que uno de los especímenes estudiados (nº 1150) podría corresponder a un individuo nonato, y que el desgaste que poseen estos molariformes se debe al movimiento de los músculos en el estadio intrauterino. Otra hipótesis es que el espécimen (nº 1150) corresponda a un individuo recién nacido en estado de lactancia, y que el desgaste de los molariformes ocurrió en las primeras etapas de la vida extrauterina. En síntesis, la contribución de Rusconi (1938) realizó algunos aportes sobre los cambios morfológicos en la ontogenia de los dientes.

Más recientemente, Cartelle y De Iuliis (2006: 202) sugirieron que en *C. cuvieri* la erupción de los molariformes ocurre en el estadio intrauterino, al igual que en otros perezosos terrestres [e.g.: *Glossotherium letssomi* (Owen) y *Nothrotherium maquinense* (Lund)].

A partir de la revisión realizada en numerosos museos de Argentina, Bolivia y Brasil, han sido hallados varios juveniles de los esclidoterinos. A continuación se realizan algunos comentarios sobre esos individuos juveniles.

En las colecciones del MMP se encuentran depositados dos especímenes muy juveniles de *Scelidotherium* (MMP 1009 y MMP 1637). El

espécimen MMP 1009 corresponde a un cráneo y hemimandíbula con los dientes superiores e inferiores sin evidencia de desgaste, lo que indica que este espécimen podría corresponder a un nonato. La fórmula dentaria es 5/4. Sin embargo, el espécimen MMP 1637 está integrado por cráneo y hemimandíbula izquierda, que parece corresponder a un estadio ontogénico más avanzado, ya que sus dientes poseen una leve evidencia de desgaste, la fórmula dentaria también es 5/4. A su vez ambas hemimandíbulas (MMP 1009 y MMP 1637) presentan a nivel del cuerpo mandibular, un abultamiento muy evidente a simple vista.

5.6.4. Observaciones y comentarios de los Scelidotheriinae pleistocenos de Brasil

Los taxones endémicos del Pleistoceno de Brasil, *C. cuvieri* y *V. bucklandi* son de talla similar (ver tablas de dimensiones). Desde un punto de vista anatómico, los molariformes superiores poseen surcos longitudinales muy marcados (profundos), de este modo (en sección) los dientes son más triangulares comparados con los homólogos de "*Sc.*" *tarijensis*, "*Sc.*" *chiliensis*, *S. leptcephalum*. Al igual que *Neonematherium flabellatum* y las especies de *Proscelidodon* también los molariformes superiores son de sección más triangular, con surcos linguales longitudinales más marcados. En "*Scelidodon*" y *Scelidotherium* los molariformes son más subelípticos en sección.

A su vez *V. bucklandi* posee caracteres anatómicos muy particulares a nivel poscráneo (e.g.: fémur, tróclea patellar separadas de los cóndilos; tibia y fíbula fusionada en los extremos proximal y distal; calcáneo comprimido en sentido medial-lateral) que no son compartidos con los otros scelidoterinos cuaternarios (e.g.: "*Scelidodon*", *Scelidotherium* y *Catonyx*).

Los caracteres anatómicos que presenta *C. cuvieri* a nivel poscráneo (e.g.: húmero no posee foramen entepicondilar; el trapecio no presenta la superficie para articular con Mc I) son más que suficientes para separarlo en un género distinto como lo plantea principalmente Pujos (2000).

5.6.5. Extinción

Cabe mencionar que de acuerdo al International Commission on Stratigraphy 2009, el Holoceno se inicia en los 11700 años AP.

Como fue mencionado anteriormente, y de acuerdo al registro arqueológico principalmente en la región Pampeana, los xenartros sobrevivieron hasta el Holoceno temprano (Gutiérrez *et al.*, 2010) (ca. 7,700 años AP).

Los registros más modernos de un esclidoterino, corresponden a los de las provincias de Córdoba (7,550 ± 60 años ¹⁴ C AP) y San Luis (7,760 ± 120 años ¹⁴ C AP), y corresponden a *S. leptocephalum*. En la región Pampeana han sobrevivido otros xenartros: *Megatherium*, *Doedicurus* y *Neosclerocalyptus* hasta los inicios del Holoceno (Politis y Messineo, 2008; Messineo y Politis, 2009; Gutiérrez *et al.*, 2010).

Más recientemente, Messineo y Politis (2009) mencionan que son escasas las contribuciones sobre los posibles casos de sobrevivencia de megafauna hasta los inicios del Holoceno, y provienen fundamentalmente de la región Pampeana (Messineo y Politis, 2009 y bibliografías allí citadas), refiriéndose más precisamente a la provincia de Buenos Aires.

Por lo tanto, los registros de *S. leptocephalum* son muy importantes por que corresponden a presencias fuera de la provincia de Buenos Aires; a su vez, junto con *Megatherium* son los perezosos terrestres dentro de Argentina que sobrevivieron hasta el Holoceno temprano.

Para el caso de los esclidoterinos de Brasil (*C. cuvieri* y *V. bucklandi*), sus registros más modernos se encuentran en el inicio del Holoceno, y de acuerdo a Piló y Neves (2003), *C. cuvieri* convivió con los paleoindios en la región Lagoa Santa (Brasil), al igual que el *Smilodon populator* (Lund, 1842), carnívoro potencial predador de este esclidoterino.

Los posibles predadores de la megafauna en la región Pampeana de Argentina fueron *Smilodon populator*, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) y *Canis nehringi* (Ameghino, 1902) (ver Prevosti y Vizcaíno (2006).

En síntesis, de acuerdo a las dataciones existentes realizadas por varios autores, los esclidoterinos de Argentina (e.g.: *S. leptcephalum*, Chiesa *et al.*, 1999; Cruz *et al.*, 2010), Brasil (e.g.: *C. cuvieri*, Piló y Neves, 2003; *V. bucklandi*, Hubbe *et al.*, 2009) y Perú (e.g.: "*Scelidodon*" *chiliensis*, Marshall *et al.*, 1984; Pujos y Salas, 2004) sobrevivieron hasta el Holoceno temprano.

CAPÍTULO 6

6. FILOGENIA

6.1. Antecedentes

Entre los primeros trabajos comprensivos sobre las posibles relaciones filogenéticas de los Xenarthra se encuentra el de Engelmann (1985); tiempo después el de Patterson *et al.* (1992) en el cual se analizaron las relaciones de los Pilosa, posteriormente los de Gaudin (1995, 2003, 2004) quien realizó contribuciones sobre las relaciones filogenéticas de los Tardigrada.

Sin embargo, los primeros trabajos en proponer relaciones filogenéticas entre los Scelidotheriinae dentro de un marco general son los de Kraglievich (1923), Ortega-Hinojosa (1967), Scillato-Yané (1977) y Hirschfeld (1985).

Finalmente, los trabajos más específicos sobre las relaciones filogenéticas de los esclidoterinos fueron los de McDonald (1987), McDonald y Perea (2002) y Cartelle *et al.* (2009).

6.2. Consideraciones sobre la Familia Mylodontidae

Según Scillato-Yané (1977: 135) los Mylodontidae comprenden cuatro subfamilias: Nematheriinae Scillato-Yané, 1977; Mylodontinae Gill, 1872; Scelidotheriinae, 1904 y Octomylodontinae, Scillato-Yané, 1977. Según este autor los Nematheriinae son los representantes más primitivos de los Mylodontidae, y partir de ellos habrían derivado las otras tres subfamilias.

A su tiempo, Engelmann (1985) consideró a los Mylodontidae como un grupo monofilético que está integrado sólo por dos subfamilias: Mylodontinae y Scelidotheriinae. Esta hipótesis es la seguida por McDonald (1987: 346).

McKenna y Bell (1997: 93) elevaron formalmente a los Mylodontidae a la categoría de superfamilia, aunque cabe mencionar que la primera vez que se sugirió que ellos deben ser considerados una superfamilia fue propuesta por Kraglievich en 1931 (y ver además Scillato-Yané, 1977).

Gaudin (2004) a base de un estudio sobre las relaciones filogenéticas de los perezosos en general, sostiene que los Mylodontidae son un grupo monofilético, está integrado sólo por los Scelidotheriinae y Mylodontinae, estando así de acuerdo con la postura de Engelmann (1985) y McDonald (1987). Finalmente, en una reciente revisión realizada por McDonald y De Iuliis (2008) se sigue esta hipótesis y desconsiderando lo propuesto por Negri y Ferigolo (2004). En el 2004, Negri y Ferigolo erigen una nueva subfamilia de Mylodontidae, Urumacotheriinae, para el Mioceno tardío de Venezuela y Brasil.

En síntesis, más allá de las distintas consideraciones en cuanto a los grupos incluidos entre los Mylodontidae, existe un consenso general de varios autores acerca de su monofilia.

6.3. Consideraciones sobre la subfamilia Scelidotheriinae

6.3.1 Origen

En este apartado se mencionan diferentes posturas de diversos autores sobre los posibles orígenes de los esclidoterinos.

Una característica anatómica del postcráneo que permite diferenciar a los esclidoterinos de los demás milodontinos se encuentra a nivel del astrágalo, ya que este presenta una carilla muy cóncava para la articulación del cuboides (Cattoi, 1962; Pascual *et al.*, 1966; Scillato-Yané, 1977; McDonald, 1987, 1997).

Es difícil consensuar cuáles fueron los primeros registros de Scelidotheriinae ya que ello depende de qué géneros se incluyen en la subfamilia (Miño-Boilini y Carlini, 2009). Según Cattoi (1962), *Chubutherium ferelloi* Cattoi 1962, del Oligoceno tardío de Patagonia (Argentina), podría ser el primer esclidoterino. Si bien geográficamente se sabe de dónde provienen los restos, desde el punto de vista cronológico, no se puede precisar con certeza la procedencia del material tipo, ya que, como fue mencionado por Scillato-Yané (1977): "Chubutherium ferelloi, Cattoi, 1962, *basada en partes del esqueleto apendicular procedentes del Oligoceno (¿Deseadense?*,

¿Colhuehuapense?...". En ese momento tanto Deseadense como Colhuehuapense eran dos Edades Mamífero referidas al Oligoceno, aunque hoy se sabe que el Colhuehuapense es del Mioceno más temprano (ver Madden *et al.*, 2010) y en esa misma zona del hallazgo (El Pajarito, Paso de Indios, Chubut) hay depósitos de antigüedades diferentes ya que proveen faunas de las dos Edades. Hasta el momento, esta especie sólo está representada por el holotipo, además *Chubutherium* es un género monotípico.

La hipótesis que sugiere a *Chubutherium ferelloi* como primer escelidoterino, fue aceptada, aunque de desigual manera, por diversos autores (e.g.: Hirschfeld, 1985; Patterson *et al.*, 1992; McKenna y Bell, 1997). Hoffstetter (1969: 97) incluye a *Chubutherium* dentro de la subfamilia Orophodontidae, aunque Scillato-Yané (1977) señala que no se pueden realizar comparaciones entre los molariformes de *Chubutherium* con los de los Orophodontidae, ya que como se mencionó más arriba, no se preservaron dientes de ese taxón, por lo que las comparaciones están restringidas esencialmente al astrágalo. De acuerdo a Scillato-Yané (1977) este astrágalo de *Chubutherium* difiere morfológicamente del de *Orophodon* y del de *Octodontotherium* (ambos géneros de Orophodontidae), por lo que para él *Chubutherium* debería estar separado de los Orophodontidae, y lo incluye en su nueva subfamilia Chubutheriinae Scillato-Yané, 1977. Según Scillato-Yané (1977), la única semejanza de *Chubutherium* con los escelidoterinos es que el astrágalo posee una superficie cóncava para el cuboides, y sugiere que esta similitud es adaptativa, citando como ejemplo a *Ocnopus* Reinhardt, 1875 (hasta ese momento un Megalonychidae) que también presenta esta superficie cóncava. Sin embargo, *Ocnopus* y de acuerdo a Cartelle *et al.* (2009: 556) es un sinónimo posterior *in partim* de *Valgipes* (Mylodontidae: Scelidotheriinae).

Ortega-Hinojosa (1967: 115) menciona que *Chubutherium ferelloi*:...“*un dudoso representante de la subfamilia...*” (refiriéndose a la subfamilia Scelidotheriinae).

Para Hoffstetter (1958) y para Scillato-Yané (1977), el escelidoterino más antiguo es *Neonematherium* del “Friasense” (en sentido amplio). Ameghino (1904: 210) menciona que el material tipo de *Neonematherium*

flabellatum está compuesto por: "...parte anterior de un cráneo con las muelas y algunos huesos del mismo individuo.". A su vez, Ameghino (1904: 211) describe un astrágalo, como parte del material tipo, y tiempo después Kraglievich (1928: fig. 2 A) figuró el astrágalo que correspondería a ese tipo. Lamentablemente este material no ha sido hallado en la colección del MACN, en dónde sí se encuentra depositada la porción de cráneo del holotipo (MACN A-11628). Hasta la realización de la contribución de McDonald (1987: 325) el astrágalo no fue estudiado, ya que desconocía de su existencia. Recién en 1997, McDonald se refirió al astrágalo, pero citando sólo el trabajo de Kraglievich de 1928.

Según McDonald (1987) *Nematherium* Ameghino, 1887 es el escelidoterino más antiguo, del cual podrían haberse originado en el Santacrucense (Mioceno temprano), los demás escelidoterinos. McDonald (1987: 298) menciona que el astrágalo de *Nematherium* presenta una superficie cóncava para el cuboides, sin embargo, este mismo autor sostiene que no existe en la literatura cráneos y poscráneo asociados de este género (McDonald, 1987: 325; ver además McDonald, 1997), aunque Scott (1903-1904: 350) describió y figuró un astrágalo que asigna a *Nematherium*. Según Scillato-Yané (1977) *Nematherium* debería ser incluido en una subfamilia diferente, los Nematheriinae Scillato-Yané, 1977. Según Gaudin (2004), *Nematherium* menciona lo siguiente: "Nematherium (Fig. 4) is placed as the sister group to all remaining mylodontids (Node 10), a position contrary to numerous recent phylogenetic studies (Patterson & Pascual, 1968, 1972; Engelmann, 1985; Hirschfeld, 1985; McDonald, 1987; McKenna & Bell, 1997; McDonald & Perea, 2002) that include *Nematherium* in the subfamily Scelidotheriinae".

Scillato-Yané y Carlini (1998) proponen que los primeros registros de escelidoterinos corresponden al lapso "Friasense" (Mioceno medio) representados por los géneros: *Neonematherium* y *Sibyllotherium* Scillato-Yané y Carlini (1998).

Más recientemente, McDonald y De Iuliis (2008: 46) sostienen que *Chubutherium* debe ser incluido dentro de los Scelidotheriinae, ya que el

astrágalo presenta una superficie cóncava para el cuboides. Para ellos la procedencia estratigráfica de *Chubutherium* correspondería al Colhuehuapense (Mioceno) de la provincia de Chubut (Argentina), aunque no aportan ninguna evidencia que apoye esa asignación temporal, y curiosamente, presentan un listado (McDonald y De Iuliis, 2008: ver tabla 4.1: 44), y allí citan a *Chubutherium* como taxón presente en el Deseadense.

En síntesis, los esclidoterinos están representados con certeza desde por lo menos el Mioceno medio, y hasta el Holoceno temprano; por el momento no existen registros de ellos en sedimentos chasiquenses (Mioceno tardío), y los registros para el Mesopotamiense (Mioceno tardío – Plioceno temprano) son escasos (Carlini *et al.*, 2000). A su vez en este trabajo de Tesis no se incluye a *Nematherium* ni a *Chubutherium* dentro de los Scelidotheriinae, sino que se los considera en los Nematheriinae y Chubutheriinae respectivamente, como lo sugirió Scillato-Yané (1977).

6.3.2. Hipótesis filogenéticas previas

A continuación se mencionan los trabajos en los que se proponen hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los esclidoterinos y los taxones que deben ser incluidos en este clado:

Kraglievich (1923) sugirió que *Scelidothorium* y *Scelidodon* deberían ser considerados dos géneros diferentes. Desde un punto de vista evolutivo este autor mencionó que *Scelidothorium* es más especializado que *Scelidodon*, por presentar los siguientes caracteres: atrofia en *Scelidothorium* del dedo I, el estrechamiento del rostro, el prognatismo del maxilar, y la hipertrofia del premaxilar, entre otros.

Engelmann (1985: fig. 4): planteó una hipótesis filogenética sobre las relaciones de los perezosos, y precisamente para los esclidoterinos, incluyó sólo a *Scelidothorium* y a *Neonematherium* que, de acuerdo a él, están muy relacionados. A su vez, menciona que el material tipo de *Chubutherium* es muy fragmentario, y no permite resolver las relaciones con los Scelidotheriinae. Para Engelmann (1985) *Nematherium* Ameghino, 1887 es un miembro basal de los

escelidoterinos, al igual que Hirschfeld (1985), quien considera que *Chubutherium* también debe ser considerado un Scelidotheriinae.

McDonald (1987: fig. 65), sugiere que la dicotomía de los Mylodontidae, en Scelidotheriinae y Mylodontiinae, sucedió en el Santacrucense, el primer registro de un escelidoterino es el de *Nematherium*, y este taxón podría haber originado a *Neonematherium flabellatum*. En cuanto a *Proscelidodon gracillimus* como el posible antecesor de *Scelidothorium parodii*, que a su vez originó a *S. leptcephalum*. Indicó también que *Proscelidodon almagroi* originó a *P. rothi*, y esta especie a su vez es el posible antecesor de *Catonyx*, representado para él por: *C. cuvieri*, *C. chilense* y *C. tarijensis*; en resumen, este autor propone que del género *Proscelidodon* se originaron *Scelidothorium* y *Catonyx*. Cabe mencionar que Ameghino (1891) incluye a *Nematherium* dentro de los Scelidotheriidae (en ese momento Ameghino los reconoce como familia) (ver además Scillato-Yané, 1977).

Perea y McDonald (1997) son los primeros en proponer para la subfamilia Scelidotheriinae, una hipótesis filogenética por medio de la sistemática filogenética. Para su análisis ellos escogen a *Nematherium* como grupo externo, y utilizaron 18 caracteres para 9 taxones en total. De los 18 caracteres 15 son observados en el cráneo, mandíbula, dentición, y 3 en el poscráneo. Los taxones utilizados por Perea y McDonald (1997) son: *Nematherium*, *Neonematherium*, *Proscelidodon gracillimus*, *P. almagroi*, *P. patrius*, *Catonyx chilense*, *C. tarijensis*, *C. cuvieri*, *Scelidothorium parodii* y *S. leptcephalum*. Estos autores mencionan: "Los géneros mejor conocidos de la subfamilia son los de Nematherium, y el más antiguo es Neonematherium representado en el Friasense de Chile y Colombia". A su vez mencionan que *Neonematherium* es el escelidoterino más basal. Agrupan a *Proscelidodon* y *Catonyx* separados de *Scelidothorium* (para estos autores este género es el más derivado); *Proscelidodon gracillimus* en el más plesiomórfico; y *Neonematherium* se agrupa con *P. rothi*, *P. almagroi*, *P. patrius*, *Catonyx cuvieri*, *C. chilense* y *C. tarijensis*.

Luego, McDonald y Perea (2002: 679) proponen otra hipótesis filogenética, también por medio de la sistemática filogenética; en este análisis

también escogen a *Nematherium* Ameghino como grupo externo, y, utilizaron 27 caracteres, en los mismos 9 taxones. Ellos mencionaron que la subfamilia Scelidotheriinae s.l. incluye a los *Nematheriinae* de Scillato-Yané, (1977), y no codifican a *Sibyllotherium* Scillato-Yané y Carlini (1998) en su análisis filogenético, argumentado que la naturaleza fragmentaria del espécimen tipo no permite incluirlo en su estudio. De acuerdo a estos autores *Scelidotherium* y *Catonyx* son los más derivados y agrupa a *P. patrius*, *P. rothi* con *Catonyx* y a *Neonematherium* con *Scelidotherium*.

Gaudin (2004) realizó un estudio comprensivo de las relaciones filogenéticas de varios taxones de perezosos (33 taxones) por medio de la sistemática filogenética. Construyó una matriz de 286 caracteres (caracteres osteológicos del cráneo, mandíbula, aparato hiodeo y dentición). La monofilia de la subfamilia Scelidotheriinae está sustentada por 24 sinapomorfias (Nodo 11); de estas, 6 sinapomorfias son exclusivas de los esclidoterinos [31(3), 32(4), 33(5), 35(5), 105(1) y 121 (5)]. Sin embargo, sólo incluyó en su estudio a *Catonyx* y *Scelidotherium*, de acuerdo a este autor: "*Because of the absence of suitably complete material from other scelidotheriine taxa in the museum collections utilized in this study, only two scelidotheriine genera were included in the analysis, precluding any statements about scelidotheriine interrelationships. However, the small number of scelidotheriines considered also reflects the low taxonomic diversity in the group relative to mylodontines (McKenna & Bell, 1997)*" (ver Gaudin, 2004: 280). Cabe mencionar que existen actualmente un mayor número de especímenes para realizar estudios sobre esclidoterinos, además se han revalidados taxones que en ese momento se consideraban inválidos, como por ejemplo: *Valgipes bucklandi* (ver Cartelle et al., 2009); además, se plantea que de acuerdo a la revisión aquí realizada *Scelidotherium bravardi* es válido y no debe ser considerado un sinónimo posterior de *Scelidotherium leptcephalum* como los sugiere McDonald (1987). Gaudin (2004) en su análisis filogenético no incluyó a los esclidoterinos neógenos, por lo tanto no resolvió relaciones entre los diversos taxones de esta subfamilia.

Más recientemente, Cartelle et al. (2009), revalidan a *V. bucklandi*, dentro de los esclidoterinos, para el Pleistoceno tardío de Brasil. Además

realizaron un análisis filogenético por medio de la sistemática cladística, a base de los caracteres y los taxones utilizados previamente por McDonald y Perea (2002), sin sumar nuevos caracteres para el análisis. Concluyen lo siguiente: "Of the 27 characters, 22 were phylogenetically informative. The strict consensus tree, produced from two most parsimonious trees (Tree Length = 44, Consistency Index = 0.614, Retention Index = 0.685, and Rescaled Consistency Index = 0.420) shows that *V. bucklandi* falls between *Proscelidodon rothi* Ameghino, 1908 and *Catonyx* as the sister group to *Catonyx*, which helps validate its recognition as a distinct genus."

A continuación se mencionan los caracteres utilizados por McDonald y Perea (2002: 683 apéndice 1) para proponer las relaciones filogenéticas de los Scelidotheriinae por medio del método de la sistemática filogenético. A su vez, se indica el número de carácter de McDonald y Perea (2002) con los utilizados previamente por Perea y McDonald (1997). Respetando el idioma original de la contribución de McDonald y Perea (2002), los caracteres son los siguientes:

1) Brain case swollen (0), or not (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 1].

2) Frontals swollen (0), or not (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 2].

3) Lateral process of nasals: stops at anterior edge of maxilla (0), extends anterior (1).

4-5) Suture between maxilla and palatine between M3 and M4 (0,0), M4 and M5 (0,1), at M4 (1,1).

6-7) Palatal grooves absent (0,0), partial (0,1), present (1,1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 3-4].

8-9) Curvature of the palate absent (0,0), little (0,1), well developed (1,1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 5-6].

10) Temporal crests remain parallel and maintain a uniform distance their entire length (0), diverge and converge and are not parallel their entire length (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 7].

11) Predental portion of palate shorter than length of tooth row (0), longer than length of toothrow (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 8].

12) Basisphenoid with median ridge absent (0), present (1).

13) Paroccipital process and mastoid separated by a trough present (0), trough filled with bone (1).

14) Keel on mandibular symphysis present (0), absent (1).

15-16) Furrow on keel of mandible symphysis absent (0,0), shallow (0,1), deep (1,1).

17) Mandibular symphysis tilted upward (0), not (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 9].

18) Mandibular condyle above the level of teeth (0), not (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 10].

19) Form of the M1: oval (0), subtriangular (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 11].

20) Axis of the M1 curved (0), straight (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 12].

21) Form of the M2–M5: subtriangular (0), subelliptical (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 13].

22) Form of the m1: suboval (0), elongated (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 14].

23) Occlusal surface of the teeth with a transverse crest (0), flat (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 15].

24) Proximal and second phalanx on digit 3 pes separate (0), fused (1).

25) Humerus with entepicondylar foramen (0), without (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 16].

26) Ungueal phalanx present on digit 1 manus (0), absent (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 17].

27) Fifth metacarpal and unciform contact (0), do not contact (1) [Perea y McDonald, 1997: carácter 18].

6.3.3. Comentarios

Se acepta que los Scelidotheriinae son un grupo natural, como ya fue demostrado por varios autores previos (e.g.: Patterson *et al.*, 1992; Gaudin, 1995; 2004). Como fue mencionado en párrafos anteriores, no se considera a *Nematherium* como un Scelidotheriinae. Según Gaudin (2004) indicó: "*However, most recent authors consider Nematherium a basal member of Scelidotheriinae (Patterson & Pascual, 1968, 1972; Paula Couto, 1979; Engelmann, 1985; Hirschfeld, 1985; McDonald, 1987; McKenna & Bell, 1997; McDonald & Perea, 2002). As noted above, there are dental resemblances between Nematherium and scelidotheriines. Nevertheless, the node (Node 10) separating Nematherium from scelidotheriines and mylodontines is fairly robust, diagnosed by 13 unambiguous synapomorphies (Appendix 4) and characterized by high bootstrap and branch support values...*".

Para el presente análisis se utilizaron 17 caracteres de los 27 propuestos por McDonald y Perea (2002), pero modificados. En total se utilizaron 25 caracteres, correspondientes al cráneo y dentición (0 al 12), mandíbula y dentición (13 al 16), y al postcráneo (17 al 24), sobre 12 taxones, uno del outgroup y 11 del ingroup.

El análisis realizado por McDonald y Perea (2002) incrementó notablemente el conocimiento de sobre las relaciones de los esclidoterinos, sin embargo, quedaron interrogantes sobre taxones de esclidoterinos del Neógeno. Del análisis realizado por McDonald y Perea (2002), 5 caracteres (20, 22, 23, 25 y 26) no son informativos, son sinapomorfías de los Scelidotheriinae o autapomorfías de algunas especies, por lo tanto no son

útiles para resolver las relaciones entre los taxones. De los 5 caracteres no informativos, el carácter 25 es una autapomorfía de *C. cuvieri*, al igual que el carácter 26 para *S. leptcephalum*.

Cabe mencionar que el espécimen tipo de *Neonematherium flabellatum*, está compuesto por un fragmento de cráneo (MACN 11628) y elementos del postcráneo: astrágalo (figurado por Kraglievich, 1928), aunque lamentablemente estos materiales postcraneanos no fueron hallados en las colecciones del MACN. Ameghino (1904) mencionó estos elementos del postcráneo cuando erigió la especie, aunque sólo describió brevemente el fragmento craneano.

Tiempo después, Hirschfeld (1985) asignó nuevos materiales (cráneos y elementos del postcráneo) a cf. *Neonematherium* del Mioceno medio de La Venta, Colombia, además de estudiar otro espécimen de los mismos horizontes y referirlo a un "*Large Scelidothere*" (Hirschfeld, 1985: 39) sin más precisiones.

Luego, McDonald (1997) realizó a una revisión sobre los tardígrados del Mioceno de Colombia, y asignó varios especímenes a *Neonematherium flabellatum*, lamentablemente no los ilustró.

Hasta el momento no existen elementos del postcráneo de *Proscelidodon rothi*, esta especie está representada sólo por el cráneo tipo (MLP 3-762) y, de acuerdo a McDonald (1987), por un segundo cráneo completo (MMP 1001M), sin embargo lamentablemente este material está extraviado (Dondas A. com. pers. 2007). Recientemente fue hallado un espécimen de *Scelidotheridium parodii* (MMP 2006M), que preservó el húmero izquierdo completo y porción posterior de la hemimandíbula izquierda. Estos dos taxones están restringidos al Chapadmalalense (Plioceno) de la provincia de Buenos Aires.

Scelidotherium parodii fue fundado por Kraglievich (1923). Luego este mismo autor en 1934 menciona lo siguiente: "*La presente especie merece, en realidad, adaptarse en un subgénero Scelidotheridium (quizá un verdadero género), que constituye la forma de transición de Scelidodon a Scelidotherium" (ver Kraglievich, 1934). Esto fue advertido por Pascual *et al.* (1966) y elevan a la categoría de género a *Scelidotheridium* representado por una sola especie:*

Scelidotheridium parodii. Sin embargo, en las revisiones efectuadas por McDonald (1987), y McDonald y Perea (2002), no aceptaron esta postura a su vez incluyen a este taxón en el género *Scelidotherium*: *Scelidotherium parodii*.

Como fue mencionado anteriormente, hasta la realización de los trabajos de McDonald (1987), McDonald y Perea (2002) las especies *P. rothi* y *Scelidotheridium parodii* (= *Scelidotherium parodii* ver McDonald, 1987; McDonald y Perea, 2002) estaban representados primariamente por elementos del cráneo, aunque McDonald (1987) refiere algunas hemimandíbulas depositadas en el MACN a *Scelidotheridium parodii*.

6.4. Descripción, codificación e ilustración de los caracteres utilizados

A) Craneanos

0) Contorno del rostro en vista dorsal: en vista dorsal se observa que el cráneo presenta o un contorno subrectangular, por lo tanto el ancho de la región posterior es muy semejante al ancho del rostro, o un contorno subtriangular, dado porque el rostro presenta un ancho menor que la región posterior del cráneo (Lám. 43 Fig. 1).

Codificación:

0: subrectangular.

1: subtriangular.

1) Sección del rostro: en vista anterior se observa que los nasales, maxilares y palatinos presentan un contorno subcircular, o alternativamente subtriangular (Lám. 43 Fig. 2).

Codificación:

0: subcircular.

1: subtriangular.

2) Proceso lateral de los nasales [McDonald y Perea, 2002: carácter 3]: en

vista dorsal se observa que el proceso lateral de los nasales se extiende hasta el borde anterior del maxilar, o puede extenderse más anteriormente (Lám. 43 Fig. 3).

Codificación:

0: se detiene en el borde anterior del maxilar.

1: se extiende anteriormente.

3) Surco del paladar [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 6-7]: en vista palatal se observa un surco que se extiende en el plano sagital entre ambas series dentarias. Este surco puede estar ausente, o extenderse a largo de todo el palatino (Lám. 43 Fig. 4).

Codificación:

0: ausente.

1: se extiende a lo largo de toda del paladar.

4) Curvatura del paladar [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 8-9]: en vista lateral se observa el contorno del paladar a nivel de las series dentarias, que varía desde plano a fuertemente convexo (lámina 44 Fig. 1).

Codificación:

0: plana.

1: levemente convexa.

2: uniformemente convexa.

5) Relación del premaxilar con el maxilar [modificado de Gaudin, 2004: carácter 113]: en vista ventral se observa el grado de relación entre el maxilar con el premaxilar, en *Scelidotherium* presentan una relación más fuerte, a su vez en "*Scelidodon*", *Catonyx* y *Valgipes* esta relación es más débil (Lám. 44 Fig. 2).

Codificación:

0: ausente.

1: presente.

6) Posición de la sutura entre el maxilar y palatino: [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 4-5]: en vista palatal se observa que la sutura entre el maxilar y palatino puede variar en posición. En ocasiones es imposible observar este carácter ya que depende del estadio ontogenético del espécimen, en individuos adultos la sutura se pierde (Lám. 44 Fig. 3).

Codificación:

0: a nivel del Mf3-Mf4.

1: a nivel del Mf2-Mf3.

7) Longitud de la porción predentaria del paladar respecto de la longitud de la serie dentaria [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 11]: en vista ventral se observa que la longitud predentaria, distancia entre el punto más anterior del maxilar hasta el punto más anterior del Cf1, puede variar en longitud, en relación a la distancia de la serie dentaria. Esta medida se obtiene desde el punto más anterior del Cf1 (o su alvéolo) hasta el punto más posterior del Mf4 (o su alvéolo) (Lám. 44 Fig. 4).

Codificación:

0: menor longitud.

1: igual o mayor longitud.

8) Cresta sagital [modificado de Gaudin, 2004: carácter 93]: se observa en vista dorsal la presencia o ausencia de cresta sagital. Esta cresta se extiende a lo largo de la unión de los parietales sobre el plano sagital (Lám. 44 Fig. 5).

Codificación:

0: ausente.

1: presente.

9) Cresta media del basiesfenoides [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 12]: en vista ventral se observa, o nó, una cresta media sobre el plano sagital del basiesfenoides (Lám. 45 Fig. 1).

Codificación:

0: ausente.

1: presente.

10) Surco que separa el proceso paraoccipital y mastoideo [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 13]: en vista ventral se observa la presencia o ausencia de un surco que separa al proceso paraoccipital del proceso mastoideo (Lám. 45 Fig. 2).

Codificación:

0: ausente.

1: presente.

11) Sección del Cf1 [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 19]: en vista oclusal, la sección de este diente puede ser reniforme o subelíptico (Lám. 45 Fig. 3).

Codificación:

0: reniforme.

1: subelíptico, extendido en sentido mesiodistal.

12) Sección de los Mf1 a Mf3 [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 21]: en vista oclusal la sección de estos molariformes puede ser de forma subtriangular o subelíptico (Lám. 45 Fig. 4).

Codificación:

0: subtriangular.

1: subelíptico.

B) Mandibulares

13) Quilla mandibular [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 14]: en vista lateral se observa la presencia o ausencia de una quilla sagital mandibular (Lám. 46 Fig. 1).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

14) Inclinación de la rama mandibular [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 17]: en vista lateral se observa que el ángulo entre la rama mandibular y el plano oclusal de la serie dentaria varía (Lám. 46 Fig. 2).

Codificación:

0: entre 0° a 17°.

1: entre 20° a 28°.

15) Lóbulo vestibular del cf1 [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 22]: en vista oclusal se observa la ausencia o presencia de un lóbulo vestibular (Lám. 46 Fig. 3).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

16) Cóndilo mandibular [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 18]: en vista lateral el cóndilo mandibular puede estar por encima del nivel del plano oclusal de la serie dentaria, o al mismo nivel (Lám. 46 Fig. 4).

Codificación:

0: por encima del plano oclusal.

1: levemente al mismo nivel del plano oclusal.

C) Postcraneanos

17) Foramen entepicondileo del húmero [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 25]: en vista anterior se observa la presencia o ausencia de este foramen (Lám. 47 Fig. 1).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

18) Posición de la barra entepicondilar del húmero: en vista anterior se observa que en aquellos Scelidotheriinae que presentan el foramen

entepicondileo, la barra puede variar su orientación con respecto al eje de la diáfisis (Lám. 47 Fig. 2).

Codificación:

0: diagonal.

1: transversal.

19) Falange ungueal del dedo I de la mano [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 26]: en vista anterior se observa la presencia o ausencia de la falange ungueal del primer dedo de la mano (Lám. 47 Fig. 3).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

20) Contacto entre el McV y el unciforme [modificado de McDonald y Perea, 2002: carácter 27]: en vista anterior se observa la presencia o ausencia del contacto entre el McV y el unciforme (Lám. 47 Fig. 3).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

21) Forma de los márgenes medial y lateral del fémur: en vista anterior se observa que los márgenes medial y lateral pueden variar su forma (Lám. 47 Fig. 4).

Codificación:

0: márgenes rectos y paralelos.

1: márgenes cóncavos y divergentes distalmente.

22) Conexión de la faceta de la tróclea patellar con la del cóndilo medial y la del cóndilo lateral del fémur: en vista distal se observa la presencia de la conexión entre la faceta de la tróclea patellar con ambos cóndilos (Lám. 48 Fig. 1).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

23) Fusión distal y proximal entre la tibia y fíbula (Lám. 48 Fig. 2):

Codificación:

0: ausente.

1: presente.

24) Contacto entre las superficies articulares del cuboides y faceta sustentacular calcaneal: en vista proximal se observa la presencia o ausencia de contacto entre la superficie articular del cuboides y la faceta sustentacular calcaneal (Lám. 48 Fig. 3).

Codificación:

0: presente.

1: ausente.

Matriz generada y utilizada en el análisis

Caracteres / Taxones	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
<i>Nematherium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neonematherium flabellatum</i>	0	0	0	0	1	0	?	0	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Sibyllotherium guenguelianum</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Proscelidodon patrius</i>	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	?	1	1	0	0	0	0
<i>Proscelidodon rothi</i>	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Scelidotheridium parodii</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Scelidotherium leptocephalum</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1
<i>Scelidotherium bravardi</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?	1	0	0	0
" <i>Scelidodon</i> " <i>chiliensis</i>	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i>	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Catonyx cuvieri</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	0	0	0	0
<i>Valgipes bucklandi</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0

6.5. Descripción del análisis

Para el presente análisis se usaron en total 12 taxones: uno es el grupo externo ("outgroup") y los otros 11 constituyen el grupo interno ("ingroup"). Siguiendo a Perea y McDonald (1997), y McDonald y Perea (2002), se utilizó como grupo externo el género *Nematherium* (pero no se lo considera un esclidoterino); además, de acuerdo a Gaudin (2004), este género es el grupo hermano de los demás milodontinos. Por otro lado, el grupo interno está integrado por los siguientes taxones: *Neonematherium flabellatum*, *Sibyllotherium guenguelianum*, *Proscelidodon patrius*, *P. rothi*, *Scelidotheridium parodii*, *Scelidotherium bravardi*, *S. leptcephalum*, "*Scelidodon*" *tarijensis*, "*Sc.*" *chiliensis*, *Valgipes bucklandi*, *Catonyx cuvieri*. En este análisis no se incluyeron a *P. almagroi* y *P. gracillimus*, ambos taxones registrados durante el Huayqueriense, ya que de acuerdo con McDonald (1987), estas especies necesitan de una revisión.

Se utilizaron 25 caracteres morfológicos, de los cuales 17 son cráneo-dentarios y 8 postcraneanos. Todos los caracteres fueron tratados como desordenados, y se les asignó el mismo peso (1.0). Los caracteres morfológicos fueron extraídos del estudio de los materiales tipo y del mejor material disponible asignado a cada especie considerada en este estudio. Además, se consultaron las descripciones correspondientes a los mejores especímenes, entre ellos cabe destacar los estudios de Scott (1903-1904) sobre *Nematherium*; Scillato-Yané y Carlini (1998) sobre *Sibyllotherium guenguelianum*; Ameghino (1904) sobre *Neonematherium flabellatum*; Aramayo (1988) y Miño-Boilini *et al.* (2011) sobre *Proscelidodon*; Pujos (2000), Pujos y Salas (2004), Miño-Boilini *et al.* (2009) sobre "*Scelidodon*" *chiliensis*; Ameghino (1889) sobre *Scelidotherium* y Winge (1915) Cartelle *et al.* (2009) sobre *V. bucklandi* y *C. cuvieri*.

En el caso de aquellos estados de carácter que no se sabe cuál es su situación dado que no se preservaron materiales que los exhibieran fueron codificados como "?", a su vez se indicó como "-" aquellos caracteres no

aplicables. La matriz (25 caracteres por 12 taxones) fue construida a través del programa: *Nexus Data Editor*, versión 0.5.0 (R.D.M Page, 2001).

Los análisis fueron efectuados con el programa TNT (*Tree Analysis Using Parsimony*), versión 1.1. (Goloboff *et al.*, 2008) a través de la opción "implicit enumeration" dado el bajo número de terminales analizados (12 en este análisis). Según Morrone (2000), para algunos autores es muy importante poseer alguna prueba estadística que permita determinar la confianza de los resultados obtenidos, para calcular el soporte de cada clado se aplicó la opción "Symmetric resampling", realizando 1000 pseudoréplicas de la matriz.

El cladograma obtenido fue enraizado siguiendo la metodología propuesta por Farris (1982) (*Parsimonious outgroup*). La distribución de los caracteres homólogos en conjuntos restringidos (caracteres apomórficos) se determinó por medio del criterio de comparación con el grupo externo ("outgroup") (ver Watrous y Wheeler, 1981).

Como ya fue mencionado en párrafos más anteriores, el principal objetivo de este análisis es ver las relaciones de los Scelidotheriinae del Cuaternario, a su vez se acepta la hipótesis propuesta por varios autores previos sobre que esta subfamilia es un grupo natural (ver Patterson *et al.*, 1982; Gaudin, 2003; 2004).

6.6. Resultados

El análisis realizado arrojó como resultado un sólo árbol de máxima parsimonia, con un total de 34 pasos; un Índice de Consistencia (IC) de 0,765; un Índice de Retención (IR) de 0,8; y un Índice de Consistencia Reescalado (ICR) de 0,612.

Nodo A. En el presente análisis no se incluyeron los caracteres que sustentan la monofilia de los Scelidotheriinae, dado que estudios previos ya lo demostraron (ver Patterson *et al.*, 1982; Engelman, 1985; Gaudin, 2003, 2004).

Nodo B. Este clado está integrado por todos los Scelidotheriinae incluidos en este análisis excepto *Sibyllotherium guenguelianum*; se sustenta en que la curvatura palatal es levemente convexa (4¹).

Nodo C. Este clado está integrado por todos los Scelidotheriinae incluidos en este análisis excepto por *Sibyllotherium guenguelianum* y *Neonematherium flabellatum*; se sustenta por dos sinapomorfías: surco del palatino presente (3¹) y sección del Cf1 extendido en sentido mesiodistal (11¹).

Nodo D. Este clado está integrado por todos los Scelidotheriinae incluidos en este análisis excepto por *Sibyllotherium guenguelianum*, *Neonematherium flabellatum*, *Proscelidodon rothi*; se sustenta por una única sinapomorfía: cresta del basiesfenoides presente (9¹).

Nodo E. Este clado está integrado por *Catonyx cuvieri*, "*Scelidodon*" *tarijensis* y "*Scelidodon*" *chiliensis*; se sustenta por dos sinapomorfías: cresta sagital presente (8¹) y el cóndilo mandibular se encuentra al mismo nivel de la serie dentaria (16¹).

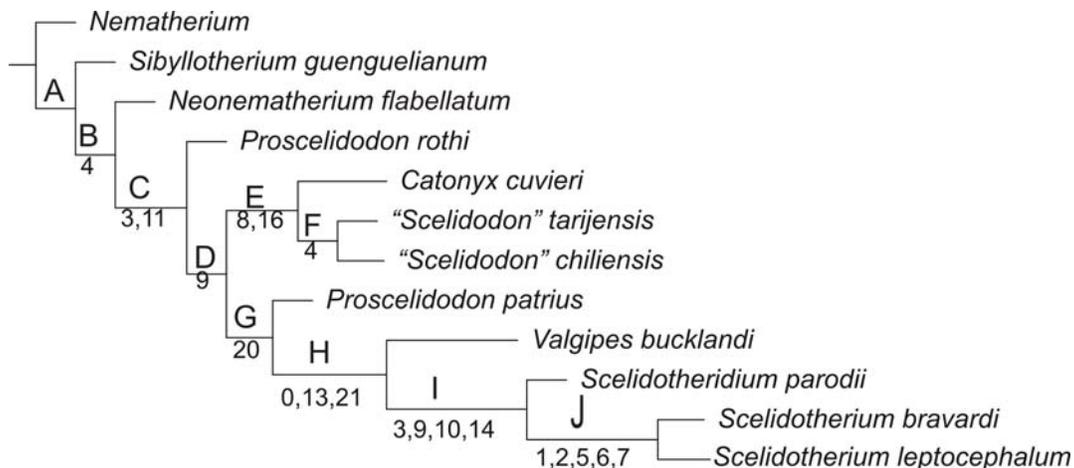
Nodo F. Este clado está integrado por "*Scelidodon*" *tarijensis* y "*Scelidodon*" *chiliensis*; se sustenta por una única sinapomorfía: curvatura del paladar es uniformemente convexa (4²).

Nodo G. Este clado está integrado por *P. patrius*, *Valgipes*, *Scelidotheridium* y *Scelidotherium* se sustenta por una única sinapomorfía: ausencia de contacto entre el McV y el unciforme (20¹).

Nodo H. Este clado está integrado por *Valgipes*, *Scelidotheridium* y *Scelidotherium* sustentado por tres sinapomorfías: sección del rostro en vista dorsal es subtriangular (0¹), quilla mandibular ausente (13¹) y la forma de los márgenes medial y lateral del fémur es cóncava y divergente distalmente (21¹).

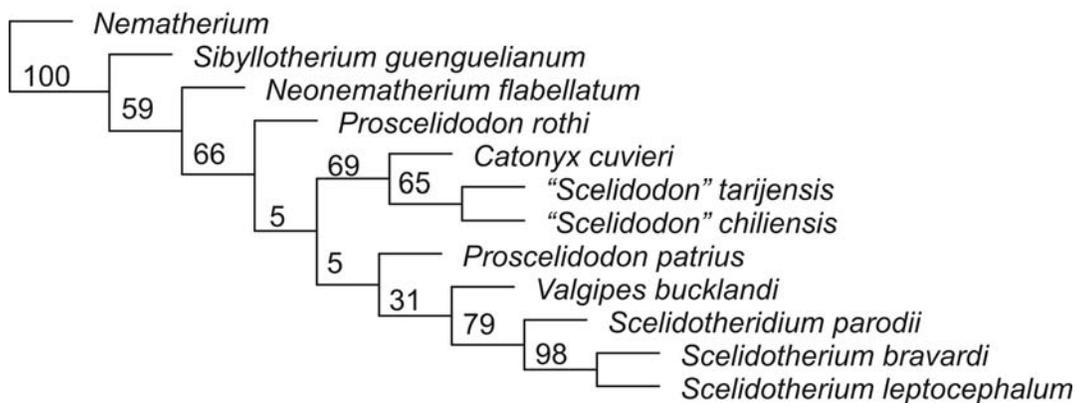
Nodo I. Este clado está integrado por *Scelidotheridium* y *Scelidotherium* sustentado por cuatro sinapomorfias: surco palatino ausente (3⁰), ausencia de cresta media del basiesfenoides (9⁰), ausencia del canal entre el proceso paraocipital y mastoideo (10⁰), e inclinación de la porción anterior de la rama mandibular entre 0° a 17° (14⁰).

Nodo J. Este clado está integrado por *Scelidotherium bravardi* y *Scelidotherium leptcephalum*, sustentada por cinco sinapomorfias: contorno del rostro en vista anterior es subtriangular (1¹), proceso lateral de los nasales se extiende anteriormente (2¹), unión del premaxilar con el maxilar presente (5¹), posición de la sutura entre el maxilar y palatino a nivel de los Mf2-Mf3, y longitud de la porción pre dental del paladar igual o mayor longitud que la longitud de la serie dentaria (7¹).



Árbol de máxima parsimonia. Las letras indican los nodos y los números las sinapomorfias.

GC values, 1000 replicates, cut=1 (tree 0) - Symmetric Resampling (P=33)



Los números en los nodos indican los valores de "Symmetric Resampling".

6.7. Discusión de los resultados

De los 25 caracteres utilizados en el presente análisis, 4 resultaron no ser informativos para resolver las relaciones internas de los Scelidotheriinae, por lo tanto su exclusión no debería afectar las relaciones planteadas entre ellos. Estos son: el carácter 17, que es una autapomorfía de *C. cuvieri*, los caracteres 22 y 23 son autapomorfías de *V. bucklandi*, y el carácter 24 es una autapomorfía de *S. leptcephalum*. Si bien por el momento estos caracteres no son informativos son útiles para definir a estos taxones.

Neonematherium flabellatum y *Sibyllotherium guenguelianum* presentan un porcentaje alto de entradas faltantes (60% y 44% respectivamente) y son los más plesiomórficos del grupo interno. *Sibyllotherium guenguelianum* es el grupo hermano de los demás scelidoterinos. Las dos especies de *Proscelidodon* incluidas en este análisis no están relacionadas entre sí, por lo tanto *Proscelidodon* es polifilético. En tanto *P. rothi* también presenta un alto porcentaje de entradas faltantes (52%) y aparece como el grupo hermano del clado que finaliza con las especies de "Scelidodon" y *P. patrius* con el que lo hace con las de *Scelidothorium*. El clado que incluye a las especies de "Scelidodon" tiene como grupo hermano a *Catonyx cuvieri*, a su vez el clado que incluye a especies de *Scelidothorium* tiene como grupo hermano a *Scelidothoridium parodii*. Por otro lado, "Scelidodon" y *Scelidothorium* se presentan como sendos grupos naturales, y con historias filogenéticas independientes diferenciadas desde el Terciario. *Scelidothoridium parodii* es el grupo hermano de *Scelidothorium bravardi* y *S. leptcephalum*.

En cuanto a la diversidad de géneros cuaternarios, este análisis apoya la individualización de cuatro diferentes, *Catonyx*, "Scelidodon", *Valgipes* y *Scelidothorium*.

De acuerdo al estudio realizado en este trabajo de Tesis los Scelidotheriinae pleistocenos provendrían de tres líneas diferentes de taxones terciarios.

CAPÍTULO 7

7. PALEOBIOGEOGRAFÍA DE LOS SCELIDOTHERIINAE

La historia biogeográfica de los Scelidotheriinae parece restringirse a América del Sur, teniendo en cuenta que todos los hallazgos de esta subfamilia están restringidos a este continente (mapa 1).

Los primeros registros de Scelidotheriinae son controvertidos, y depende de qué géneros y especies se incluyan en dicha subfamilia (Miño-Boilini y Carlini, 2009). Desde el punto de vista cronológico, en este trabajo se sigue la hipótesis de Hoffstetter (1958) y Scillato-Yané (1977), según estos autores el primer registro certero de una especie de Scelidotheriinae es del Mioceno medio de la localidad de Laguna Blanca, provincia de Santa Cruz, Argentina (mapa 1) y corresponde a *Neonematherium flabellatum*, de Edad "Friasense" (sentido amplio). El "Friasense" (ca.16 a 12 Ma Marshall *et al.*, 1977) estaría integrado por tres faunas sucesivas, Colloncureense, Laventense y Mayoense (ver Scillato-Yané y Carlini, 1998). Esteban (1991) menciona la presencia de *Neonematherium* procedente de El Molle, Valle del Cajón, Fm. El Morterito (Mioceno tardío), provincia de Catamarca (mapa 1). Por lo tanto, hasta el momento *Neonematherium*, fue hallado en las provincias de Santa Cruz y Catamarca (mapa 1).

Los escelidoterinos de La Venta (Colombia) (mapa 1) no han sido estudiados en profundidad, aunque existen las contribuciones de Hirschfeld (1985) y McDonald (1997). La asignación que realizó Hirschfeld (1985), es cf. *Neonematherium* Hirschfeld (1985: 36) y a un escelidoterino de gran tamaño (Hirschfeld, 1985: 39). A su vez McDonald (1997) citó la presencia de *N. flabellatum*, lamentablemente no figuró ningún material de esta especie, ni dió mayores detalles acerca de la asignación.

Otro escelidoterino del Mioceno medio aunque más moderno que *Neonematherium*, de la localidad de Cerro Guenguel, provincia de Santa Cruz es *Sibyllotherium guenguelianum* que proviene de la Fm. El Pedregoso ("Mayoense") (ver Scillato-Yané y Carlini, 1998) (mapa 1). De acuerdo a

Scillato-Yané y Carlini (1998) este escelidoterino es muy importante y abre nuevas perspectivas relacionadas a la divergencia Mylodontinae-Scelidotheriinae.

En síntesis, los registros certeros de escelidoterinos del Mioceno medio provienen de las provincias de Santa Cruz y Catamarca, Argentina (Scillato-Yané y Carlini, 1998; Esteban, 1991) (mapa 1).

Para sedimentitas miocenas de Perú, recientemente, Antoine *et al.* (2007) mencionan la presencia de un escelidoterino del Laventense (Mioceno medio) de "Fitzcarrald local fauna", sin embargo, no determinan a que género corresponde.

Hasta el momento no se han mencionado registros de escelidoterinos de Edad Chasiyuense (Mioceno tardío).

Durante el lapso comprendido entre el Mioceno tardío y Plioceno medio, los registros de escelidoterinos están representados por el género *Proscelidodon*, este género estaría restringido a los actuales territorios de Bolivia y Argentina (Anaya y MacFadden, 1995; Cione y Tonni, 1996) y probablemente en Uruguay (Corona y Perea, 2010 b).

A su vez *Proscelidodon* fue citado en la localidad de Inchasi, Bolivia (Anaya y MacFadden, 1995) (mapa 1), de acuerdo a la revisión efectuada por Cione y Tonni (1996) esta localidad boliviana es asignada al Piso/Edad Chapadmalalense y no al Montehermosense como fuera sugerido previamente por Anaya y MacFadden (1995). Anaya y MacFadden (1995) asignaron el material a *P. patrius*, y de acuerdo a la esta revisión no correspondería a dicha especie, más probablemente corresponda a una posible nueva especie (Miño-Boilini *et al.*, 2011).

Para el Huayqueriense (ca. 9 a 7,2 Ma, Mioceno tardío, Cione *et al.*, 2007) de Argentina se registra la especie: *P. almagroi*, el material tipo procede de la localidad de Andalhuala provincia de Catamarca. Además McDonald (1987) menciona que fue hallado en la provincia de Buenos Aires, más precisamente de la "Laguna de los Paraguayos, partido de Adolfo Alsina" (McDonald, 1987). La otra especie citada para el Huayqueriense es *P. gracillimus* cuyo material tipo procede de las Huayquerías, Mendoza (Rovereto,

1914). McDonald (1987) registró a *P. gracillimus* en las localidades de Salinas Grandes de Hidalgo, La Pampa y Guamini y Lago Epecuén, Buenos Aires. En síntesis, hasta el momento ambas especies huayquerienses son endémicas de Argentina.

Durante el lapso Montehermosense (ca. 7,2 a 5 Ma Mioceno tardío-Plioceno temprano, Cione *et al.*, 2007) se registra *P. patrius* en la provincia de Buenos Aires (Ameghino, 1888; Scillato-Yané *et al.*, 1995), esta especie es la mejor caracterizada, y mejor representada en cantidad y calidad de materiales (Miño-Boilini *et al.*, 2011). El material tipo procede la localidad Monte Hermoso (Buenos Aires) de la Fm. Monte Hermoso.

Según Cione y Tonni (1996) para el Chapadmalalense (ca. 5 a 3 Ma Plioceno temprano-medio, Cione *et al.*, 2007) de Buenos Aires se registra *P. patrius*.

Otras especies mencionadas para el Chapadmalalense tardío son *P. rothi*, el material tipo procede de Barranca de los Lobos, Buenos Aires (Kraglievich, 1923) y *Scelidotheridium parodii*, el material tipo procede del arroyo Durazno, en cercanías de Miramar, Buenos Aires (Kraglievich, 1923).

En síntesis, para el Chapadmalalense se registran tres scelidoterinos: *P. patrius*, *P. rothi* y *Scelidotheridium parodii*.

Rodríguez-Brizuela y Tauber (2006) mencionan la presencia de cf. *Proscelidodon* en La Rioja, procedente de los niveles inferiores de la Fm. Toro Negro (Plioceno inferior), que estaría representado por elementos del postcráneo.

En Argentina, durante el lapso Huayqueriense - Chapadmalalense, los Scelidotheriinae tienen una importante radiación y diversidad específica. Probablemente estimulado por el predominio de ambientes abiertos denominada "Edad de las planicies australes" (ver Ortiz-Jaureguizar, 1998; 2001), que finaliza en el Chapadmalalense (Pascual y Bondesio, 1982).

De acuerdo al estudio realizado por Carlini *et al.* (2000) sobre los perezosos terrestres del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, indican que la diversidad de tardigrados es mucho mayor que cualquier otra unidad miocena tardía-pliocena de Argentina. Sin

embargo, sólo se menciona la presencia de un Scelidotheriinae indet. (Carlini *et al.*, 2000: 15 cuadro 1). Como se menciono anteriormente (ver capítulo 5) *Scelidotherium bellulum* es considerado un Scelidotheriinae indet.

Hasta el momento no se han citado escelidoterinos en Piso/Edad Marplatense (Cione y Tonni, 2005).

Durante el Cuaternario los escelidoterinos están representados por los siguientes géneros: *Scelidotherium*, "*Scelidodon*", *Catonyx*, y *Valgipes*. Todos estos taxones son considerados eminentemente pleistocenos y se habrían diferenciado en los comienzos del Pleistoceno (ca. 2,588 Ma). A continuación se trata cada uno de los géneros cuaternarios considerados válidos en este trabajo de Tesis.

El género *Scelidotherium* se registra en sedimentitas del Pleistoceno del actual territorio de Argentina y Uruguay (Miño-Boilini y Carlini, 2009; Corona y Perea, 2010 a y b) (mapa 2).

En Argentina (mapa 2), *Scelidotherium* se registra en las provincias de Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Salta, San Luis, Santa Fe y Formosa. Sin embargo, los mejores registros en cantidad y calidad de especímenes proceden la región Pampeana (más precisamente Buenos Aires y Córdoba), por lo que estuvo seguramente adaptado a ambientes áridos y fríos (Cione y Tonni, 1995 a). Los registros fuera de esta región son muy escasos en áreas que durante la mayor parte del Cuaternario (e.g.: Mesopotamia argentina, sector occidental de Uruguay y sur de Brasil) poseyeron climas más húmedos y cálidos (Carlini *et al.*, 2004; 2008 c; Ferrero y Noriega, 2009; Tonni, 2009 a), por lo tanto el género tendría una mayor tolerancia ecológica.

Como fue mencionado anteriormente (ver capítulo 2) y desde una perspectiva paleoclimática, durante el último millón de años se han observado al menos 15 ciclos glaciales-interglaciales, especialmente a partir de la Gran Glaciación Patagónica (GPG, ca. 1168-1016 ka; ver Rabassa *et al.*, 2005; Soibelzon y Tonni, 2009). Cione *et al.* (2007) en el Ensenadense citan en la región Pampeana, los últimos registros de grandes mamíferos indicadores de condiciones cálidas y húmedas. A su vez Cione *et al.* (2007 y bibliografía allí

citada) mencionan que en los niveles del Ensenadense (<0,98->0,78 Ma) existen registros de micromamíferos que indicaron condiciones frías y áridas.

En este contexto, la especie más antigua de *Scelidotherium* es *S. bravardi* (Miño-Boilini y Carlini, 2009), registrada en las "Toscas" del Río de la Plata, Buenos Aires, Argentina, procedente de la Fm. Ensenada que de acuerdo a Soibelzon *et al.* (2008 a) se ha depositado probablemente durante el evento Jaramillo (cron C1r 1n, ca. de 1 Ma).

Scelidotherium bravardi fue mencionado por Rusconi (1936) para el Ensenadense, sin embargo, no fue considerado en contribuciones de otros de autores (e.g.: Scillato-Yané *et al.*, 1995; Cione *et al.*, 1999; Carlini y Scillato-Yané, 1999). A partir de la presente revisión, hasta el momento su distribución geográfica está circunscripta primariamente a depósitos en las ciudades de Buenos Aires, La Plata y Mar del Plata, siempre en sedimentos ensenadenses. Sin embargo, esta especie se registra en el Pleistoceno de la localidad de Villa Larca, provincia de San Luis (Miño-Boilini y Carlini, 2009).

Para el Bonaerense-Lujanense (ca. 0,4 Ma 8,5 ka, Pleistoceno medio-Holoceno temprano; Cione *et al.*, 2007), la única especie es *S. leptcephalum*. Sin embargo, esta especie poseyó, a diferencia de *S. bravardi*, una distribución geográfica más amplia en el actual territorio de Argentina. *Scelidotherium leptcephalum* está bien representado en la región Pampeana (Buenos Aires y Córdoba) en cantidad y calidad de especímenes preservados.

Fuera de Buenos Aires, *S. leptcephalum* fue registrada en localidad de Elena, provincia de Córdoba, en la Fm. La Invernada (Cruz *et al.*, 2010), en Bella Vista, provincia de Corrientes, de la Fm. Toropí (Miño-Boilini y Carlini, 2009) y en Rosario de la Frontera, provincia de Salta (Esteban *et al.*, 1992). Sin embargo, excepto los registros de las provincias de Córdoba y Buenos Aires, en las provincias mencionadas los especímenes son escasos y fragmentarios o en algunos casos se encuentran extraviados. En la localidad de Charata, provincia de Chaco, el espécimen es asignado a *Scelidotherium* sp.

Un interesante espécimen fue hallado recientemente del Pleistoceno tardío de Villa Escolar, provincia de Formosa, de la Fm. Río Bermejo, este es el primer registro de *S. leptcephalum*. En el norte de la Argentina este registro es

el más completo y mejor preservado del mencionado taxón, ampliando notablemente su distribución geográfica.

En Uruguay, fue mencionado por vez primera por Mones y Francis (1973); de acuerdo a ellos, se cita la presencia de *Scelidotherium* sp. en tres localidades de Uruguay, sin embargo, no refieren los materiales. Más recientemente, Corona y Perea (2010 a y b) corroboran la presencia de *Scelidotherium* cf. *S. leptcephalum*, en Mercedes, Soriano, en la Fm. Dolores (Pleistoceno tardío) de esta manera amplían la distribución de taxón.

En Brasil, Bombín (1976) mencionó la presencia de *S. leptcephalum*, en la Fm. Touro Passo (Pleistoceno superior) de Rio Grande do Sul, sin embargo, nunca refirió el material. Una reciente revisión realizada por Kerber y Oliveira (2008: 61) indicó que no se ha podido localizar el material referido a dicho taxón.

En Paraguay, Hoffstetter (1978: 33) mencionó la presencia de *Scelidotherium*, sin embargo, para este autor este género incluye además a *Scelidodon*, lamentablemente ese material no fue localizado.

En síntesis, fuera del la territorio de Argentina, *Scelidotherium* fue mencionado en otras localidades, sin embargo, en la mayoría de los casos existe poca certeza de la asignación, o bien no figuraron el material o indicaron su repositorio.

En cuanto "*Scelidodon*" (mapa 3), se registra en sedimentitas del Pleistoceno de Argentina, Bolivia, Uruguay, Chile, Perú y Ecuador (Pujos, 2000; McDonald y Perea, 2002, Miño-Boilini y Carlini, 2009). En Argentina en las provincias de Buenos Aires, Corrientes, Córdoba, Salta, Tucumán, Entre Ríos y San Luis.

Más precisamente para la Argentina, desde un punto de vista cronológico y bioestratigrafico, fue ampliamente aceptada la hipótesis que consideraba a *Scelidodon* restringido al Ensenadense en la región Pampeana (Cione y Tonni, 1995 a y b, 1999 y 2005; Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999), representado por *Scelidodon capellini*.

McDonald (1987) y McDonald y Perea (2002) también restringen el biocrón de "*Scelidodon*" *tarijensis* (= *Catonyx tarijensis*) al Ensenadense procedentes de Argentina, Bolivia y Uruguay.

Soibelzon *et al.* (2008 b) realizaron una importante revisión de los vertebrados fósiles de las "Toscas" del Río de la Plata, provincia de Buenos Aires. Sólo hallaron dos especímenes asignados a *Scelidodon* (MACN 994 y 995), ambos ejemplares fueron estudiados en esta revisión, y son asignados a "*Sc.*" *tarijensis*. Teniendo en cuenta a Soibelzon *et al.* (2008 b) y a la revisión de la mayoría de los especímenes de esa localidad, los demás registros corresponden a Scelidotheriinae indet. (materiales muy fragmentarios de escaso valor diagnóstico o juveniles) y a *Scelidotherium* sp.

Un espécimen en buen estado de preservación es MMP 1267 procedente del norte de la ciudad de Mar del Plata, que fue estudiado por McDonald (1987), McDonald y Perea (2002) y asignado a "*Sc.*" *tarijensis* (= *Catonyx tarijensis*). Estos autores mencionan que dicho material procede del Ensenadense. Sin embargo, la etiqueta que acompaña al material dice que fue exhumado de la calle Roldan a 6 m de profundidad. Por lo tanto, teniendo en cuenta la profundidad en que fue hallado y la opinión de Federico Islas (com. pers. 2008) es altamente probable que las sedimentitas correspondan en realidad al Bonaerense y no al Ensenadense (Miño-Boilini y Carlini, 2009).

Otro material en buen estado de preservación es el MD-97-23 que es asignado a "*Sc.*" *tarijensis* y procede la localidad de Playa del Barco, Bahía Blanca (Buenos Aires). Proviene de un conglomerado que, según Tomassini *et al.* (2009), es asignado al Bonaerense.

Existe otro espécimen (MACN 9653) que de acuerdo a la etiqueta procede de Quequén Salado es asignado a "*Scelidodon*" cf. "*Sc.*" *tarijensis*. El material fue coleccionado por L. Kraglievich, L. Parodi y S. Romero, en una excursión realizada en 1925 a la localidad de Tres Arroyos (Buenos Aires, Argentina), y proceden de las barrancas del río Quequén Salado, cerca de "Paso del Médano", en arenas fluviales, "Pampeano superior", según figura en la ficha de dicho material. Los primeros estudios geológicos efectuados en las barrancas del río Quequén (RQS), fueron realizados por Frenguelli (1928). Sin

embargo, los mamíferos fósiles de este área, se conocen desde aproximadamente 1924 (Fidalgo *et al.*, 1975). A base de los distintos perfiles geológicos efectuados por Fidalgo *et al.* (1975), Pardiñas *et al.* (1996), Mormeneo (2005), Schillizzi *et al.* (2005, 2006), a lo largo de las barrancas, tanto de la margen izquierda como de la derecha, coinciden en que los sedimentos pleistocenos, corresponden al Pleistoceno tardío-Holoceno temprano. Sin embargo, estas unidades litoestratigráficas pleistocenas, están suprayacentes sobre sedimentos del Plioceno (ver Goin *et al.*, 1995).

Hasta el momento, los sedimentos pliocenos, corresponden en principio al Plioceno inferior a medio (Goin *et al.*, 1995; Schillizzi *et al.*, 2006), posiblemente según Goin *et al.* (1995 y bibliografía allí citada) abarca las Edades Montehermosense-Chapadmalalense. Las unidades pleistocenas, según los trabajos geológicos (Frenguelli, 1928; Pardiñas *et al.*, 1996; Schillizzi *et al.*, 2005, 2006; Mormeneo, 2005), y sobre la fauna recolectas en el RQS (Pardiñas *et al.*, 1996, Soibelzon *et al.*, 2005, Aramayo, 2006), indican una edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano, Cione y Tonni, 2005). Además, en la literatura hoy vigente, no hay evidencia (e.g.: litológica, mamíferos típicos del Piso/Edad Ensenadense) que sugiera la existencia de sedimentos ensenadenses en RQS.

Por lo expuesto para en la región Pampeana existen registros de "*Scelidodon*" *tarijensis* procedente de las "Toscas" del Río de la Plata, (MACN 994, 995), procedente de la Fm. Ensenada.

Además, existen dos especímenes de esta especie que provienen del Bonaerense, y el espécimen de "*Scelidodon*" cf. "*Sc.*" *tarijensis* del Pleistoceno tardío. Por lo tanto "*Scelidodon*" no estuvo restringido en la región Pampeana al Ensenadense.

Los especímenes CTES-PZ 1690 (cráneo parcial) y CTES-PZ 7151 (cráneo bastante completo), ambos materiales asignados con seguridad a "*Scelidodon*", provienen de la Fm. Toropí, Corrientes. Los mamíferos fósiles pleistocenos de esta provincia proceden de las formaciones Toropí y Yupoi que, de acuerdo a dataciones OSL (*Optically Stimulated Luminescence*) en muestras analizadas obtenidas en la base de la Fm. Toropí y el techo de la Fm.

Yupoí en el área tipo (arroyo Toropí, Bella Vista) dieron edades aproximadamente de 58 y 28 ka AP (Tonni, 2009 a).

En síntesis, los especímenes CTES-PZ 1690 y CTES-PZ 7151 son referidos a "*Sc.*" *tarijensis*.

"*Scelidodon*" *tarijensis* fue hallada en las provincia de Buenos Aires, Córdoba, Corrientes y Salta, y fuera del territorio de Argentina se encuentra en sedimentitas del Pleistoceno de Bolivia, en las localidades del valle de Tarija y Padcaya. Según la reciente revisión realizada por Coltorti *et al.* (2007) reconocen la Fm. Tolomosa, en las localidades antes mencionadas, y refieren edades comprendidas entre 44 ka y 21 ka AP. También la especie es registrada en el Cuaternario de Uruguay (McDonald y Perea, 2002).

"*Scelidodon*" *chiliensis* fue hallado en la provincia de San Luis, procedente de la Fm. Uspara, asignada al Lujanense (Miño-Boilini *et al.*, 2009) además en el Pleistoceno tardío de Tafi Viejo provincia de Tucumán. Fuera del territorio argentino fue registrada en el Pleistoceno tardío de Bolivia (Ulloma), Chile (Tarapacá), Perú y Ecuador (La Carolina).

Desde una perspectiva biogeográfica, el hallazgo de "*Sc.*" *chiliensis* en la Argentina amplía notablemente la distribución geográfica de la especie, en tanto sus registros previos provienen sólo de sedimentos del Pleistoceno tardío de Bolivia, Chile, Ecuador y Perú (McDonald, 1987; Pujos, 2000; McDonald y Perea, 2002; Pujos y Salas, 2004). Es la especie de "*Scelidodon*" de mayor distribución latitudinal, ya que "*Sc.*" *tarijensis* sólo se registra con seguridad en el Pleistoceno de Argentina, Bolivia y Uruguay (McDonald, 1987; Werdelin, 1991; McDonald y Perea, 2002). Probablemente la extensión al Este de "*Sc.*" *chiliensis* coincida con alguno de los repetidos y antagónicos pulsos de variación climática asociada a cambios del nivel del mar, que favorecieron el corrimiento de la franja de continentalidad climática en esa dirección (ver Cione *et al.*, 2005; Soibelzon *et al.*, 2006 b).

Los materiales que sirvieron para fundar la especie "*Sc.*" *chiliensis* proceden de Tamarugal (Tarapacá) (ver Lydekker, 1886, Casamiquela, 1970; McDonald, 1987; Pujos, 2000; entre otros). Esta localidad está situada al Norte de Chile, y la edad estimada corresponde al Pleistoceno tardío-Holoceno

temprano (ver Casamiquela, 1970). Las condiciones ambientales imperantes en el área sugieren un área semidesértica (Casamiquela, 1970). En este sentido, cabe destacar que para este mismo lapso, recientemente Moreno (2000) y Zurita *et al.* (2004) señalan que para el centro norte de este país, existen evidencias que indican condiciones áridas a muy áridas. Sin embargo, hacia el sur las condiciones fueron más similares a las actuales (a partir de los 9,9 ka AP) (Moreno, 2000; Zurita *et al.*, 2004).

Otras menciones de esta especie en el actual territorio de Chile fueron realizadas por Casamiquela (1967, 1969), a base del estudio de restos procedentes de sedimentos del Pleistoceno tardío de Santiago de Chile (centro de Chile). Hasta el momento, los registros de la especie en Chile corresponden con seguridad a sedimentos del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (ver Casamiquela, 1967, 1970), y en particular a aquellos de las cercanías de Santiago. Singularmente, estos se encuentran prácticamente a la misma latitud (ca 33° 33' de latitud S y 70° 38' de longitud O) que el ejemplar de Merlo, San Luis, Argentina (Miño-Boilini *et al.*, 2009). Por lo tanto, los hallazgos de Santiago (Chile) y el de San Luis (Argentina) constituyen los registros más australes de "*Sc.*" *chiliensis*, y en ambos casos corresponden a sedimentos del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

La Cordillera de los Andes seguramente actuó como una importante barrera paleobiogeográfica para algunas especies aunque, sin embargo, podría haber actuado como un corredor de dispersión para otras (*e.g.*: camélidos) (ver Casamiquela, 1969). Probablemente este sea el caso de "*Sc.*" *chiliensis*, teniendo en cuenta que es una especie que se distribuyó frecuentemente en la región Andina y Sub-Andina (McDonald, 1987; Pujos, 2000; Pujos y Salas, 2004), alcanzando hacia el sur hasta Chile central (Casamiquela, 1967, 1999).

Como se mencionó, es también probable que en algún momento del Lujanense, coincidente con el corrimiento de la franja de continentalidad hacia el Este, la especie "*Sc.*" *chiliensis* haya encontrado condiciones propicias que fomentaron su dispersión al oriente de la Cordillera. Este corrimiento podría haber sucedido como consecuencia de la caída del nivel del mar (*e.g.* estadio isotópico 2), ocurrida repetidamente en el Pleistoceno tardío (ver Rabassa *et*

al., 2005) y que durante el Último Máximo Glacial (ca 21-18 ka AP) tuvo una de sus máximas expresiones, provocando el concomitante desplazamiento de costas orientales del actual territorio de la Argentina varios cientos de kilómetros al Este (Cione *et al.*, 2005; Soibelzon *et al.*, 2006 b).

En síntesis, la presencia de "*Sc.*" *chiliensis* en el centro de la Argentina podría haber ocurrido de acuerdo a dos hipótesis, considerando que la inmensa mayoría de los registros se encuentran fuera de esa zona, y concentrados especialmente en el centro y norte de Chile, en Bolivia, en Perú y Ecuador: 1) Casamiquela (1969: 146-147) propone que el ingreso de mamíferos pleistocenos al actual territorio de Argentina podría haber ocurrido a través de las regiones más australes de la cordillera (e.g.: cérvidos y camélidos), en donde la altitud es menor (ca 2000 m.s.n.m). En concordancia con esto, Moreno *et al.* (1994) mencionan la posible conexión biogeográfica (37°45'S, 72°44'O) por un corredor Trans-Andino situado en la Cordillera de Nahuelbuta, que coincide en latitud con los dos registros más australes "*Sc.*" *chiliensis* (Santiago, Chile y San Luis, Argentina). De alguna manera, esta conexión podría haber sido utilizada por esta especie para dispersarse en territorio argentino. Una situación similar fue planteada por Moreno *et al.* (1994) y Frassinetti y Alberdi (2005), quienes proponen que esta posible ruta biogeográfica fue utilizada para el arribo de *Stegomastodon* Pohlig, 1912, hacia Chile, desde la región Pampeana de la Argentina. A su vez, Labarca y López (2006) coinciden también con esta hipótesis, analizando el registro de *Glossotherium*, en Chile, en cercanías de la localidad de Lonquimay, Malleco (Casamiquela, 1969, 1999; Moreno *et al.* 1994; Labarca y López, 2006) y 2) otros autores (Powell *et al.*, 1993; Casamiquela, 1999; Zurita *et al.*, 2004) plantean que el corredor andino del sur de Bolivia, podría haber sido utilizado como una vía de dispersión hacia el actual territorio de Chile (e.g.: *Antifer*, *Palaeolama*, Nothrotheriinae entre otros) (ver Powell *et al.*, 1993; Zurita *et al.*, 2004).

En síntesis, "*Sc.*" *chiliensis* estuvo restringida a sedimentos del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano de Argentina, Bolivia, Chile, Ecuador y Perú.

En cuanto a la distribución geográfica de los esclidoterinos pleistocenos eminentemente intertropicales, *Catonyx* y *Valgipes* (mapa 4), por el momento sólo han sido hallados en el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano del actual territorio de Brasil, cabe mencionar que ambos géneros son considerados monotípicos.

Más precisamente *C. cuvieri* en Brasil fue hallado en el Estados de Minas Gerais (Lagoa Santa), en Rio Grande do Sul ("Concheiro y arroyo Chuí, ver Lopes y Pereira, 2010), Iporanga y Sergipe (Dantas y Zucon, 2007; Cartelle *et al.*, 2009). Además recientemente fue mencionado en São Paulo (ver Ghilardi *et al.*, 2011).

Más recientemente, Corona y Perea (2010 b) registran con dudas esta especie para el Pleistoceno tardío de Uruguay, procedente del Departamento de Canelones, de la Fm. Dolores (Pleistoceno tardío); a su vez estos autores mencionan que los esclidoterinos del actual territorio de Uruguay son escasos en la frecuencia de hallazgos.

En cuanto a *Valgipes bucklandi* se registra hasta el momento sólo en tres localidades de Brasil: Lagoa Santa, Bahia y Piauí (Guerin y Faure, 2004; Cartelle *et al.*, 2009). Por lo tanto *C. cuvieri*, poseyó una distribución geográfica más amplia en el actual territorio de Brasil y probablemente se extendió al Uruguay.

CAPÍTULO 8

8. DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

Se discuten aquí los resultados más destacables de este trabajo de Tesis: sistemáticos, nomenclaturales, anatómicos, paleobiogeográficos y bioestratigráficos.

Los Scelidotheriinae no han recibido la "atención" que han tenido otros grupos de xenartros por parte de los investigadores.

A partir de la revisión realizada en esta Tesis, se hallaron numerosos materiales inéditos, fundamentalmente de sedimentitas cuaternarias de la Argentina, sumado a otros nuevos registros de Perú (Pujos y Salas, 2004), Brasil (Cartelle *et al.*, 2009) y Uruguay (Perea *et al.*, 2006; Corona y Perea, 2010 a y b), que fueron asignados a los taxones que considero válidos.

Desde un punto de vista sistemático, se reconocen como válidos en este trabajo de Tesis un total de cuatro géneros y seis especies para el lapso Pleistoceno-Holoceno: *Scelidotherium leptcephalum*, *Scelidotherium bravardi*, "*Scelidodon*" *tarijensis*, "*Scelidodon*" *chiliensis*, *Catonyx cuvieri* y *Valgipes bucklandi*.

Como fue mencionado anteriormente desde el punto de una óptica nomenclatural he identificado las siguientes cuestiones:

La fecha exacta de publicación de *Scelidotherium* es Owen, 1839 (ver Mones, 1985) y no Owen, 1840 como lo indican varios autores (Pascual *et al.*, 1966; McDonald, 1987; Scillato-Yané *et al.*, 1995; entre otros).

La fecha exacta de publicación de *Valgipes* es Gervais, 1873 (ver Mones, 1986) y no Gervais, 1874 como lo sugieren Cartelle *et al.* (2009).

Según McDonald (1987) la especie tipo de *Catonyx* Ameghino, 1891 es *C. cuvieri* (Lund), 1839. Sin embargo, cuando Ameghino (1891) erigió *Catonyx* designó expresamente a *Platyonyx brongniartii* como especie tipo, según el siguiente texto: "Catonyx. Nombre nuevo en sustitución de *Platyonyx* Lund, 1842, por estar empleado con anterioridad (*Platyonyx* Schönh. 1836, género de coleop."... "Sustitúyase por consiguiente el nombre de Lund por Catonyx, cuya especie típica es Catonyx Brongniarti = Platyonyx Brongniartii Lund;...." (ver además Hoffstetter, 1952: 104). Esta situación no fue advertida por McDonald

(1987) e indicó que la especie tipo de *Catonyx* era *Megalonyx cuvieri* Lund, 1839. Tal confusión podría corresponder a que, *Platonyx brongniartii* Lund, 1842 es un sinónimo posterior de "*Megalonyx*" *cuvieri*, sin embargo, esta situación no convierte a "*Megalonyx*" *cuvieri* en especie tipo de *Catonyx*.

A su vez, McDonald (1987) propone usar el nombre de *Catonyx* Ameghino, 1891 e incluir en este género las especies que se encontraban en *Scelidodon* Ameghino, 1881. McDonald (1987) indicó que el material tipo del género (*Scelidodon copei*), corresponde en realidad a *Scelidothorium* Owen, 1840. Para este autor *Catonyx* está representado por: *Catonyx cuvieri*, *C. tarijensis* y *C. chilense*. McDonald y Perea (2002) mencionaron lo siguiente: "*Since the type of Scelidodon is a junior synonym of Scelidothorium, Catonyx is the next available name for species traditionally placed in Scelidodon. McDonald (1987) included three species in the genus; the type species Catonyx cuvieri, C. tarijensis and its junior synonym S. capellini, and C. chilense (=Scelidothorium chilense) of Lydekker (1886)*". Por lo tanto, además de considerar a *Scelidodon* como sinónimo de *Catonyx*, considera a *Scelidothorium capellini* como sinónimo de *Catonyx tarijensis*.

A pesar de esta concepción de *Scelidodon*=*Catonyx*, es frecuente ver en la literatura especializada en Xenarthra, tanto en la de la Argentina (ver Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Carlini *et al.*, 2005; Miño-Boilini y Carlini, 2009; Miño-Boilini *et al.*, 2009), en la de Perú (ver Pujos, 2002; Pujos y Salas, 2004; Pujos *et al.*, 2007), o en la de Bolivia (Werdelin, 1991), el uso del nombre *Scelidodon* como un taxón válido, representado por *Scelidodon chiliensis* (Lydekker, 1886) y *Scelidodon tarijensis* (Gervais y Ameghino, 1880). De esta forma, se ha restringido el uso de *Catonyx* a los esclidoterinos pleistocenos del Brasil (ver Pujos, 2000; Guérin y Faure, 2004; Dantas y Zucon, 2007; Lopes y Pereira, 2010; Ghilardi *et al.*, 2011), y representado por una sola especie: *C. cuvieri*.

En cuanto a *Scelidodon* y a partir de la revisión del fragmentario material tipo de *Scelidodon copei* (MACN A-1158), se aprecia que no posee caracteres diagnósticos para una correcta asignación a nivel de género. Esta situación ya mencionada por Lydekker (1894): "*En cuanto al ejemplar traído del Pampeano, descrito como Scelidodon copei (véase Ameghino, Mam. Fos. Repúb. Arg. P. 370 pl. XLII fig.6) es imposible determinar á qué especie pertenece*

verdaderamente.”, y concordamos plenamente. Por ello se declara a este taxón como *nomen vanum*, en el sentido de Mones (1989).

La situación de *Scelidotherium parodii* es la siguiente: fue erigida por Kraglievich en 1923, sobre un cráneo parcialmente preservado (MACN 5108); tiempo después este mismo autor utilizó a este ejemplar como especie tipo para crear *Scelidotheridium parodii* Kraglievich, 1934 (ver Pascual *et al.*, 1966; Aramayo, 1988). Sin embargo, McDonald (1987), y McDonald y Perea (2002), no aceptaron la postura de Kraglievich (1934) e incluyeron a esta especie en *Scelidotherium*, según la propuesta inicial de Kraglievich (1923). Apartir de la revisión realizada, debe considerarse a *Scelidotheridium parodii* (ver Pascual *et al.*, 1966; Scillato-Yané *et al.*, 1995), ya que *Scelidotheridium* presenta caracteres a nivel del cráneo y dentición que lo diferencian de *Scelidotherium* (ver además capítulo 5).

La revisión llevada acabo ha arrojado una notable reducción en el número de taxones nominales propuestos, para el Cuaternario (ver además capítulo 5): se reconocen dos especies de *Scelidotherium* y dos especies de “*Scelidodon*” para la Argentina. Los otros dos taxones válidos son *Catonyx cuvieri* y *Valgipes bucklandi*, que hasta el momento no fueron hallados en territorio argentino y a su vez *V. bucklandi* sería endémico del Pleistoceno tardío del Brasil (Cartelle *et al.*, 2009).

Más recientemente, Corona y Perea, (2010 b) citan la potencial presencia de *C. cuvieri* en sedimentitas del Cuaternario del Uruguay .

En síntesis, los Scelidotheriinae del Cuaternario del actual territorio de la Argentina, representados por dos géneros: *Scelidotherium* y “*Scelidodon*”. En *Scelidotherium*, luego de esta revisión, se reconocen sólo dos especies, *Scelidotherium bravardi*, y *Scelidotherium leptcephalum*. A su vez, y según la misma situación, “*Scelidodon*” está representado por “*Scelidodon*” *tarijensis* y “*Scelidodon*” *chiliensis*.

Se proponen casos de posible dimorfismo en los esclidoterinos cuaternarios (e.g.: “*Scelidodon*” *tarijensis*, “*Sc.*” *chiliensis* y *Catonyx cuvieri*), cuyos caracteres distintivos se encuentran a nivel del cráneo y mandíbula (e.g.: cresta sagital desarrollada, a nivel de mandíbula la región anterior de la rama ascendente presencia o ausencia de un reborde). Cabe mencionar que en otros grupos de Phyllophaga también fue propuesta la existencia de posibles caracteres

dimórficos a nivel del cráneo, mandíbulas y dentición (e.g.: *Eremotherium* ver Cartelle y Bohórquez, 1982).

En cuanto al análisis filogenético del presente trabajo de Tesis, y habiendo dejado en claro los avances realizados previamente por McDonald y Perea (2002), y Cartelle *et al.* (2009), se han obtenido los siguientes resultados que coinciden con las hipótesis planteadas. Cabe mencionar que, comparado con el estudio de McDonald y Perea (2002) en el cual el grupo interno estaba integrado por: *Neonematherium*, *Scelidothorium parodii*, *Scelidothorium leptocephalum*, *Proscelidodon patrius*, *P. almagroi*, *P. gracillimus*, *Catonyx cuvieri*, *C. tarijensis* y *C. chilense*, he incluido más taxones y he alcanzado mayor resolución. Tanto en el trabajo de McDonald y Perea (2002), como en el de Cartelle *et al.* (2009), sólo se resuelve la relación de *Neonematherium* y *Scelidothorium*, en tanto las relaciones de *Catonyx* spp. *Valgipes bucklandi* y *Proscelidodon* spp. no quedaron resueltas, aunque ellos expresan que: "*V. bucklandi* is clearly distinct from *C. cuvieri* and exhibits a mosaic of plesiomorphic (e.g., number and form of the digits and phalanges, humerus with an entepicondylar foramen (lacking in *C. cuvieri*), and metapodial morphology) and derived (e.g., form of the dentition, distal articular facets of the femur, fusion of the tibia and fibula, calcaneal morphology) characters." Cartelle *et al.* (2009).

Los caracteres utilizados en el presente análisis fueron tomados y modificados en parte de McDonald y Perea (2002), pero se utilizó como grupo externo a: *Nematherium* y como grupo interno a: *Neonematherium flabellatum*, *Sibyllotherium guenguelianum*, *Proscelidodon patrius*, *P. rothi*, *Scelidothorium parodii*, *Scelidothorium bravardi*, *S. leptocephalum*, "*Scelidodon*" *tarijensis*, "*Sc.*" *chilensis*, *Valgipes bucklandi* y *Catonyx cuvieri*, sumando así taxones no analizados previamente (e.g.: *Sibyllotherium guenguelianum*). Se utilizaron 25 caracteres morfológicos, de los cuales 17 son cráneodontarios y 8 postcraneanos. Del total de los 25 caracteres, y según el programa Winclada 1.00.08, 4 no son informativos para resolver las relaciones internas del grupo en estudio, estos son el carácter 17 (autapomorfía de *C. cuvieri*); carácter 22 y carácter 23 (autapomorfía de *V. bucklandi*), y por último el carácter 24 (autapomorfía de *S. leptocephalum*).

En este análisis *Sibyllotherium guenguelianum* es el grupo hermano de los demás scelidoterinos, a pesar de que este taxón fue incluido original y

tentativamente por Scillato-Yané y Carlini (1998) en la subfamilia: "Dadas las mayores semejanzas con *Neonematherium*, optamos por incluir a este nuevo taxón entre los Scelidotheriinae hasta tanto (estudios en curso) se aclaren las relaciones filogenéticas de los integrantes de la familia". Según el análisis llevado a cabo en esta Tesis, la nueva hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los esclidoterinos es la siguiente (ver descripción de los nodos en capítulo 6): *Sibyllotherium guenguelianum* y *Neonematherium flabellatum* son las especies más plesiomórficas de todo el grupo en estudio (en ese orden). Las dos especies del género *Proscelidodon* (*P. rothi* y *P. patrius*) no están relacionadas, ya que *P. rothi* está más relacionada con el clado *C. cuvieri*, "*Sc.* *tarijensis*" y "*Sc.* *chiliensis*". A su vez *C. cuvieri* es el grupo hermano de "*Sc.* *tarijensis*" y "*Sc.* *chiliensis*", a su vez "*Scelidodon*" es un grupo natural. A su vez *P. patrius* se encuentra relacionada con *V. bucklandi*, *Scelidotheridium parodii*, *Scelidotherium bravardi* y *S. leptcephalum*. En tanto el género *Scelidotherium* es un grupo natural que se encuentran más relacionados con *Scelidotheridium parodii*. En resumen, los esclidoterinos pleistocenos no provendrían de una única línea de taxones neógenos, cada una vinculada a una especie diferente de *Proscelidodon*, que a su vez se vinculan con las dos especies de distribución intertropical (*Catonyx* y *Valgipes*). En estos casos, al igual que sucede en otros muchos ejemplos entre los xenartros, las formas que retienen caracteres más primitivos se distribuyen en bajas latitudes (e.g.: *Eremotherium*) y a partir de ellas se diferencian formas de latitudes más altas (e.g.: *Megatherium*) y más derivadas.

Desde una perspectiva paleobiogeográfica la historia evolutiva de los Scelidotheriinae estuvo restringida con seguridad a América del Sur, ya que no han sido hallados restos de este grupo ni en América Central, ni en América del Norte. Sin considerar el discutido caso de *Chubutherium ferelloi*, los registros de esta subfamilia se iniciarían con *Neonematherium flabellatum* del Mioceno medio de la localidad de Laguna Blanca, provincia de Santa Cruz, Argentina de Edad "Friasense" (sentido amplio), probablemente "Collóncureense". Otro esclidoterino del Mioceno medio, aunque más moderno que el taxón anterior, de la localidad de Cerro Guenguel, provincia de Santa Cruz es *Sibyllotherium guenguelianum* que proviene de la Fm. El Pedregoso ("Mayoense") (Scillato-Yané y Carlini, 1998). Durante el lapso entre el Mioceno tardío y Plioceno tardío, los registros de esclidoterinos están representados por el género *Proscelidodon* (con cuatro

especies) y *Scelidotheridium parodii* (endémico de Argentina). *Proscelidodon* estaría restringido a los actuales territorios de Bolivia y Argentina (Anaya y MacFadden, 1995; Cione y Tonni, 1996, Miño-Boilini *et al.*, 2011) y probablemente en Uruguay (Corona y Perea, 2010 b). Hasta el momento no existen registros de escelidoterinos en sedimentitas del Chasiyuense ni del Marplatense.

Según la revisión realizada, hasta el momento *Scelidotherium bravardi* se encuentra registrada a las sedimentitas del Piso/Edad Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) de la provincia de Buenos Aires, más precisamente de las "Toscas" del Río de La Plata. También esta especie fue hallada en sedimentos ensenadenses de la ciudad de Mar del Plata, y ciudad de La Plata, y en el Pleistoceno de la provincia de San Luis (Miño-Boilini y Carlini, 2009).

Con respecto a la especie tipo del género, *Scelidotherium leptcephalum* (lámina 42), se encuentra restringida al Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) de las provincias de Córdoba, Santa Fe, Corrientes, Salta, Formosa, y al Bonaerense (Pleistoceno medio)-Lujanense de la provincia de Buenos Aires, y más recientemente, restos asignables a esta especie han sido hallados en Formosa (Fm. Río Bermejo). De la provincia de Córdoba, procede su registro más moderno (Cruz *et al.*, 2010), que ha sido fechado con ^{14}C en colágeno en 7550 ± 60 años AP. Este registro no sólo es el más moderno de un escelidoterino, sino el de un perezoso fuera de la región Pampeana de Buenos Aires. Hasta el momento *S. leptcephalum* estuvo restringida con seguridad al actual territorio de Argentina, aunque recientemente Corona y Perea (2010 a y b) citan su presencia en el Pleistoceno tardío de Uruguay.

Para el caso de "*Scelidodon*", "*Scelidodon tarijensis*" tiene registros en el Ensenadense de las "Toscas" del Río de La Plata y en Miramar, en el Bonaerense de la ciudad de Mar del Plata, localidad de Playa del Barco, y en el Lujanense de las provincias de Buenos Aires (localidades: río Quequén Salado, San Nicolás), en Corrientes (localidad de la Lavalle), y en el Pleistoceno de río Tercero, provincia de Córdoba. Además Ferrero (2008), Ferrero y Noriega (2009) citaron la presencia de "*Scelidodon*" en Pleistoceno tardío de la provincia de Entre Ríos, de la Fm. Tezanos Pinto. Fuera del actual territorio argentino esta especie fue registrada en sedimentitas pleistocenas del valle de Tarija (Bolivia) y Puerto Arazatí, Departamento de San José (Uruguay). Finalmente, y partir de la revisión realizada, la hipótesis ampliamente aceptada que postula que el género

"*Scelidodon*" estuvo restringido al Ensenadense (ca. 2 Ma - 0.4 Ma) de la región Pampeana, es refutada, ya que posee numerosos materiales en sedimentitas del Bonaerense y Lujanense de la provincia de Buenos Aires.

En cuanto a la otra especie, "*Sc.* *chiliensis*", se registró en el Lujanense de la provincia de San Luis, y probablemente esta especie corresponda el material que fue mencionado por Esteban *et al.* (1988, fig. 3, 4), procedente de Tafí Viejo, provincia de Tucumán, en la Fm. Tucumán, que según Zurita *et al.* (2011 y bibliografía allí citada) corresponde al Lujanense. Lamentablemente, el espécimen (un fragmento de cráneo con ambas series dentarias) no pudo ser hallado en las colecciones del PVL. Fuera del actual territorio de Argentina, "*Sc.*" *chiliensis* fue registrado en sedimentitas del Lujanense de Chile, Perú, Bolivia y Ecuador.

CAPÍTULO 9

9. CONCLUSIONES

9.1. Sistemáticas y taxonómicas

1) Los Scelidotheriinae Ameghino, 1904 del Pleistoceno-Holoceno de América del Sur están representados por cuatro géneros válidos: *Scelidotherium* Owen, 1839, "*Scelidodon*" Ameghino, 1881, *Valgipes* Gervais, 1873 y *Catonyx* Ameghino, 1891.

2) Los Scelidotheriinae del Cuaternario de la Argentina se encuentran representados por dos géneros, *Scelidotherium* y "*Scelidodon*".

3) Para el género *Scelidotherium* se reconocen dos especies, *Scelidotherium bravardi* Lydekker, 1886 y *Scelidotherium leptcephalum* Owen, 1839.

4) En tanto para "*Scelidodon*" se debe proponer un nuevo nombre genérico, y para él se reconocen también dos especies, "*Scelidodon*" *tarijensis* (Gervais y Ameghino, 1880) y "*Scelidodon*" *chiliensis* (Lydekker, 1886).

9.2. Filogenéticas y evolutivas

El análisis cladístico realizado sugiere que los Scelidotheriinae cuaternarios provienen de tres líneas diferentes de taxones terciarios. *Neonematherium flabellatum* y *Sibyllotherium guenguelianum* son los más plesiomórficos del grupo interno. *Sibyllotherium guenguelianum* es el grupo hermano de los demás scelidoterinos aquí incluidos. En cuanto a las relaciones de los scelidoterinos del Cuaternario de Argentina, *C. cuvieri* es el grupo hermano de "*Sc.*" *tarijensis* y "*Sc.*" *chiliensis*. En tanto, *V. bucklandi* está directamente relacionado al clado integrado por *Scelidotheridium parodii*, *Scelidotherium bravardi* y *S. leptcephalum*, A su vez *Scelidotheridium parodii* es el grupo hermano de *Scelidotherium*. Por último "*Scelidodon*" y *Scelidotherium* se presentan como grupos naturales, y con historias filogenéticas independientes diferenciadas desde el Terciario.

9.3. Bioestratigráficas

1) Según el análisis sistemático realizado y propuesta en esta contribución, los rangos estratigráficos de los taxones reconocidos como validos son los siguientes:

Scelidotherium bravardi presenta registros en las provincia de Buenos Aires durante el Ensenadense (ca. 2 Ma - 0.4 Ma), y en el Pleistoceno de la provincia de San Luis.

Scelidotherium leptcephalum presenta registros durante el Bonaerense y Lujanense (ca. 0.4 - 8.5 ka) de la provincia de Buenos Aires; en el Lujanense (130 - 8.5 ka) de las provincias de Córdoba, Corrientes, Salta, Formosa, y en el Pleistoceno tardío de la provincia de Santa Fe. Fuera del territorio argentino en el Pleistoceno tardío de Uruguay.

"*Scelidodon*" *tarijensis* presenta registros en las provincia de Buenos Aires durante el Ensenadense - Lujanense (ca. 2 Ma - 8.5 ka), en el Lujanense de las provincias de Corrientes y en el Pleistoceno de la provincia de Córdoba y Salta. Fuera de Argentina, esta especie se registra en el Pleistoceno tardío de Bolivia y Uruguay.

"*Scelidodon*" *chiliensis* se registra en el Lujanense de las provincias de San Luis y Tucumán. Fuera de Argentina, en el Pleistoceno tardío de Chile, Bolivia, Perú y Ecuador.

2) *Catonyx cuvieri* se registra en el Pleistoceno tardío de Brasil y probablemente en Uruguay.

3) *Valgipes bucklandi* es endémico del Pleistoceno tardío de Brasil.

4) El valor bioestratigráfico de los taxones cuaternarios de esclidoterios es relativo y debe estar restringido a la localización geográfica de los sedimentos portadores.

9.4. Paleobiogeográficas

La historia de los Scelidotheriinae está restringida a América del Sur, en los actuales territorios de Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Chile, Perú, Ecuador y Uruguay.

1) *Scelidotherium* es endémico del Cuaternario de Argentina y Uruguay. *S. bravardi* presenta registros en las provincias de Buenos Aires y San Luis. En tanto *S. leptcephalum* se distribuyó en las provincias de Buenos Aires, Corrientes, Salta, Formosa y Santa Fe. Fuera del territorio argentino en el Uruguay (Corona y Perea, 2010 b).

2) "*Scelidodon*" presenta una distribución más amplia, ya que se registró en la Argentina, Bolivia, Chile, Perú, Ecuador y Uruguay. En la Argentina, "*Sc. tarijensis*" se registró en Buenos Aires, Córdoba, Corrientes y Salta. Fuera de Argentina en Uruguay y Bolivia. A su vez, "*Sc. chiliensis*" se registró en las provincias de San Luis y Tucumán.

3) *Catonyx cuvieri* se registra en el Estado de Minas Gerais, Río Grande do Sul, Iporanga, Sergipe y São Paulo, a su vez probablemente se registró en Uruguay (ver Corona y Perea, 2010 b).

4) *Valgipes bucklandi* se registra en el Estado de Minas Gerais, Bahia y Piauí.

PERSPECTIVAS PARA REALIZAR EN FUTURAS INVESTIGACIONES

A continuación se proponen algunas perspectivas para futuras investigaciones que sin duda aportarán mucho en una mayor comprensión de los Scelidotheriinae.

1) Realizar una revisión sistemática y taxonómica de los representantes del Terciario, en especial aquellos que provienen de Argentina y Colombia.

2) A pesar de moderna revisión de los esclidoterinos intertropicales realizada por Cartelle *et al.* (2009), considero que aún quedan dudas sobre la relación de estos taxones con los australes del Terciario. Además es necesaria la revisión de las relaciones filéticas de los más primitivos Scelidotheriinae y a su vez analizar la vinculación de *Chubutherium* con ellos, partiendo de la premisa de que puede representar un caso de convergencia dentro de los Mylodontidae.

3) Es también importante comenzar a analizar la relación de los Scelidotheriinae con los demás Mylodontidae, en un contexto filogenético.

4) Finalmente, la mayoría de los estudios sobre morfología funcional y biomecánica han sido realizados en *S. leptcephalum*, por lo tanto quedan aún pendientes para los otros representantes de la subfamilia.

CAPÍTULO 10

BIBLIOGRAFÍA

AMEGHINO, F. 1881a. *La antigüedad del Hombre en el Plata*. G. Masson-Igon Hermanos, Paris-Buenos Aires. 1-557 pp.

AMEGHINO, F. 1881b. *La formación pampeana o estudio sobre los terrenos de transporte de la cuenca del Plata*. G. Masson-Igon Hermanos, Paris-Buenos Aires. 1-376 pp.

AMEGHINO, F. 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 9: 5-228.

AMEGHINO, F. 1888. *Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina*. P.E. Coni. Buenos Aires. 1-17 pp.

AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027.

AMEGHINO, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Ciencias Naturales* 1: 240-259.

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* 56-71: 225-291.

AMEGHINO, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 343-428.

AMEGHINO, F. 1895-1920. Sur les édentés fossiles de l'Argentine. (Examen critique, revisión et correction de l'ouvrage de Mr. R. Lydekker: "The extinct edentates of Argentina", etc.). *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 3: 97-192 (1895) y *Obras Completas y Correspondencia Científica de Florentino Ameghino* 11: 447-909 (1920).

ANAYA, F. Y MACFADDEN, B. 1995. Pliocene mammals from Inchasi, Bolivia: the endemic fauna just before the Great American Interchange. *Bulletin Florida Museum Natural History* 39: 87-140.

ANTOINE, P.O., SALAS-GISMONDI, R., BABY, P. BENAMMI, M., BRUSSET, S., DE FRANCESCHI, D. ESPURT, N., GOILLOT, C., PUJOS, F., TEJADA, J. Y URBINA, M. 2007. The Middle Miocene (Laventan) Fitzcarrald Fauna, Amazonian Peru. En: E. DÍAZ-MARTÍNEZ E I. RÁBANO (eds.), 4^o European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America. *Cuadernos del Museo Geominero*, 8: 19-24.

ARAMAYO, S.A. 1984. Aspectos anatómicos comparativos observados en el tarso de algunos edentados mylodontidos. 3^o Congreso Latinoamericano de Paleontología (Oaxtepec, México), *Memoria*: 590-596.

ARAMAYO, S.A. 1988. Nuevos restos de *Proscelidodon* sp. (Edentata, Mylodontidae) del yacimiento de Monte Hermoso (Plioceno inferior a medio) provincial de Buenos Aires, Argentina. Estudio morfológico funcional. 2^o Jornadas Geológicas Bonaerenses (Bahía Blanca), *Actas*: 99-107.

- ARAMAYO, S.A. 2006. Procesos tafonómicos y paleopatológicos observados en un ejemplar de *Panochthus tuberculatus* (Owen) (Xenarthra, Glyptodontidae) (Pleistoceno tardío) Quequén Salado, Provincia de Buenos Aires, Argentina. 3º Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología (Córdoba), Actas: 737-741.
- ARGOT, C. 2008. Applications of functional anatomy to the paleontology of mammals form, function and adaptation. *Acta Geológica Lilloana* (Suplemento): 3-4R.
- BARGO, M.S. Y VIZCAÍNO, S.F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45: 175-196.
- BARGO, M.S., DE IULIIS, G. Y VIZCAÍNO, S.F. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica* 51: 53-61.
- 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.
- BIDEGAIN, J.C., SOIBELZON, E., PREVOSTI, F.J., RICO, Y., VERZI, D.H. Y TONNI, E.P. 2005. Magnetoestratigrafía y bioestratigrafía de las barrancas costeras de Necochea (provincia de Buenos Aires, Argentina). 16º Congreso Geológico Argentino (La Plata), Actas: 239-246.
- BOMBIN, M. 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da Região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pos-

deposicional. *Comunicacoes do Museu de Ciencias da PUCRGS, Porto Alegre* 15: 1-90.

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.

BOULE, M. Y THEVENIN, M. 1920. *Mammíferes fossiles de Tarija*. Imprimerie National, Paris. 225 pp.

BURMEISTER, H. 1867. Fauna Argentina. Primera parte. Mamíferos fósiles. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 1: 87-300.

BURMEISTER, H. 1879. *Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères*. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints). 555 pp.

BURMEISTER, H. 1881. Bericht über ein Skelet von *Scelidotherium leptocephalum*. *Monatsber Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 46: 374-380.

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). Imprenta P.E. Coni, Buenos Aires pp. 65-125.

BRANDONI D. 2009. Descripción del fémur de *Protomegalonyx chasicensis* Scillato-Yané (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina.

Consideraciones sistemáticas sobre los perezosos de Edad Chasiquense. *Ameghiniana* 46: 513-521.

BRANDONI D., SOIBELZON E. Y SCARANO A. 2008. On *Megatherium gallardoi* (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae) and the Megatheriinae from the Ensenadan (lower to middle Pleistocene) of the Pampean region, Argentina. *Geodiversitas* 30: 793-804.

BRANDONI, D., FERRERO, B.S. Y BRUNETTO, E. 2010. *Myloodon darwini* Owen (Xenarthra, Mylodontinae) from the late Pleistocene of Mesopotamia, Argentina, with remarks on individual variability, paleobiology, paleobiogeography, and paleoenvironment. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1547-1558.

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.

CARLINI, A.A. Y SCILLATO-YANÉ, G.J. 1999. Evolution of Quaternary xenarthrans (Mammalia) of Argentina. En: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* RABASSA, J. Y SALEMME, M. (eds.).12: 149-175.

CARLINI, A.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.

CARLINI, A.A. Y SCILLATO-YANÉ, G.J. 2004. The oldest Megalonychidae (Tardigrada, Xenarthra) and the phylogenetic relationships of the family. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 233: 423-443.

CARLINI A.A., PASCUAL, R., REGUERO, M., SCILLATO-YANÉ, G.J., TONNI E.P. Y VIZCAÍNO, S.F. 1990. The first paleogene land placental mammal from

Antarctica: its paleoclimatic and paleobiogeographical bearings. 4^o *International Congress of Systematic and Evolutionary Biology* (Meryland), *Abstracts*: 325.

CARLINI, A.A., SCILLATO-YANÉ, G.J., NORIEGA, J.I. Y ACEÑOLAZA, F. 2000. Perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Fm. Ituzaingó, Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos, Argentina". *Stvdia Geologica Salmanticensia* 36:13-27.

CARLINI, A.A., ZURITA, A.E., GASPARINI, G.M. Y NORIEGA, J.I. 2004. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación tanto con aquellos del Centro-Norte de la Argentina, Paraguay, sur de Bolivia, como con los del sur de Brasil y oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. *Miscelánea, INSUGEO* 12: 5-12.

CARLINI, A.A., ZURITA, A.E., SCILLATO-YANÉ, G.J., MIÑO-BOILINI, A.R. Y LUTZ, A.I. 2005. *Scelidodon* Ameghino (Tardigrada, Scelidotheriinae) en el Lujanense (Pleistoceno tardío) de la provincia de Corrientes, Argentina. *16^o Congreso Geológico Argentino* (La Plata), *Actas* 4: 255-260.

CARLINI, A.A., ZURITA, A.E. Y AGUILERA, O. 2008a. North American Glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the upper Pleistocene of Northern South America. *Palaeontologische Zeitschrift* 82: 125-138.

CARLINI, A.A., ZURITA, A.E., SCILLATO-YANÉ, G.J., SÁNCHEZ, R. Y AGUILERA, O.A. 2008b. A new glyptodont species from Codore Formation (Pliocene), Estado Falcón (Venezuela), and the 'Asterostemma' problem. *Palaeontologische Zeitschrift* 82: 139-152.

CARLINI, A.A., ZURITA, A.E. Y MIÑO-BOILINI, A.R. 2008c. Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío

de la región Mesopotámica (Argentina). *Miscelánea, INSUGEO* 17: 259-270.

CARTELLE, C. Y BOHÓRQUES, G.A. 1982. *Eremotherium laurillardi* Lund, 1842. Parte I. Determinação específica e dimorfismo sexual. *Iheringia, Série Geológica* 7: 45-63.

CARTELLE, C. Y DE IULIIS, G. 1995. *Eremotherium laurillardi*: the Panamerican late Pleistocene megatheriid sloth. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 830-841.

CARTELLE, C. Y DE IULIIS, G. 2006. *Eremotherium laurillardi* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 199-209.

CARTELLE, C. DE IULIIS, G. Y LOPES-FERREIRA, R. 2009. Systematic revision of tropical brazilian scelidotheriine sloths (Xenarthra, Mylodontoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 555-566.

CASAMIQUELA, R. 1967. Nota sobre los restos de edentados fósiles (Mylodontidae, Scelidotheriinae) de Conchali, suburbios de Santiago. *Revista Universitaria Universidad Católica de Chile* 52: 127-135.

CASAMIQUELA, R. 1969. Enumeración crítica de algunos vertebrados fósiles continentales pleistocénicos de Chile. *Rehue* 2: 143-172.

CASAMIQUELA, R. 1970. Primeros documentos de la Paleontología de vertebrados para un esquema estratigráfico y zoogeográfico del Pleistoceno de Chile. *Boletín de Prehistoria de Chile* 2-3: 65-74.

- CASAMIQUELA, R. 1999. The Pleistocene vertebrate record of Chile. En: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* RABASSA, J. Y SALEMME, M. (eds).12: 91-107.
- CATTOI, N. 1962. Un nuevo "Xenarthra" del Terciario de Patagonia, *Chubutherium ferelloi* gen. et sp. nov. (Megalonychoidea, Mylodontoidae). *Revista del Museo de Ciencias Naturales, Zoología* 8: 123-134.
- CIANCIO, M.R. Y CARLINI, A.A. 2008. Identificación de Ejemplares Tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* n.s.10: 221-237.
- CIONE, A.L. Y TONNI, E.P. 1995a. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. En: ALBERDI, M.T. LEONE G. Y TONNI E.P. (eds.). Evolución climática y biológica de los últimos 5 millones de años. *Monografías del Museo Nacional de Madrid* 12: 47-74.
- CIONE, A.L. Y TONNI, E.P. 1995b. 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. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of Southern South America. Correlation of the type Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.
- CIONE, L.A. Y TONNI, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. En: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* RABASSA, J. Y SALEMME, M. (eds.). 12: 23-51.

- CIONE, L.A. Y TONNI, E.P. 2005. *Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina*. En: Geología y Recursos minerales de la Provincia de Buenos Aires. DE BARRIO, R.E.; ETCHEVERRY, R.O; CABALLE, M.F Y LLAMBIAS, E. (eds.). 16º Congreso Geológico Argentina. (La Plata), *Relatorio*, 11: 183-200.
- CIONE, A.L., TONNI, E.P. Y SOIBELZON, L. 2003. The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and turtle extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* n.s. 5: 1-19.
- CIONE, A.L., TONNI, E.P. Y SOIBELZON, L. 2009. Did humans caused large mammal late Pleistocene-Holocene extinction in South America in a context of shrinking open areas? Pp: 125-144. En: HAYNES, G. (ed.), *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*. Springer Publishers, Vertebrate Paleobiology and Paleontology Series.
- CIONE, A.L., TONNI, E.P., DONDAS A. 2005. A mastodont (Mammalia, Gomphotheriidae) from the Argentinian continental shelf. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 10: 614-630.
- CIONE, L.A., TONNI, E.P., BOND, M., CARLINI, A.A., PARDIÑAS, U.F.J., SCILLATO-YANÉ, G.J., VERZI, D. Y VUCETICH, M.G. 1999. Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. En: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* RABASSA, J. Y SALEMME, M (eds.). 12: 53-61.
- CIONE, A.L., TONNI, E.P., BARGO, M.S., BOND, M., CANDELA, A.M., CARLINI, A.A., DESCHAMPS, C.M., DOZO, M.T., ESTEBAN, G., GOIN, F.J., MONTALVO, C.I., NASIF, N., NORIEGA, J.I., ORTIZ JAUREGUIZAR, E., PASCUAL, R., PRADO, J.L., REGUERO, M.A., SCILLATO-YANÉ, G.J., SOIBELZON, L., VERZI, D.H., VIEYTES, C., VIZCAÍNO, F. Y VUCETICH, M.G. 2007. Mamíferos continentales del

Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Ameghiniana, Publicación Especial*, 11:257-278.

CORONA, A. Y PEREA, D. 2005. Descripción preliminar de un particular Scelidotheriinae (Mammalia: Xenarthra) del Pleistoceno Superior de Uruguay. *Publicación especial de la Sociedad Zoológica del Uruguay. 8º Jornadas de Zoología del Uruguay* (Montevideo), *Actas*: 54R.

CORONA, A. Y PEREA, D. 2009. Comentarios sobre nuevos restos de Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) del Cuaternario de Uruguay. *24º Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* (San Rafael), *Resúmenes*: 22R.

CORONA, A. Y PEREA, D. 2010a. Confirmación de la presencia de *Scelidotherium* Owen (Xenarthra, Mylodontidae) en Uruguay (Formación Dolores, Pleistoceno Superior). *7º Simpósio Brasileiro de Paleontología de Vertebrados* (Rio de Janeiro), *Boletín*: 84R.

CORONA, A. Y PEREA, D. 2010b. Los Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) de Uruguay: Primera síntesis. *1º Congreso Uruguayo de Zoología* (Montevideo) *Libro de resúmenes*: 84R.

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.

CUENCA ANAYA, J. 1995. *El aparato locomotor de los Escelidoterios (Edentata, Mammalia) y su paleobiología*. Estudios, Ayuntamiento de Valencia, 452 pp.

- CURVELLO, M.A. Y GUÉRIN, C. 1993. L'endémisme de la mégafaune intertropicale d'Amérique du Sud au Pléistocène: les paresseux terrestres géants de l'aire archéologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil). Table ronde européenne "Paléontologie et stratigraphie d'Amérique latine". *Documents des Laboratoires Géologie de Lyon* 125: 109-117.
- 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.
- CHIESA, J.O., 2008. Mammals from the Late Pleistocene-Early Holocene of San Luis province (Argentina) and palaeoenvironmental inferences. *Arquivos do Museu Nacional* 66: 161-178.
- CHIESA, J.O., STRASSER, E.N., TOGNETTI, G.C., PRADO, J.L. Y MUÑOZ, D. 1999. *Scelidotherium leptocephalum* Owen, 1840 Holoceno Inferior, sierra de San Luis. Cronología y ambiente sedimentario. *14º Congreso Geológico Argentino* (Buenos Aires), *Actas*: 377-380.
- DANTAS, M.A.T. Y ZUCON, M.H. 2007. Occurrence of *Catonyx cuvieri* (Lund, 1839) (Tardigrada, Scelidotheriinae) in late Pleistocene- Holocene of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontología* 10:129-232.
- DE ESTEBAN-TRIVIGNO, S. Y CASABÁN, R. 2000. Strength indicator and the fossorial ability in two species of *Scelidotherium* (Xenarthra: Tardigrada). *5º European Workshop on Vertebrate Palaeontology* (Karlsruhe), *Abstracts*: 29.
- DE ESTEBAN-TRIVIGNO, S. 2007. Digging habits of four species of ground sloths, and locomotion type in *Scelidotherium leptocephalum* (Xenarthra: Phyllophaga). En: CAMBRA-MOO, O., MARTÍNEZ-PÉREZ, C., CHAMERO, B.,

ESCASO, F., DE ESTEBAN-TRIVIGNO, S. Y MARUGÁN-LOBÓN, J. (eds.).
Cantera Paleontológica: 121-132.

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.

DE IULIIS, G. 1994. Relationships of the Megatheriinae, Nothrotheriinae, and Planopsinae: some skeletal characteristics and their importance for phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 577-591.

DE IULIIS, G. 2006. On the taxonomic status of *Megatherium sundti* Philippi, 1893 (Mammalia: Xenarthra: Megatheridae). *Ameghiniana* 43: 161-169.

DE IULIIS, G. Y CARTELLE, C. 1999. A new giant megatheriine ground sloth (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the late Blancan to early Irvingtonian of Florida. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 495-515.

DE IULIIS, G., PUJOS, F. Y TITO, G. 2009. Systematic And Taxonomic Revision Of The Pleistocene Ground Sloth *Megatherium (Pseudomegatherium) tarijense* (Xenarthra: Megatheriidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1244-1251.

DELSUC F. Y DOUZERY, E.J.P. 2009. *Armadillos, anteaters, and sloths (Xenarthra)*. Pp. 475-478 En: HEGGES, S.B. Y KUMER, S. (eds.) *The Timetree of life*. Oxford University Press. London, UK.

DELSUC F., CATZEFLIS, F.M., STANHOPE, M.J. Y DOUZERY. E.J.P. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic

fossil *Eurotamandua*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1605-1615.

DELSUC, F., SCALLY, M., MADSEN, O., STANHOPE, M.J., DE JONG, W.W., CATZEFLIS, F.M., SPRINGER, M.S. Y DOUZERY, E.J.P. 2002. Molecular Phylogeny of Living Xenarthrans and the Impact of Character and Taxon Sampling on the Placental Tree Rooting. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1656-1671.

DE TOLEDO, P.M. 1998. *Locomotory Patterns within the Pleistocene Sloths*. Colecao Friedrich Katzer, Museu Goeldi, Belem, 192 pp.

ESTEBAN, G.I. 1991. Nuevos restos de *Neonematherium* (Edantata-Scelidotheriinae), provenientes del Valle del Cajon, provincia de Catamarca, Noroeste Argentino. *Ameghiniana* 28: 407-408.

ESTEBAN, G.I. 1996. [Revisión de los *Mylodontinae* cuaternarios (*Edentata-Tardigrada*) de Argentina, Bolivia y Uruguay. *Sistemática, filogenia, paleobiología, paleozoogeografía y paleoecología*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, UNT. 234 pp. Inédita].

ESTEBAN, G., SAGAYO, M.J., POWELL, J.E. Y COLLANTES, M. 1988. Bioestratigrafía de los depósitos cuaternarios de Tafí Viejo, provincia de Tucumán, Argentina. *5º Congreso Geológico Chileno* (Santiago), *Actas*: 121-136.

ESTEBAN, G., ABDALA, F. Y NASIF, N. 1992. Nuevos restos de *Scelidotherium* (Edentata) de Rosario de La Frontera, provincia de Salta, Argentina. Consideraciones sistemáticas basadas en aspectos morfológicos del carpo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)* 87: 24-35.

- ENGELMAN, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas* MONTGOMERY, G.G. (ed.) Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 51-64.
- 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.
- FARRIS, J. 1982. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Systematic Zoology*. 31: 413-444.
- 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.
- FERRERO B.S. Y NORIEGA J.I. 2009. La paleontología de vertebrados en el cuaternario de la provincia de Entre Ríos (Argentina): estado actual y perspectivas. Quaternário do RS: Integrando Conhecimento. *Sociedade Brasileira de Paleontologia* 207-215.
- FIDALGO, F., DE FRANCESCO, F. Y PASCUAL, R. 1975. Geología superficial de la de la llanura bonaerense. 6° *Congreso Geológico Argentino* (Bahía Blanca), *Relatorio*: 103-189.
- FLYNN, J.J.R. Y SWISHER, C.C.III. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies; En: *Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation* BERGGREN, W.A.; KENT, D. V. Y HARDENBOL, J. (eds.), SEPM Special Publication 54: 317-333.
- FRASSINETTI, D. Y ALBERDI, M.T. 2005. Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae), Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos* 61: 101-107.

- FRENGUELLI, J. 1928. Observaciones geológicas en la región costanera sur de la provincia de Buenos Aires. *Anales de la Facultad de Ciencias de la Educación* 3: 1-145.
- GASPARINI, G.M., SOIBELZON, E., ZURITA, A.E. Y MIÑO-BOILINI, A.R. 2010. A review of the Quaternary Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) from Tarija Valley, Bolivia. *Alcheringa* 34: 7-20.
- GAUDIN, T.J. 1995. The ear region of Edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 672-705.
- GAUDIN, T.J. 2003. Phylogeny of the Xenarthra (Mammalia). *Senckenbergiana biologica* 83: 27-40.
- GAUDIN, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Society* 140: 255-305.
- GAUDIN, T.J. Y McDONALD, H.G. 2008. Morphology based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. En: VIZCAÍNO, S.F. Y LOUGHRY, W.J. (eds.). *The biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville. pp 24-36.
- GAZIN, C.L. 1957. Exploration for the remains of giant ground sloths in Panama. *Smithsonian Report* 1956: 341-354.
- GERVAIS, H. Y AMEGHINO, F. 1880. *Los Mamíferos de la América Meridional*. Igon Hermanos, Buenos Aires. 225 pp.
- GERVAIS, P. 1855. *Recherches sur les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*; pp. 1-63 En: FRANCIS L. DE LAPORTE DE CASTELNAU, Animaux

nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro á Lima, et de Lima au Para: executée par ordre du gouvernement francais pendant les années 1843 a 1847. Vol. I. pt. 1. Paris.

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.

GIRAUDO, A. 1997. El Concepto de especie. Parte I. *Natura Neotropicalis* 28: 161-169.

GUERIN, C. Y FAURE, M. 2004. *Scelidodon piauiense* nov. sp., nouveau Mylodontidae, Scelitheriinae (Mammalia, Xenarthra) du Quaternaire de la region du parc national Serra da Capibara (Piauí, Bresil). *Comptes Rendus Palevol* 3: 3-42.

GOIN, F.J., PARDIÑAS, U.F.J. Y LEZCANO, M.J. 1995. Un nuevo resto del Cenolestido *Pliolestes* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 3: 15-21.

GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S. Y NIXON, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistic* 24: 774-786. T.N.T. Tree analysis using new technology 1.1. <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT/>.

GUTH, C. 1961. [La región temporal des Édentés. Unpublished DPhil Thesis, L'Université de Paris. 191 pp.].

- GUTH, C. 1956. Contribution à la connaissance de l'os temporal de *Scelidotherium* Owen. *Annales de Paléontologie* 32: 153-168.
- GHILARDI, A.M. FERNANDES, M.A. Y BICHUETTE, M.E. 2011. Megafauna from the Late Pleistocene-Holocene deposits of the Upper Ribeira karst area, southeast Brazil. *Quaternary International* 245: 369-378.
- GUTIÉRREZ, M.A., MARTÍNEZ, G.A. BARGO, M.S. Y VIZCAÍNO, S.F. 2010. *Supervivencia diferencial de mamíferos de gran tamaño en la región pampeana en el Holoceno temprano y su relación con aspectos paleobiológicos*. En: Zooarqueología a principios del siglo XXI: Aportes Teóricos, Metodológicos y Casos de Estudio, DE NIGRIS, M. FERNÁNDEZ, P. M. GIARDINA, M. GIL, A.F. GUTIÉRREZ, M.A. IZETA, A. NEME G. Y YACOBACCIO, H.D. (eds.): 231-241.
- HIRSCHFELD, S.E. 1985. Ground Sloths from the Friasian La Venta Fauna, with additions to the Pre-Friasian Coyaina Fauna of Colombia, South America. *Geological Sciences* 128: 1-91.
- HOFFSTETTER, R.J. 1948. Nota preliminar sobre los Edentata Xenarthra del Pleistoceno ecuatoriano II. Mylodontidae. *Boletín de Información Científicas Nacionales* 2: 19-42.
- HOFFSTETTER, R.J. 1952. Les mammifères pleistocènes de la République de L'Equateur. *Memorias de la Sociedad Geológica. France* n.s. 66: 1-391.
- 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. 1958. Xenarthra. En: *Traité de Paléontologie*. PIVETEAU, J. (ed.). 6: 535-536 pp.

HOFFSTETTER, R. 1969. Remarques sur la phylogénie et la classification des édentés xénarthres (Mammifères) actuels et fossiles. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (2° serie)* 41: 91-103.

HOFFSTETTER, R.J. 1963. La faune Pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 2: 194-203.

HOFFSTETTER, R.J. 1978. Une faune de mammifères pléistocènes au Paraguay. *Comptes rendus sommaires des séances de la Société Géologique de France* 1: 32-33.

HUBBE, A., HUBBE, M. Y NEVES, W.A. 2009. New Late-Pleistocene Dates for the Extinct Megafauna of Lagoa Santa, Brazil. *Current Research In The Pleistocene* 26: 154-156.

INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature* adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. 1-306. International Trust for Zoological Nomenclature, London.

INTERNATIONAL STRATIGRAPHIC CHART. 2009. International Commission on Stratigraphy. www.stratigraphy.org/upload/ISChart2009.pdf.

KERBER, L. Y OLIVEIRA, E.V. 2008. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições *Gaea-Journal of Geoscience* 4: 49-64.

KRAGLIEVICH, J.L. 1945. Sobre una mandíbula de *Scelidotherium chapadmalense* Amegh., procedente del Pampeano medio de Miramar. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 139: 152-162.

KRAGLIEVICH, L. 1923. Descripción comparada de los cráneos de *Scelidodon rothi* Ameghino y *Scelidotherium parodi* n. sp. procedentes del horizonte

"chapadmalense". *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"* 33: 57-103.

KRAGLIEVICH, L. 1928. Descripción de los astrágalos de los gravigrados terciarios de la subfamilia "Nothrotheriinae". *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 105: 332-342.

KRAGLIEVICH, L. 1931. El despertar de los estudios paleontológicos en la República del Uruguay. *Archivos de la Sociedad de Biología de Montevideo* 3: 32-39.

KRAGLIEVICH, L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Imprenta El Siglo Ilustrado, Montevideo, Uruguay. 1-133 pp.

KRMPOTIC, M.C. Y SCILLATO-YANÉ, G.J. 2007. Rectificación de la procedencia estratigráfica de *Eutatus seguini* Gervais, 1867 (Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana* 44: 637-638.

LABARCA, R.O. Y LÓPEZ, P.G. 2006. Los mamíferos finipleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo (IV Región Chile): biogeografía, bioestratigrafía e inferencias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical* 13: 89-101.

LYDEKKER, R. 1886. Description of three species of *Scelidotherium*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 32: 491-498.

LYDEKKER, R. 1887. *Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History)* 5: 1-345.

- LYDEKKER, R. 1894. Contribution to a knowledge of the fossil Vertebrates of Argentina 2: The extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo La Plata, Paleontología Argentina* 32: 1-118.
- 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 Mathematiske 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 Mathematiske 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 Mathematiske Afhandlinger* 12: 1-94.
- MACFADDEN, B.J., SILES, O., ZEITLER, P., JOHNSON, N.M. Y CAMPBELL, K.E. (JR). 1983. Magnetic polarity stratigraphy of the middle Pleistocene

(Ensenadan) Tarija Formation of southern Bolivia. *Quaternary Research* 19: 172-187.

MACPHEE, R.D.E. Y REGUERO, M. 2010. Reinterpretation of a Middle Eocene Record of Tardigrada (Pilosa, Xenarthra, Mammalia) from La Meseta Formation, Seymour Island, West Antarctica. *American Museum Novitates* 3689: 21 pp.

MADDEN, R.H., CARLINI, A.A., VUCETICH, M.G. Y KAY, R.F. 2010. The Paleontology of Gran Barranca Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia. *Cambridge University Press*, 448 pp.

MARSHALL, L.G. 1978. Bolivian adventure: In search of the bones of giants. *Bulletin Field Museum of Natural History* 49: 16-23.

MARSHALL, L.G. Y SALINAS, P. 1991. *The Lorenzo Sundt collection of Pleistocene mammals from Ulloma, Bolivia in the Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile*. En: SUAREZ-SUROCO, R. (ed.). Fósiles y Facies de Bolivia. Volumen I-Vertebrados. *Revista Técnica de los Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 12: 685-692.

MARSHALL, L.G. PASCUAL, R., CURTIS, G.H. Y DRAKE, R.E. 1977. South American Geochronology: Radiometric Time Scale for Middle to Late Tertiary Mammal Bearing Horizons in Patagonia. *Science* 195: 1325-1328.

MARSHALL, L.G., BERTA, A., HOFFSTETTER, R., PASCUAL, R., BOMBIN, M. Y MONES, A., 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata Mémoire Extraordinaire*: 76 pp.

- McDONALD, H.G. 1987. [A Systematic Review of the Plio-Pleistocene Scelidotherinae Group Sloth (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). Ph. D. Thesis. University of Toronto, Canada. 478 pp. Inédita].
- McDONALD, H.G. 1995. Gravigrade xenarthrans from the middle Pleistocene Leisey Shell Pit 1A, Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37: 345-373.
- McDONALD, H.G. 1997. Xenarthrans: Pilosans. En: KAY, R. MADDEN, 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 pp.
- McDONALD, H.G. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana biologica* 83: 5-17.
- McDONALD, H.G. 2006. Sexual dimorphism in the skull of Harlan's ground sloth. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles Country* 510:1-9.
- McDONALD, H.G. 2010. Evolution of the Pedolateral Hind Foot in Extinct Ground Sloths (Xenarthra:Gravigrada). *9º International Congress of the vertebrate Morphology* (Punta del Este) CD.
- McDONALD, H.G. Y DE MUIZON, C. 2002. The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived Nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 349-365.
- McDONALD, H.G. Y PEREA, D. 2002. The large Scelidothere *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 677-683.

- McDONALD, H.G. Y DE IULIIS, 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 pp.
- MCKENNA, M.C. Y BELL, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York. 631 pp.
- MESSINEO, P.G. Y POLITIS, G.G. 2009. New Radiocarbon Dates from the Campo Laborde Site (Pampean Region, Argentina) Support the Holocene Survival of Giant Ground Sloth and Glyptodonts. *Current Research In The Pleistocene* 26: 5-9.
- MIÑO-BOILINI, A.R. Y CARLINI, A.A. 2007. El registro de *Scelidodon tarijensis* (Gervais y Ameghino) (Tardigrada, Scelidotheriinae) en el Pleistoceno del Valle de Tarija (Bolivia). *3º Congreso de Mastozoología Boliviano* (La Paz), *Resúmenes*: 49.
- 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.L., OLIVA, C. Y MANERA DE BIANCO, T. 2011. Adiciones al conocimiento de *Proscelidodon* Bordas, 1935 (Mammalia, Xenarthra, Scelidotheriinae). *Revista Brasileira de Paleontología* 14: 269-278.

- MONTENEGRO, F.H. Y RINDERNECHT, A. 2009. Primary analysis of the ontogenetic cranial development of the genus *Lestodon* (Xenarthra, Mylodontidae). *10^o International Mammalogical Congress* (Mendoza), *Abstracts*: 303.
- MONES, A. 1985. Sobre las fechas de publicación de "Fossil Mammalia" (1839-1840) de Richard Owen. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 12: 199-200.
- MONES, A. 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, A. 1989. Nomen Dubium vs. Nomen Vanum. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 9: 232-234.
- MONES, A. Y FRANCIS, J.C. 1973. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay, II. Mammalia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 1: 39-97.
- MORENO, F. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo La Plata durante el primer semestre de 1888. *Boletín del Museo La Plata* (provincia de Buenos Aires) 1-35 pp.
- MORENO, P.I. 2000. Climate, fire, and vegetation between about 13,000 and 9200 14C yr B.P. in the Chilean Lake District. *Quaternary Research* 54: 81-89.
- MORRONE, J.J. 2000. *El lenguaje de la cladística*. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, UNAM. México. 109 pp.

- MORENO, P.I., VILLAGRAN, C., MARQUET, P.A. Y MARSHALL, L.G. 1994. Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 487-502.
- MORMENEO, M.L. 2005. Geología superficial de la cuenca inferior del Río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Argentina. 16° Congreso Geológico Argentino (La Plata), Actas. CD ROM-PDF/ 1-10 pp.
- NASIF, N., ESTEBAN, G.I. Y GEORGIEFF, S.M. 2007. Nuevo registro de vertebrados para la Formación Aconquija, provincia de Catamarca, Noroeste de Argentina. Implicancias cronoestratigráficas y consideraciones paleoambientales. *Acta Geológica Lilloana* 20: 99-112.
- NEGRI, F.R. Y FERIGOLO, J. 2004. Urumacotheriinae, nova subfamília de Mylodontidae (Mammalia, Tardigrada) do Mioceno Superior-Plioceno, América do Sul. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7: 281-288.
- NELSON, G. Y PLATNICK, N.I. 1981. Systematic and biogeography: cladistic vicariance. *Columbia University Press*, New York. 567 pp.
- NORDENSKJÖLD, E. 1902. Ueber die Säugetierfossilien in Tarijathal. *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala* 5: 261-266.
- NORIEGA, J.I., CARLINI, A.A. Y TONNI, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del Arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). *Miscelánea INSUGEO* 12: 71-76.
- OLIVER-SCHNEIDER, C. 1926. Lista preliminar de los mamíferos marinos fósiles de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 30: 144-156.

- OLIVER-SCHNEIDER, C. 1935. Mamíferos fósiles de Chile (Adiciones y correcciones a la lista preliminar). *Revista Chilena de Historia Natural* 39: 297-304.
- ORTEGA-HINOJOSA, E. 1967. Descripción de los restos de un Scelidotheriinae (Edentata, Mylodontidae) de Edad Huayqueriense. Algunas consideraciones en torno a la filogenia de los Scelidotheriinae. *Ameghiniana* 5: 109-118.
- ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la "Edad de las Planicies Australes" (Mioceno superior-Plioceno superior). *Estudios Geológicos* 54: 161-169.
- ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. 2001. Cambios en la diversidad de los mamíferos sudamericanos durante el lapso Mioceno Superior- Holoceno: el caso pampeano. En: MELÉNDEZ, G. HERRERA, Z. DELVENE G. Y AZANZA, B. (eds.), *¿Los Fósiles y la Paleogeografía?*. Publicaciones del SEPAZ (Universidad de Zaragoza), Zaragoza. Vol. 5, pp. 397-403.
- OWEN, R. 1839. Fossil Mammalia (3). In *The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle* (C. Darwin., editor). *Simth. Elder and Co.* 65-80, láminas 18-27.
- OWEN, R. 1842. Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Mylodon robustus*, Owen, with observations on the osteology, natural affinities, and probable habits of the megatherioid quadrupeds in general. *R. & Taylor, J.E.*: 1-176.
- OWEN, R. 1857. On the Scelidothere (*Scelidotherium leptcephalum*, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 147: 101-110.

- PAGE R.D.M. 2001. Nexus Data Editor for Windows (NDE), version 0.5.0. Program and documentation. Glasgow, UK: The author; 2001. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>.
- PARDIÑAS, U.F.J., GELFO, J.N., SAN CRISTOBAL, J., CIONE, A.L. Y TONNI, E.P. 1996. Una tafocenosis de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de buenos aires. *Actas del 16º Congreso Geológico Argentino y 3 Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires), *Actas*: 95-111.
- PASCUAL, R. Y BONDESIO, P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana* 19: 19-35.
- PASCUAL, R. Y ODREMAN RIVAS, O.E. 1973. Estudio del Material osteológico extraído de la Caverna de Huargo, departamento de Huanuco, Perú. En Excavaciones en la Caverna de Huargo, Perú (CARDICH, A. ed.) *Revista del Museo Nacional* 39: 31-39.
- PASCUAL, R., ORTEGA-HINOJOSA, E.J., GONDAR, D., Y TONNI, E.P. 1966. *Paleontografía Bonaerense*. Tomo IV: Vertebrados. *Comisión de Investigaciones Científicas*: 1-202 pp.
- PATTERSON, B. Y PASCUAL, R. 1963. The extinct land Inammals of South America. 16º *International Zoology Congress* (Washington D.C.), *Program*: 138-148.
- PATTERSON, B., TURNBULL, W.D., SEGALL W. Y GAUDIN, T.J. 1992. The ear region in Xenarthrans (= Edentata: Mammalia). Part II. Pilosa (sloths, anteaters), Palaeonodons, and a miscellany. *Fieldiana Geology* 1438: 1-78.

- PAULA COUTO, C. 1953. *Paleontología Brasileira*. Mamíferos. Instituto Nacional do Livro. Rio de Janeiro. 513 pp.
- PAULA COUTO, C. DE. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro. 509 pp.
- PEREA, D. 1998. [Xenarthra fósiles de Uruguay: distribución estratigráfica, caracterización osteológica sistemática de algunos Tardigrada. Tesis Doctoral. Faculta de Ciencias Universidad de la República, Uruguay. 107 pp. Inédita].
- PEREA, D. Y McDONALD, H.G. 1997. Filogenia de los Scelidotheriinae, Xenarthra. *8º Congreso de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados (Concepción), Resúmenes*: 141.
- PEREA, D., CORONA, A. Y LÓPEZ, F. 2006. Posible nuevo Scelidotheriinae para el Pleistoceno tardío de Uruguay. *Ameghiniana (Suplemento)* 43: 51.
- PEARSON, G.A. 2005. Late Pleistocene Megafaunal Deposits on the Isthmus of Panama and Their Paleoenvironmental Implications. *Caribbean Journal of Science* 41: 1-13.
- PHILIPPI, R.A. 1893. Noticias preliminares sobre los huesos fósiles de Ulloma. *Anales de la Universidad de Chile* 82: 499-506.
- PILÓ, L.B. Y NEVES, W.A. 2003. Novas datações ¹⁴C (AMS) confirmam a tese da coexistencia do homem com a megastofauna pleistocêna na região de Lagoa Santa, MG. *Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário ABEQUA (Recifes), Resumos CD* (212 pd).
- POLITIS, G.G. Y MESSINEO, P.G. 2008. The Campo Laborde site: New evidence for the Holocene survival of Pleistocene megafauna in the Argentine Pampas. *Quaternary International* 191: 98-114

- POWELL, J.E., RUFINO, D.S. Y MULE, P.V. 1993. Hippidoformes (Pleistoceno superior) del Valle de Tafi (provincia de Tucumán, Argentina). Consideraciones tafonómicas y paleoambientales. *10º Jornadas Argentina de Paleontología de Vertebrados* (Tucumán), *Resúmenes*: 335.
- PREVOSTI, F.J. Y VIZCAÍNO, S.F. 2006. Paleoeecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 51: 407-422.
- PROTHERO, D. Y RAYMOND, K. 2008. Variation and sexual size dimorphism in pleistocene ground sloths (Xenarthra). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 42: 331-333.
- PUJOS, F. 2000. *Scelidodon chiliensis* (Mammalia, Xenarthra) du Pleistocene terminal de "Pampa de los Fósiles" (Nord-Pérou). *Quaternaire* 11: 197-206.
- PUJOS, F. Y SALAS, R. 2004. A systematic reassessment and paleogeographic review of fossil Xenarthra from Peru. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines* 33: 331-377.
- PUJOS, F. Y DE IULIIS, G. 2007. Late Oligocene Megatherioidea fauna (Mammalia: Xenarthra) from Salla-Luribay (Bolivia): new data on basal sloth radiation and cingulata-tardigrada Split. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 132-144.
- PUJOS, F. DE IULIIS, G. ARGOT, C. Y WERDELIN, L. 2007. A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implications for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149:179-235.

- RABASSA, J., CORONATO, A.M. Y SALEMME, M. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 81-103.
- REINHARDT, J. 1875. De i Brasiliens knogelhuler fundne Glyptodont-levninger og en ny, til de gravigrade edentater hørende slaegt. *Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjøbenhavn* 1875 (9-15):165-236.
- RIBEIRO, A.M. Y SCHERER, C.S. 2009. Mamíferos do pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. Quaternário do RS: Integrando Conhecimento. *Sociedade Brasileira de Paleontologia* 171-191.
- RODRÍGUEZ-BRIZUELA, R. Y TAUBER, A. 2006. Estratigrafía y mamíferos fósiles de la Formación Toro Negro (Neógeno), Departamento Vinchina, noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 43: 257-272.
- ROMÁN-CARRIÓN, J.L. 2007. Nuevos datos sobre la distribución geográfica de los "Perezosos Gigantes" (Xenarthra Tardígrada) del Pleistoceno del Ecuador. *Revista Politécnica "Biología 7"* 27: 111-124.
- ROMERO-PITTMAN, L. 2001. [Contribución a la paleontología de vertebrados, estudio de Milodontidae (Scelidotheriinae) procedente de La Laguna de Yanacocha, Ancash-Perú. Tesis de Ing. Geológico. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 69 pp. Inédita].
- ROVERETO, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-247.

- ROSE, K.D. Y GAUDIN, T.J. 2010. *Xenarthra and Pholidota (Armadillos, Anteaters, Sloths and Pangolins)*. En: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester: 1-10 pp.
- RUSCONI, C. 1936. Distribución de los vertebrados fósiles del Piso Ensenadense. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 33: 183-215.
- RUSCONI, C. 1938. Sobre ejemplares juveniles del género *Scelidotherium*. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 126: 3-40.
- SAINT-ANDRÉ, P.A., PUJOS, F., CARTELLE, C., DE IULIIS, G., GAUDIN, T.J., McDONALD, H.G. Y MAMANI QUISPE, B. 2010. Nouveaux paresseux terrestres (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae) du Néogène de l'Altiplano bolivien. *Geodiversitas* 32: 255-306.
- SALAS, R., PUJOS, F. Y DE MUIZON, C. 2005. Ossified meniscus and cyamofabella in some fossil sloths: a morpho-functional interpretation. *Geobios* 38: 389-394.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA. M.R. 2010. Developmental palaeontology in synapsids: the fossil record of ontogeny in mammals and their closest relatives. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 1139-1147.
- SEFVE, I. 1915a. Ueber einen *Scelidotherium*-Schädel aus Tarija, Bolivia. *Kungliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar. Stockholm, Bd.*, 53: 1-12.
- SEFVE I. 1915b. *Scelidotherium*-reste aus Ulloma, Bolivia. *Bulletin of the Geological Institute of Uppsala* 13: 61-92.

SCHILLIZZI, R., ARAMAYO, S. Y GUTIÉRREZ TÉLLEZ, B. 2005. El Neógeno-Cuaternario de las Barrancas del Río Quequén Salado (Provincia de Buenos Aires). Estudio Paleambiental. 16° Congreso Geológico Argentino (La Plata), Actas CD ROM-PDF/018. 1-7pp.

SCHILLIZZI, R., GUTIÉRREZ TÉLLEZ, B. Y ARAMAYO, S. 2006. Reconstrucción paleoambiental del Cuaternario en las Barrancas del río Quequén Salado, Provincia de Buenos Aires, Argentina. 3° Congreso Argentina de Cuaternario y Geomorfología (Córdoba) Actas: 649-658.

SCHULTHESS, B. 1920. Beiträge zur Kenntniss der Xenarthra auf Grund der "Santiago Roth'schen Sammlung" des Zoologischen Museum der Universität Zürich, das Skelett der Hand und des Fusses der Xenarthra, etc. *Mémoires de la Societe Paléontologique Suisse* 44: 1-120.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1977. Octomyodontidae: nueva subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada), descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscagliai* n. sp.. procedentes de la Fm. Arroyo Seco (Edad Chasiquense, Plioceno Temprano) del sur de la prov. 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: 123-140.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). 7° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), Actas: 151-155.

SCILLATO-YANÉ, G.J. Y CARLINI, A.A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 34: 43-67.

- SCILLATO-YANÉ, G.J., A.A. CARLINI, S.F. VIZCAÍNO Y ORTIZ JUAREGUIZAR, E. 1995. Los Xenarthros. En: ALBERDI, M.T., LEONE, G. Y TONNI, E.P. (eds.) Evolución climática y biológica de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental *Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid*, 9: 183-209 pp.
- SCILLATO-YANÉ, G.J., TONNI, E.P., CARLINI, A.A. Y NORIEGA, J.I. 1998. Nuevos Hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambiental y Paleozoogeográficos. *10º Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica (Buenos Aires) Actas*: 263-268.
- SCOTT, W.B. 1903-1904. Mammalia of the Santa Cruz Beds. En: W.B. SCOTT (ed.), *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*, Princeton New Jersey, University. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), Stuttgart. Volumen V, Paleontology. Parte I, Edentata pp. 1-364.
- SOIBELZON, L., ISLA, F. Y DONDAS, A. 2001. Primer registro de tres individuos asociados de *Arctotherium latidens* (Ursidae: Tremarctinae). *Ameghiniana* (Suplemento) 38: 40-41.
- SOIBELZON, L.H.; TONNI, E.P. Y BOND, M. 2005. The fósil record of South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 105-113.
- SOIBELZON, E., ZURITA, A.E. Y CARLINI, A.A., 2006a. *Glyptodon munizi* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescipción y anatomía. *Ameghiniana* 43: 377-385.

- SOIBELZON, E., CARLINI, A.A., TONNI, E.P. Y SOIBELZON, L.H. 2006b. *Chaetopractus vellerosus* (Mammalia: Dasypodidae) in the Ensenadense (Early-Middle Pleistocene) of the southeastern Pampean region (Argentina). Paleozoogeographical and paleoclimatic aspect. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 12: 734-748.
- SOIBELZON, E. 2008. [Los Mamíferos del Ensenadense (Pleistoceno Inferior - Medio) del Este de la Región Pampeana, con énfasis en los Xenarthra. Bioestratigrafía, Diversidad y Correlaciones Biogeográficas. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias naturales y Museo UNLP. 304 pp. Inédita].
- SOIBELZON, E., Y TONNI, E.P. 2009. Early-Pleistocene Glaciations in Argentina (South America) and the Response of Mammals: The Case of the Pampean Region. *Current Research in the Pleistocene* 26: 175-177.
- SOIBELZON, E., TONNI, E.P. Y BIDEGAIN, J.C. 2008a. Cronología, magnetoestratigrafía y caracterización bioestratigráfica del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) en la ciudad de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63: 421-429.
- SOIBELZON, E., GASPARINI, G.M., ZURITA, A.E. Y SOIBELZON, L.H., 2008b. Las "toscas del Río de La Plata" (Buenos Aires, Argentina). Análisis paleofaunístico de un yacimiento paleontológico en desaparición. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* n.s.10: 291-308.
- SOIBELZON, E. MIÑO-BOILINI, A.R. ZURITA, A.E. Y KRMPOTIC, M.C. 2010. Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 449-469.

- SUÁREZ MONTERO, M. 1996. Geología del Cuaternario de la cuenca pleistocena de Tarija. *12º Congreso Geológico de Bolivia (Tarija), Memorias*: 455-463. Bolivia.
- SUAREZ-SORUCO, R. Y DIAZ-MARTINEZ, E. 1996. Léxico Estratigráfico de Bolivia. *Revista Técnica de los Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 17: 213 pp.
- STOCK, C. 1917. Structure of the pes in *Myloodon harlani*. *Bulletin of the Department of Geology, University of California Publications* 10: 267-286.
- STOCK, C. 1925. Cenozoic gravigrade edentates of western North America. *Carnegie Institution of Washington Publications* 331: 1-206.
- TOMASSINI, R.L., MONTALVO, C.I., MANERA, T. Y OLIVA, C. 2010. Estudio tafonómico de los mamíferos pleistocenos del yacimiento de Playa del Barco (Pehuen Co), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 47: 137-152.
- TONNI, E.P. 2009a. Las unidades portadoras de vertebrados del Cuaternario de las regiones Mesopotámica y Pampeana Oriental de la Argentina: Ensayo de correlación. *Quaternário do RS: Integrando Conhecimento. Sociedade Brasileira de Paleontologia* 57-66.
- TONNI, E.P. 2009b. Los Mamíferos del cuaternario de la región Pampeana de Buenos Aires, Argentina. *Quaternário do RS: Integrando Conhecimento. Sociedade Brasileira de Paleontologia* 193-205.
- TONNI, E.P., SOIBELZON, E., CIONE, A.L., CARLINI, A.A., SCILLATO YANÉ, G.J., 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.

- UBILLA, M., PEREA, D., RINDERKNECHT, A. Y CORONA, A. 2009. Pleistocene vertebrate from northern Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. *Quaternário do RS: Integrando Conhecimento. Sociedade Brasileira de Paleontologia* 217-230.
- URQUIOLA DE CARLI, M.J. Y ARAMAYO, S.A. 1967. Descripción del cráneo y mandíbula de un nuevo ejemplar de *Scelidotherium* sp. *Ameghiniana* 4: 65-90.
- VAN KAMPEN, P.N. 1905. Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. *Morphologis Jahrbuch* 321-714.
- VAN DER KLAUW, C.J. 1931a. On the tympanie región of the skull in the Mylodontidae. *Proceedings of the Zoology Societe London* 101: 607-655.
- VAN DER KLAUW, C.J. 1931b. The auditory bulla in some fossil Mammals, with a general introducction to this región of the skull. *Bulletin of the American Museum Natural History* 32: 352 pp.
- VERZI, D.H., DESCHAMPS, C.M. Y TONNI, E.P. 2004. Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 212: 315-329.
- VIZCAÍNO, S.F., ZÁRATE, M., BARGO, S.M. Y DONDAS, A. 2001. Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 289-301.
- WATROUS, L.E. Y WHEELER, Q.D. 1981. The out-group comparison method of carácter analysis. *Systimatic Zoologie*. 30: 1-11.

- WEDDELL, H.A. 1851. Voyage dans le sud de la Bolivie. In F. de Castelnau (ed.) Expedition dans les parties centrales de l'Amérique du sud, de Rio de Janeiro à Lima au Para; exécuté par ordre du gouvernement français pendant les années 1843 á 1847 sous la direction de F. de Castelnau. Histoire du Voyage. 432 pp.
- WERDELIN, L. 1991. Pleistocene vertebrates from Tarija, Bolivia in the collection of the Swedish Museum of Natural History. Pp. 673-684 En: Fósiles y Facies de Bolivia - Volumen I, Vertebrados. SUAREZ-SORUCO, R. (ed.). *Revista Técnica de los Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 12: 673-684.
- WILEY, E.O. 1981. Phylogenetic: the theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley-Interscience, New York. 440 pp.
- WINGE, H. 1915. Jordfunde og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien. *E. Museo Lundii*. Copenhagen, 3: 321 pp.
- WOODBURNE, M.O., CIONE, A.L. Y TONNI, E.P. 2006. *Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange*. En: CARRANZA-CASTAÑEDA, O., LINDSAY, E.H. (Eds.), Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Especial 73-101. pp.
- ZETTI, J. 1964. El hallazgo de un Megatheriidae en el "Medano Invasor" del SW de Toay, provincia de La Pampa. *Ameghiniana* 3: 257-265.
- ZURITA, A.E., CARLINI, A.A., SCILLATO-YANÉ, G.J. Y TONNI, E.P. 2004. Mamíferos extintos del Cuaternario de la provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquellos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile* 31: 65-89.

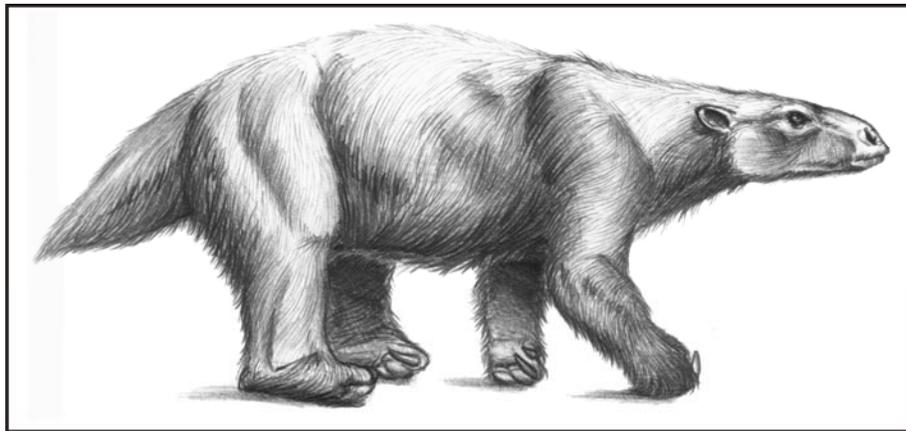
ZURITA, A.E., MIÑO-BOILINI, A.R., CARLINI, A.A, IRIONDO, M. Y ALCARAZ, M.A. 2009a. Paleontología del Chaco Oriental. Una nueva localidad con mamíferos fósiles pleistocenos en el río Bermejo (Formosa, Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26: 277-288.

ZURITA, A.E., SOIBELZON, E., SCILLATO-YANÉ, G.J. Y CENIZO, M. 2009b. The earliest record of *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae, Hoplophorinae) *Alcheringa* 33: 49-57.

ZURITA, A.E., SCARANO, A.C., CARLINI, A.A., SCILLATO-YANÉ, G.J. Y SOIBELZON, E. 2011. *Neosclerocalyptus* spp. (Cingulata: Glyptodontidae: Hoplophorini): cranial morphology and palaeoenvironments along the changing Quaternary. *Journal of Natural History* 45: 893-914.

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

**SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN DE LOS
SCELIDOTHERIINAE (XENARTHRA, MYLODONTIDAE)
CUATERNARIOS DE LA ARGENTINA. IMPORTANCIA
BIOESTRATIGRÁFICA, PALEOBIOGEOGRÁFICA Y
PALEOAMBIENTAL**



ANEXO: LÁMINAS, MAPAS, TABLAS

Lic. Ángel Ramón Miño-Boilini

Director: Dr. Alfredo Armando Carlini

Co-director: Dr. Gustavo Juan Scillato-Yané

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

La Plata, 2012

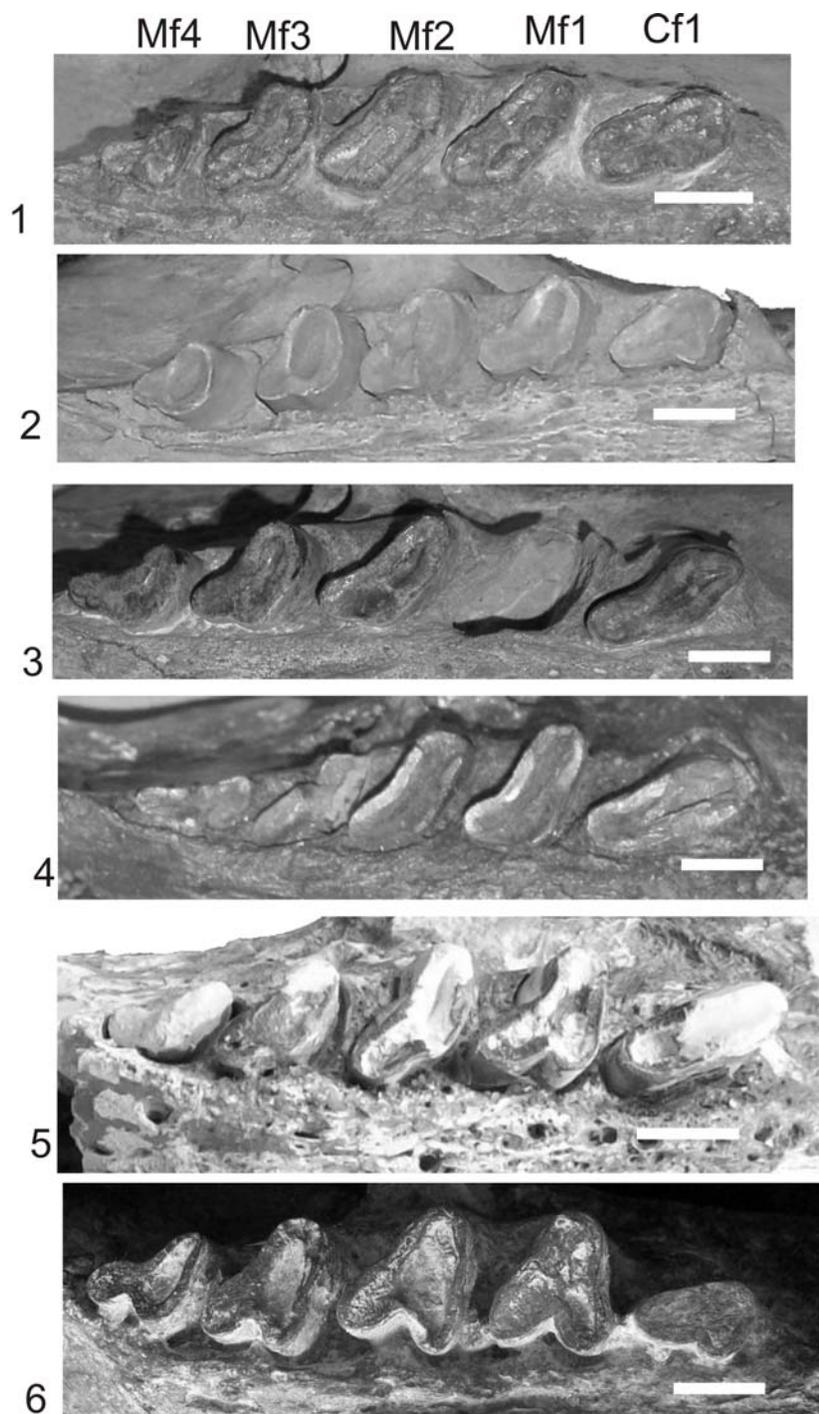


Lámina 1. Comparación de la serie dentaria superior derecha. Fig. 1, *Scelidothorium leptocephalum* (PIMUZ A/V 0508); Fig. 2, *Scelidothorium bravardi* (MMP 9-S); Fig. 3, "*Scelidodon*" *tarijensis* (PIMUZ A/V 0512); Fig. 4, "*Scelidodon*" *chiliensis* (ROM 4527), Fig. 5, *Catonyx cuvieri* (MCL 4265); Fig. 6, *Valgipes bucklandi* (MCL 4262). Escala = 10 mm.

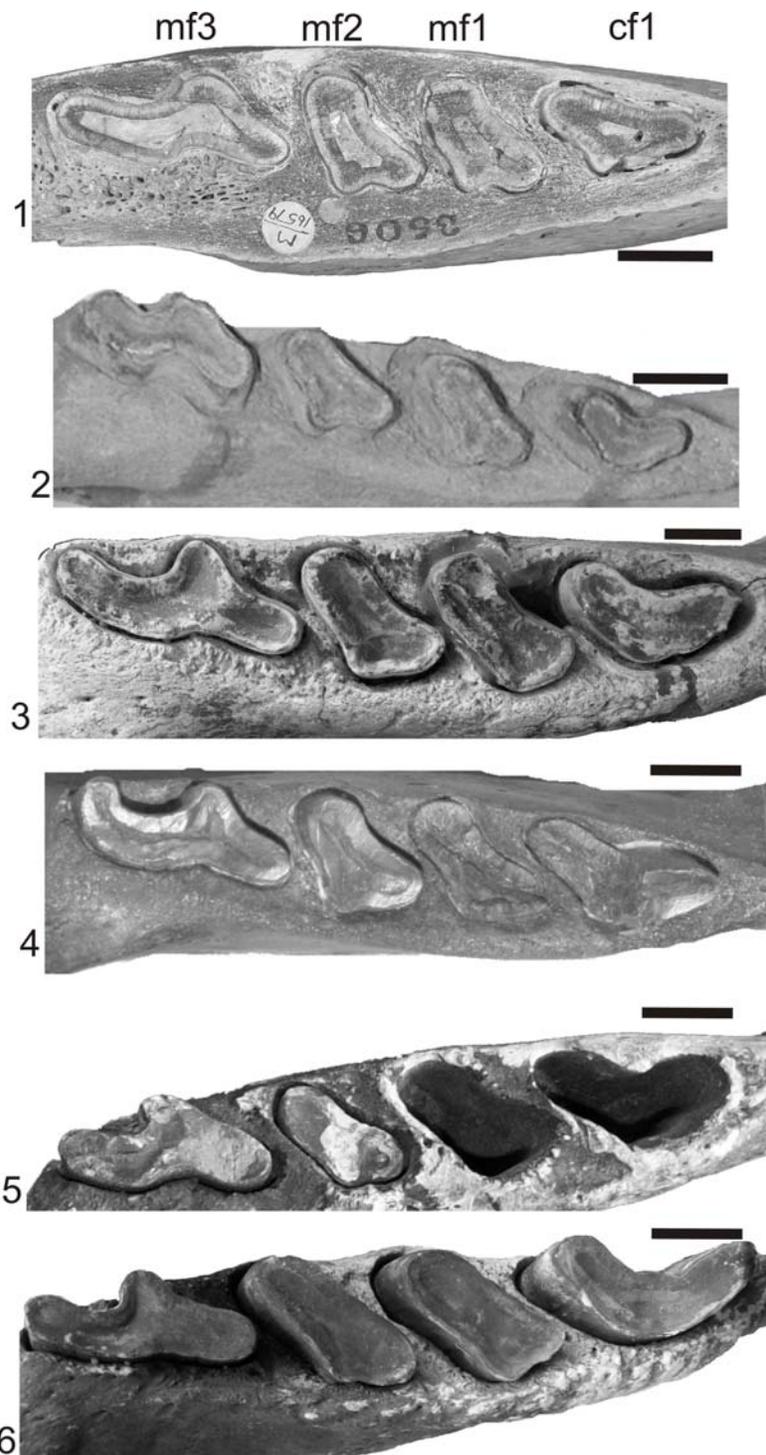


Lámina 2. Comparación de la serie dentaria inferior derecha. Fig. 1, *Scelidotherium leptocephalum* (BM(NH)M 16579); Fig. 2, *Scelidotherium bravardi* (MACN 2289); Fig. 3, “*Scelidodon*” *tarijensis* (MACN 10159); Fig. 4, “*Scelidodon*” *chiliensis* (ROM 4571), Fig. 5, *Catonyx cuvieri* (MCL 22685); Fig. 6, *Valgipes bucklandi* (MCL 22429). Escala = 10 mm.

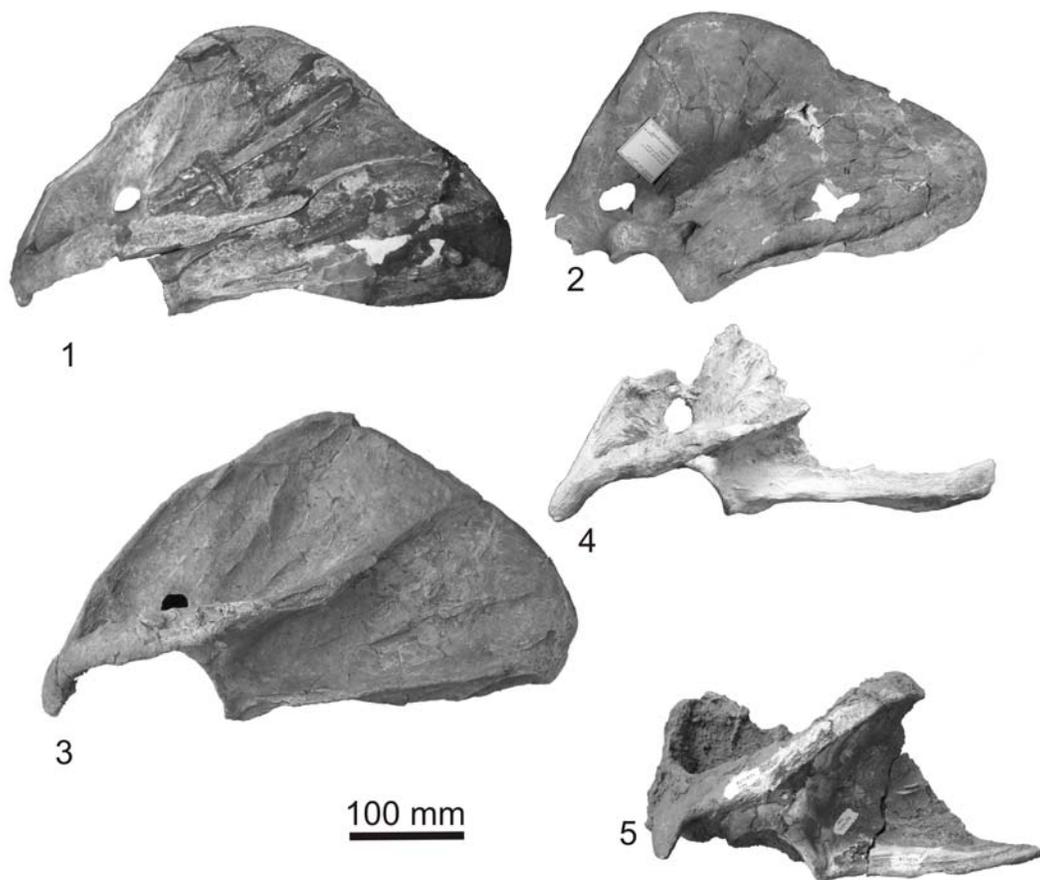


Lámina 3. Escápulas, en vista lateral. Fig. 1, *Scelidotherium leptcephalum* (MACN 5001) d (a fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo); Fig. 2, *Scelidotherium bravardi* (BM(NH)M 37630) d (a fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo); Fig. 3, “*Scelidodon*” *tarijensis* (MNPA-v/ 005752) i; Fig. 4, *Catonyx cuvieri* (MCL 4265) i; Fig. 5, *Valgipes bucklandi* (MCL 4294) i.



100 mm

Lámina 4. Húmeros en vista anterior. Fig. 1, *Scelidothorium leptocephalum* (FMNH P 14274) d (a los fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo); Fig. 2, *Scelidothorium bravardi* (MLP 3-506) i. Fig. 3, "*Scelidodon*" *chiliensis* (EPN v 141) d (a los fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo); Fig. 4, "*Scelidodon*" *tarijensis* (FSC 96.115/1/2) i; Fig. 5, *Catonyx cuvieri* (MCL 4292) i, Fig. 6, *Valgipes bucklandi* (MCL 22464) i.

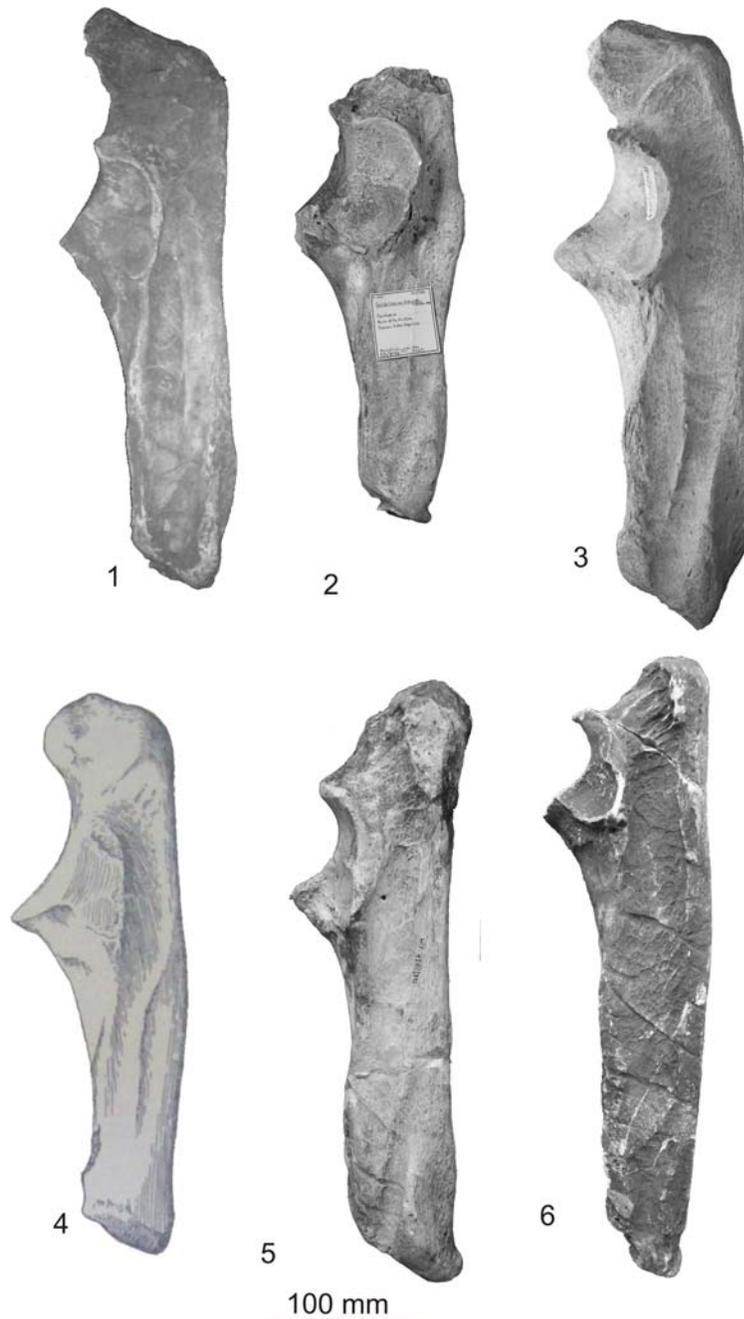


Lámina 5. Ulnas en vista lateral. Fig. 1, *Scelidothorium leptocephalum* (MACN 5001) i; Fig. 2, *Scelidothorium bravardi* (BM(NH) M 37631 holotipo) i; Fig. 3, “*Scelidodon*” *tarijensis* (MNPA-v 000918) i; Fig. 4, “*Sccelidodon*” *chiliensis* (tomado y modificado de Hoffstetter, 1952, fig.19 B) i; Fig. 5, *Catonyx cuvieri* (MCL 4265) d (a fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo); Fig. 6, *Valgipes bucklandi* (MCL 22464) d (a fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo).



Lámina 6. Radios. Fig.1, *Scelidotherium leptocephalum* (FMNH P 14274) i (a los fines comparativos reflejado horizontalmente al lado derecho); Fig. 2, *Scelidotherium bravardi* (tipo BM(NH)M 37633 d; Fig. 3, “*Scelidodon*” *chiliensis* tomado y modificado de Hoffstetter (1952: fig. 19 B) d; Fig. 4, “*Scelidodon*” *tarijensis* (MMP 1267) d (a los fines comparativos reflejado horizontalmente al lado derecho); Fig. 5, *Catonyx cuvieri* (MCL 22761) i; Fig. 6, *Valgipes bucklandi* (MCL 4294) i.

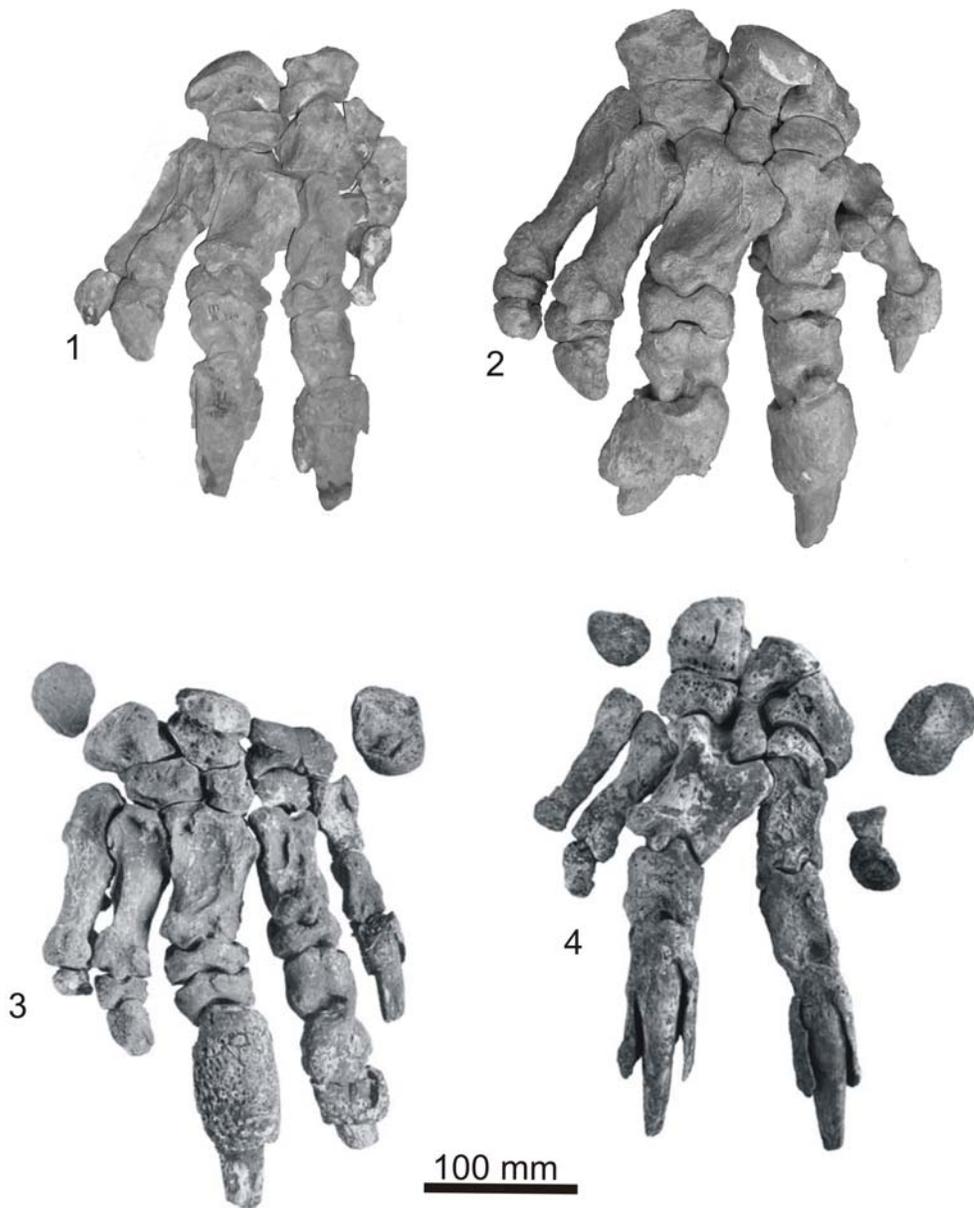


Lámina 7. Manos. Fig. 1, *Scelidotherium leptocephalum* (MFCA 174) d; Fig. 2, “*Scelidodon*” *tarijensis* (MNPA 005752) i (a fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo); Fig. 3, *Catonyx cuvieri* (tomado y modificado de Cartelle *et al.*, 2009: fig. 3H) i; Fig. 4, *Valgipes bucklandi* (tomado y modificado de Cartelle *et al.*, 2009: fig. 3D) i.

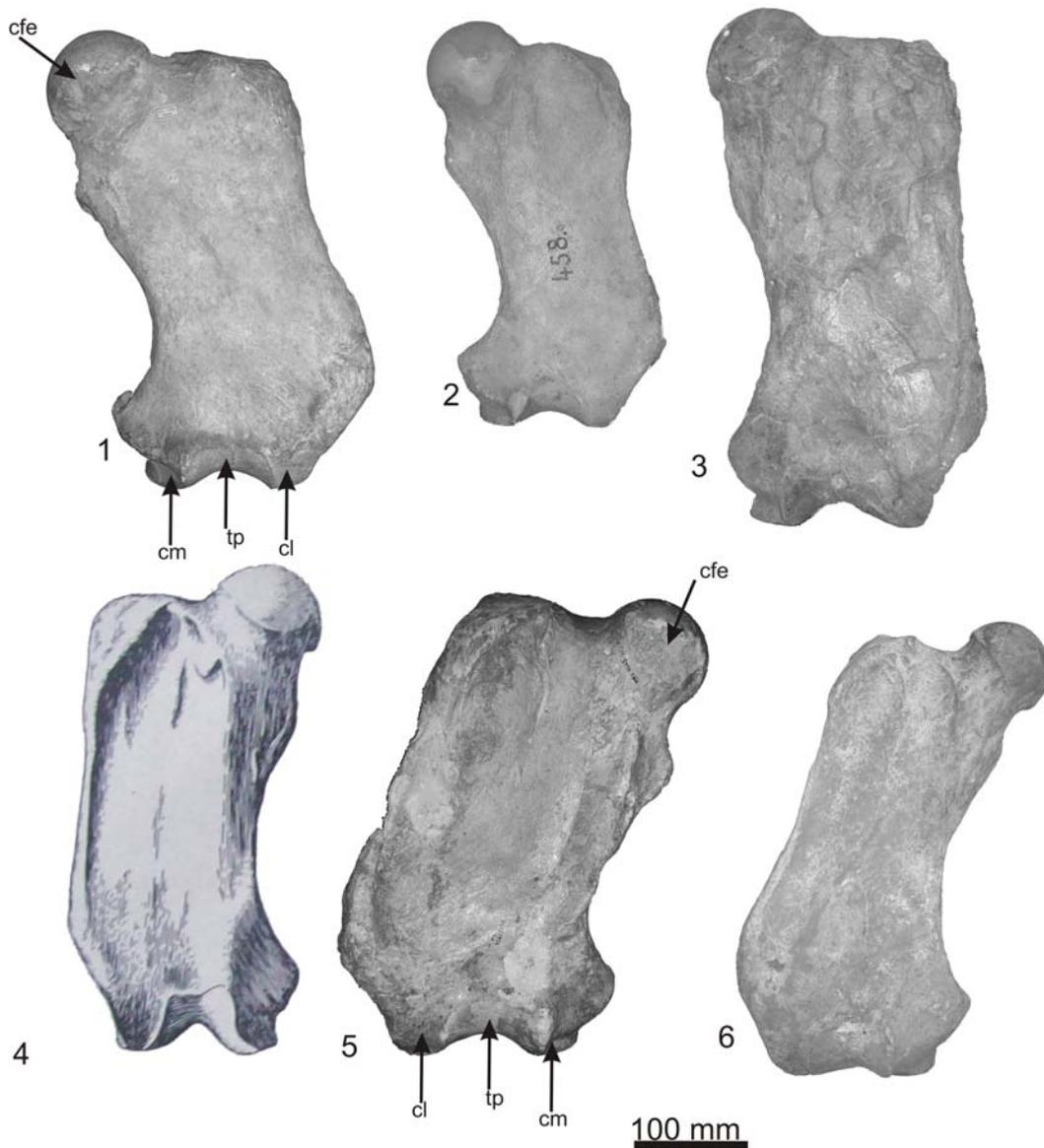


Lámina 8. Fémures en vista anterior. Fig. 1, *Scelidotherium leptocephalum* (calco BM(NH) s/n); Fig. 2, *Scelidotherium bravardi* (MMP 458-S) i; Fig. 3, "*Scelidodon*" *tarijensis* (FMNH P 14238) i; Fig. 4, "*Scelidodon*" *chiliensis* (tomado y modificado de Hoffstetter, 1952: fig. 28) d; Fig. 5, *Catonyx cuvieri* (MCL 4265) i; Fig. 6, *Valgipes bucklandi* (MCL 4293) i. Abreviaturas: cfe, cabeza femoral; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; tp, tróclea patellar.



Lámina 9. Tibia y fíbula en vista anterior. Fig. 1, *Scelidotherium leptocephalum* (MFCA 389) i; Fig. 2, "*Scelidodon*" *tarijensis* (FMNH P 14238) i; Fig. 3, *Catonyx cuvieri* (MCL 4265) i; Fig. 4, *Valgipes bucklandi* (MCL 4293) d (a fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo).

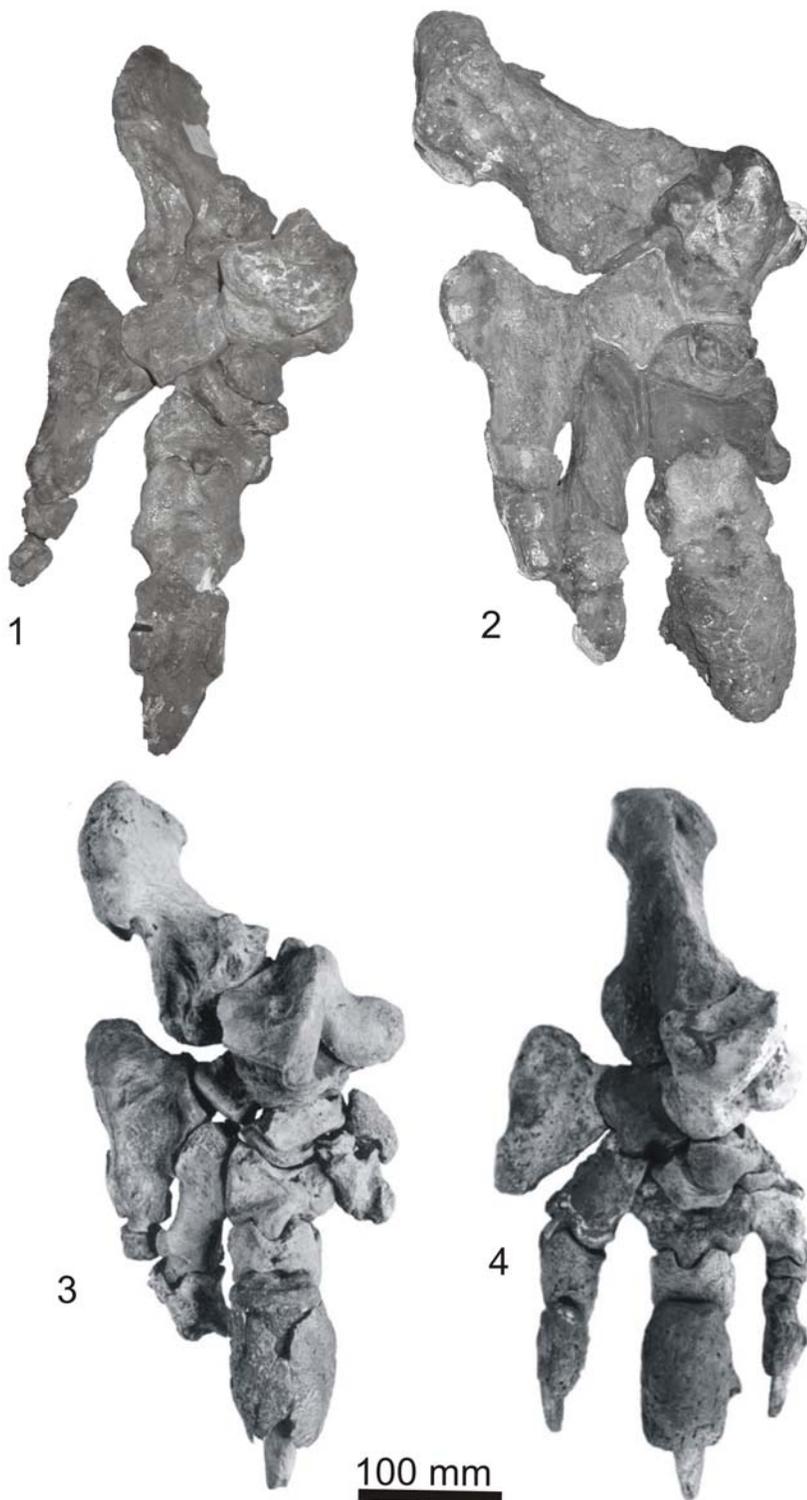


Lámina 10. Pies derechos. Fig.1, *Scelidothorium leptocephalum* (PIMUZ AV 0508); Fig. 2, "*Scelidodon*" *tarijensis* (FMNH P 14238); Fig. 3, *Catonyx cuvieri* (tomado y modificado de Winge, 1915: plancha 33, fig.1); Fig. 4, *Valgipes bucklandi* (MCL 4293, tomado y modificado de Cartelle *et al.*, 2009: fig. 4, D).

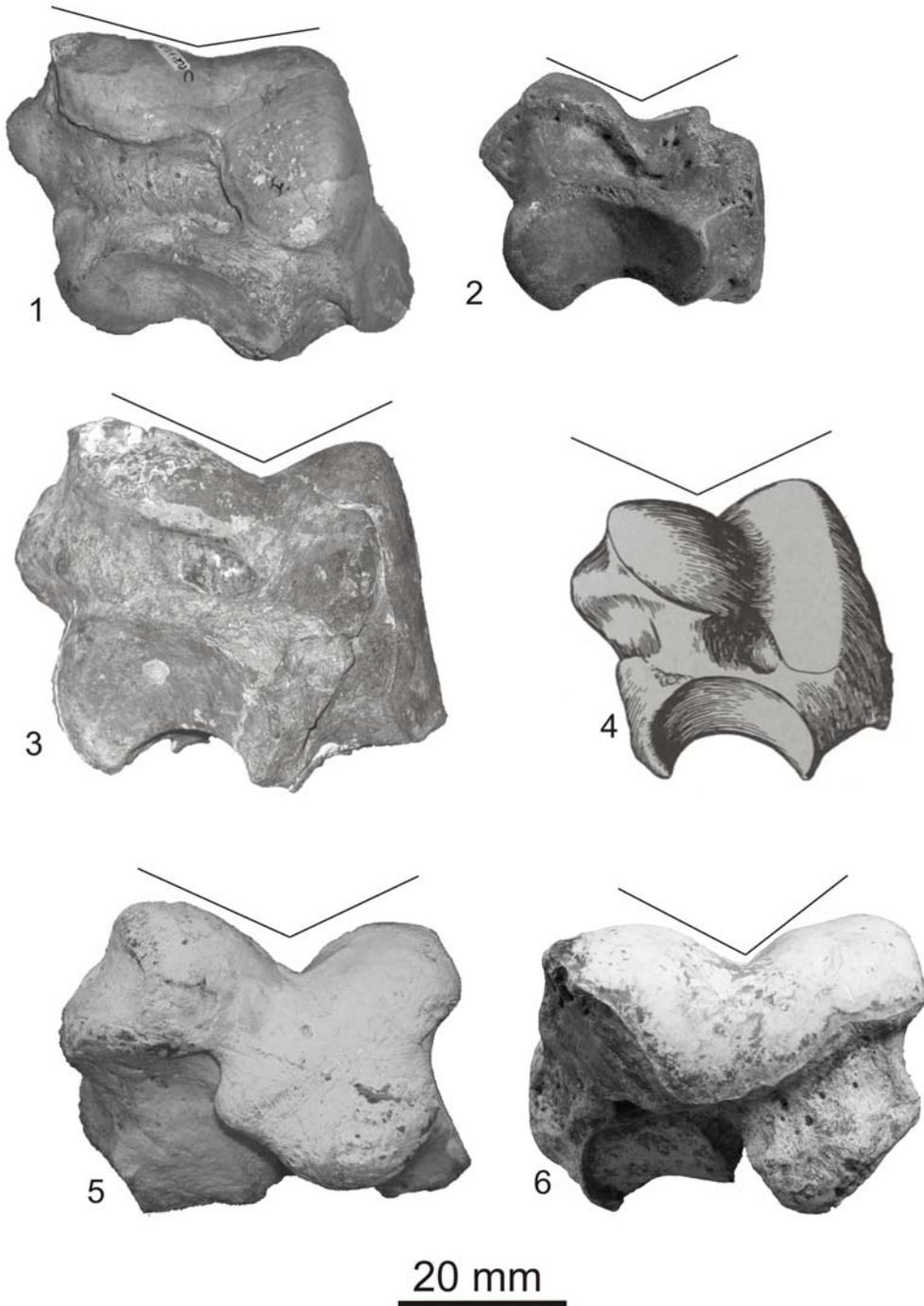


Lámina 11. Astrágalos. Fig. 1, *Scelidothorium leptocephalum* (PIMUZ AV 0509) i; Fig. 2, *Scelidothorium bravardi* (MACN 1961) d (a los fines comparativos reflejado horizontalmente al lado izquierdo); Fig. 3, “*Scelidodon tarijensis* (FMNH P 14238) i; Fig. 4, “*Scelidodon*” *chiliensis* (tomado y modificado de Hoffstetter, 1952: fig. 29 A, EPN V 130) i; Fig. 5, *Catonyx cuvieri* (MCL 4265) i; Fig. 6, *Valgipes bucklandi* (MCL 4264) i.



Lámina 12. Calcáneos derechos. Fig. 1, *Scelidotherium leptocephalum* (MACN 5001) en vista medial; Fig. 2, *Scelidotherium bravardi* (MACN1921); Fig. 3 "*Scelidodon*" *tarijensis* (FMNH P 14238) en vista lateral; Fig. 4, *Catonyx cuvieri* (MCL 4265) en vista lateral; Fig. 5, *Valgipes bucklandi* (MCL 4264) en vista lateral.

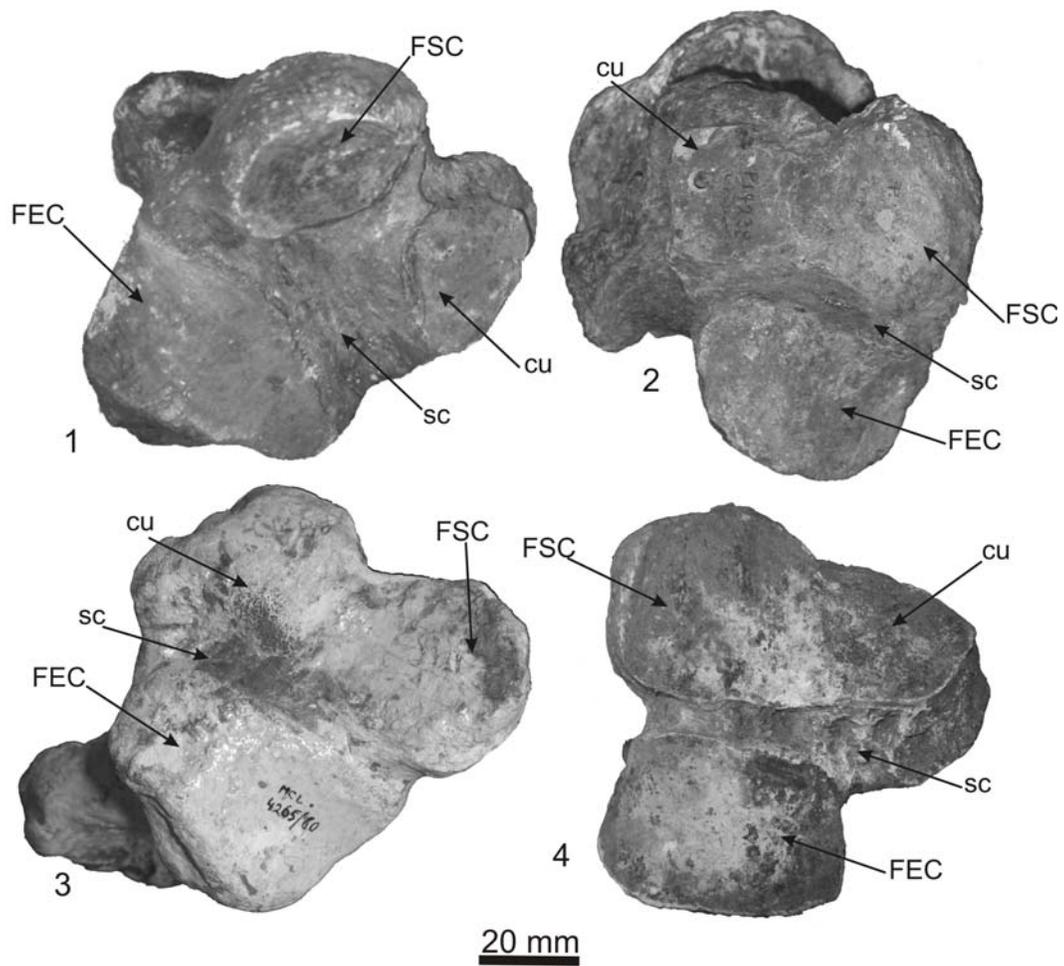


Lámina 13. Calcáneos en vista proximal. Fig. 1, *Scelidotherrium leptcephalum* (PIMUZ A/V 0508); Fig. 2, "*Scelidodon*" *tarijensis* (FMNH P 14238); Fig. 3, *Catonyx cuvieri* (MCL 4265); Fig. 4, *Valgipes bucklandi* (MCL 4264). Abreviaturas: cu, cuboides; sc, *sulcus calcanei*; FEC, faceta ectal calcaneal; FSC, faceta sustentacular calcaneal.

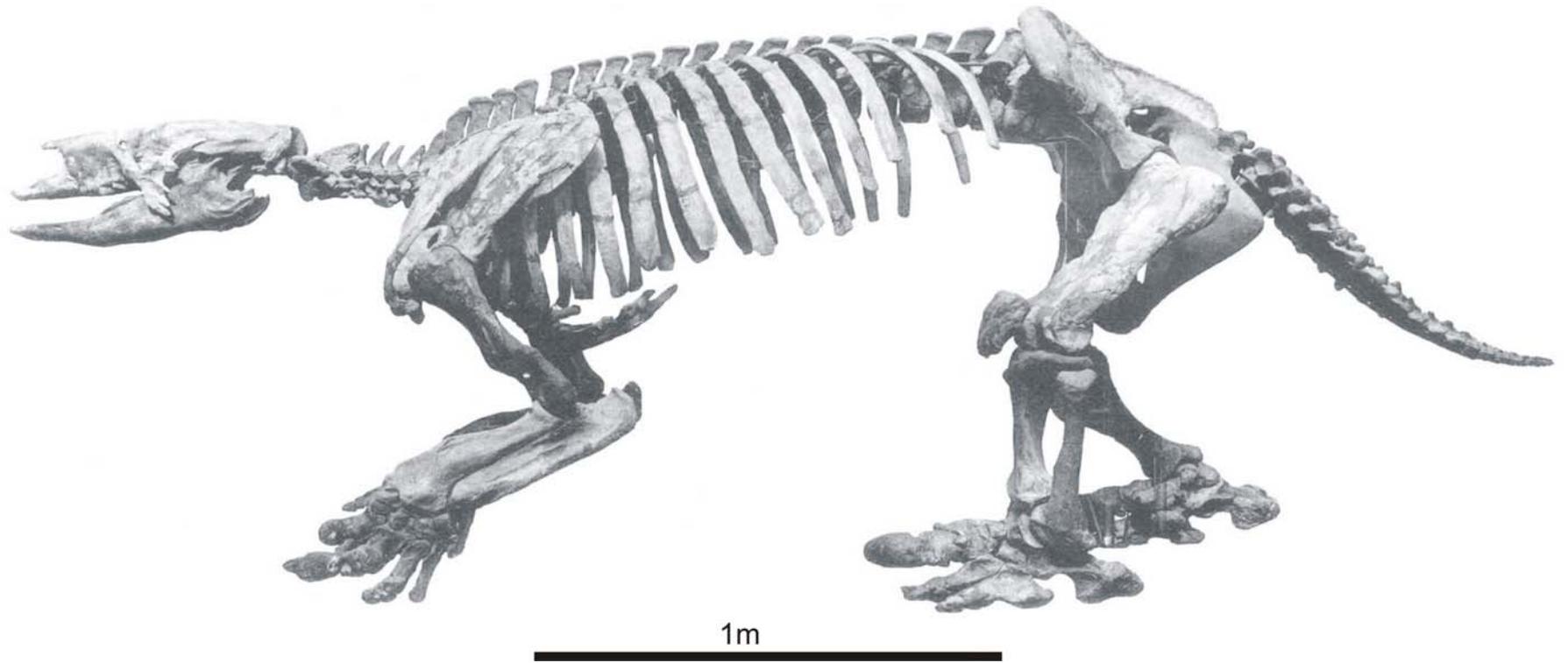


Lámina 14. *Scelidotherrium leptcephalum* Owen (tomado y modificado de Lydekker, 1894: plancha LVI fig. 1).

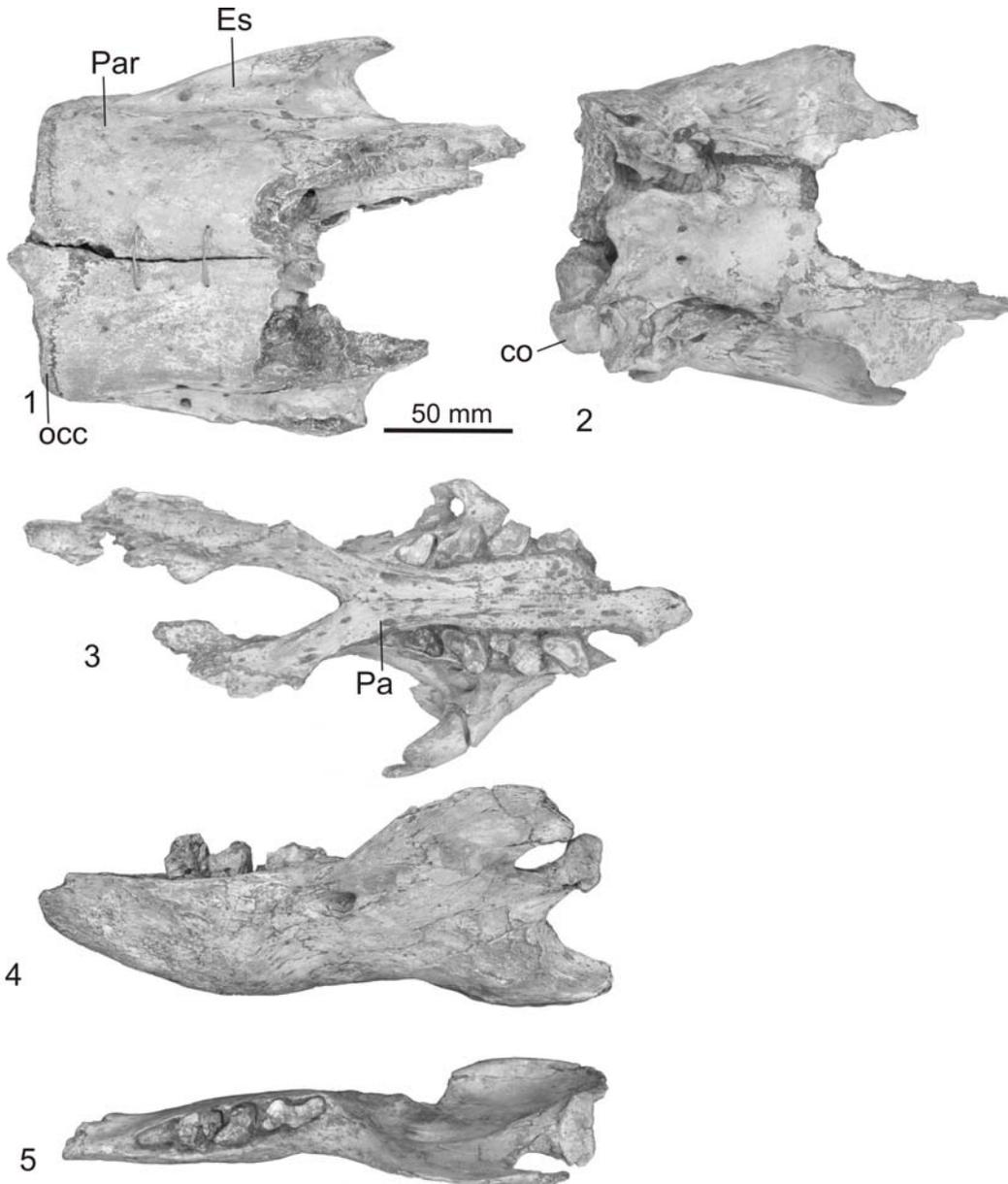


Lámina 15. *Scelidothorium leptocephalum* Owen (BM(NH) M 16579 (=RCS 3506) holotipo); Fig. 1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista ventral; Fig. 3, palatal en vista oclusal; Fig. 4 y 5, hemimandíbula izquierda vista externa y vista oclusal respectivamente. Abreviaturas: co, cóndilo occipital; Es; escamoso; Pa, palatino; Par, parietal; occ, occipital.

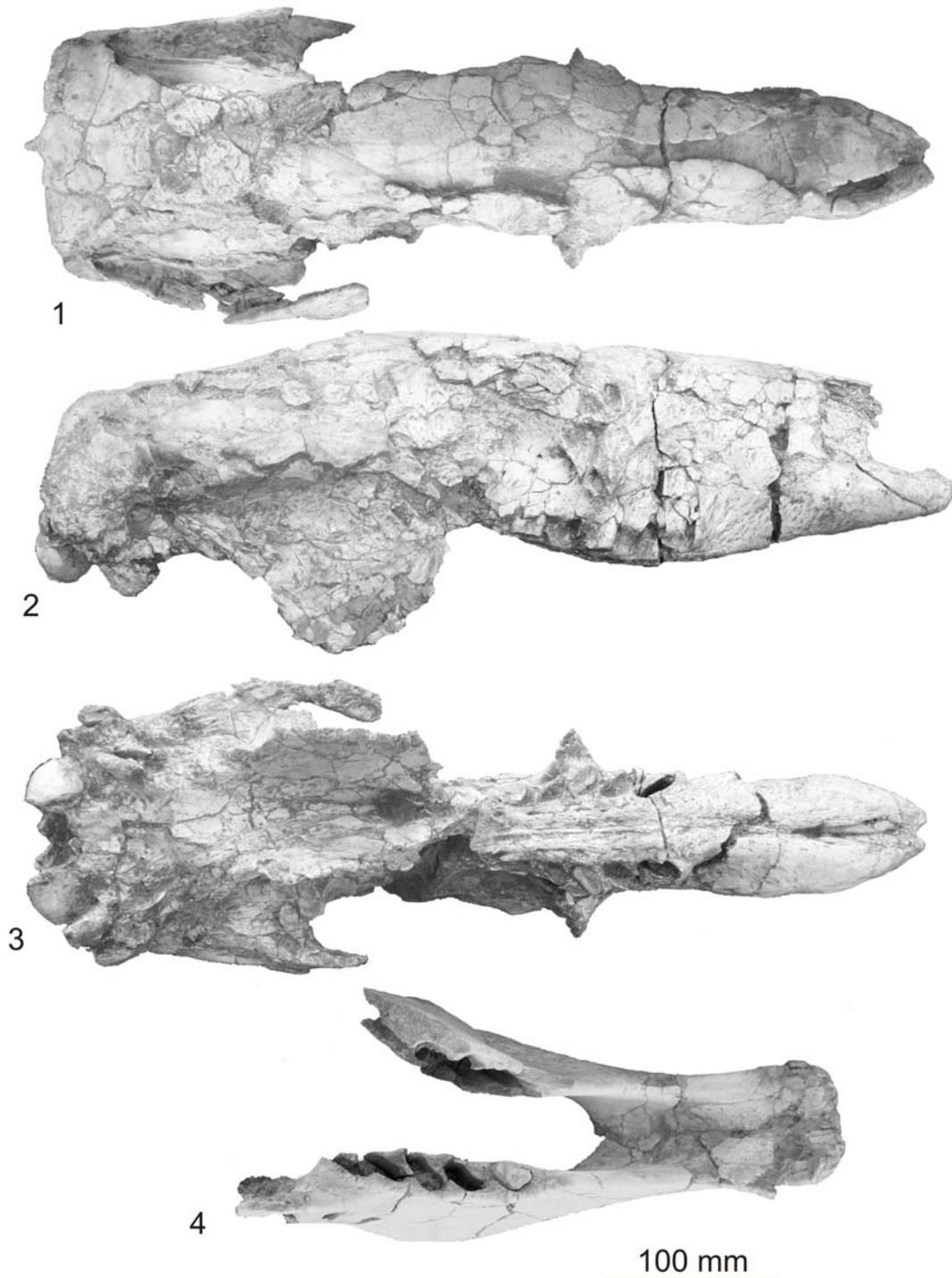
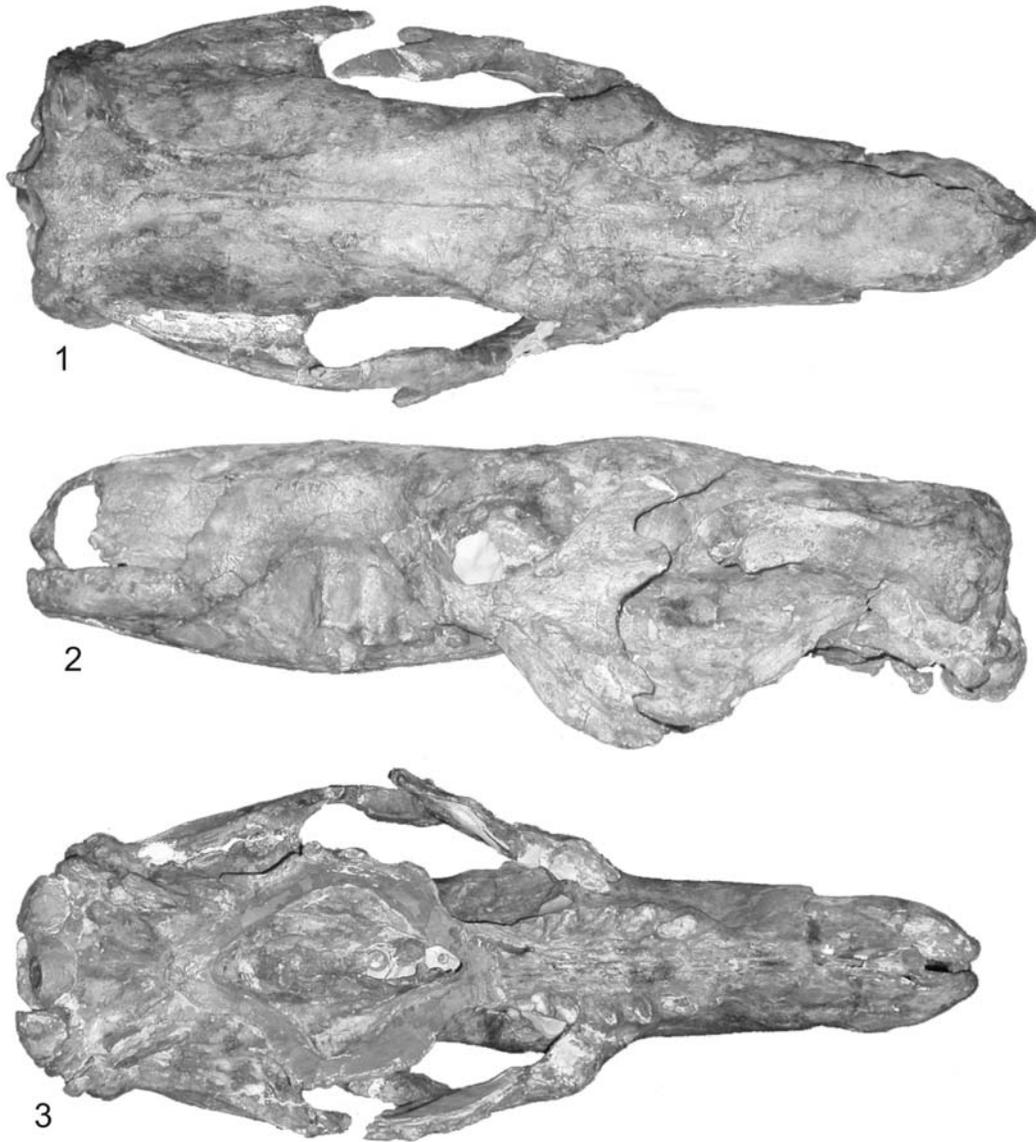


Lámina 16. *Scelidothorium leptocephalum* (PVE-F s/n). Fig. 1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral derecha; Fig. 3, en vista palatal; Fig. 4, mandíbula en vista oclusal.



100 mm

Lámina 17. *Scelidothorium leptocephalum* (FMNH P 14274). Fig.1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral izquierda; Fig. 3, en vista palatal.

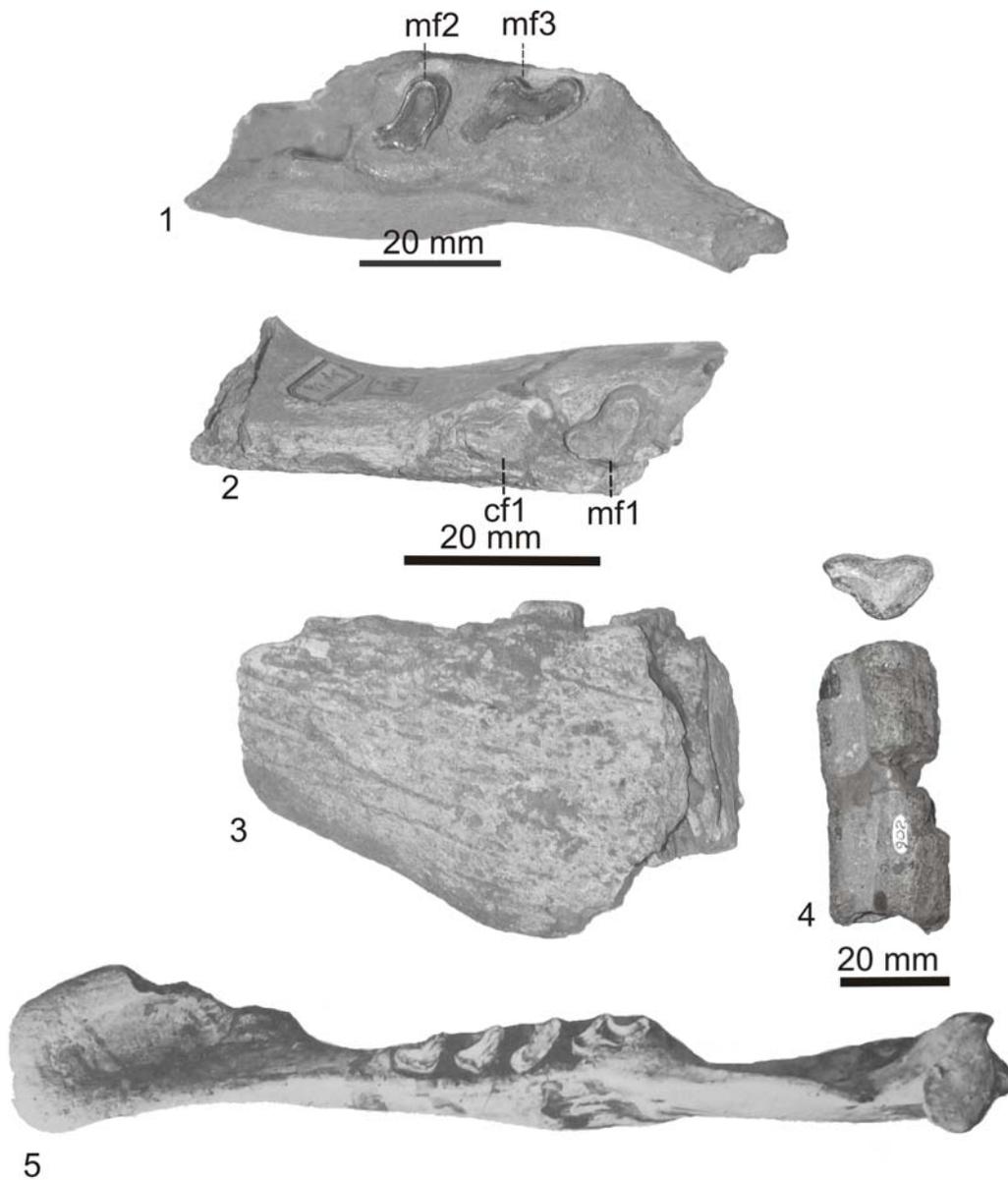


Lámina 18. Scelidotheriinae indet. (MLP 3-761 holotipo de *Scelidothorium floweri* Ameghino). Fig.1, porción posterior de hemimandíbula izquierda en vista oclusal; Fig. 2, porción anterior de hemimandíbula izquierda, en vista oclusal (MLP 3-440 holotipo de *Scelidothorium laevidens* Moreno y Mercerad); Fig. 3, en vista lateral externa; Fig. 4, holotipo de *Scelidothorium parodii puelchense* (PVL 902) Mf4 izquierdo en vista lingual y oclusal respectivamente; *Scelidothorium leptocephalum*. Fig. 5, hemimandíbula izquierda, en vista oclusal (holotipo de *Scelidothorium heteogenidens*, tomado y modificado de Lydekker, 1894: plancha LVIII fig.1).

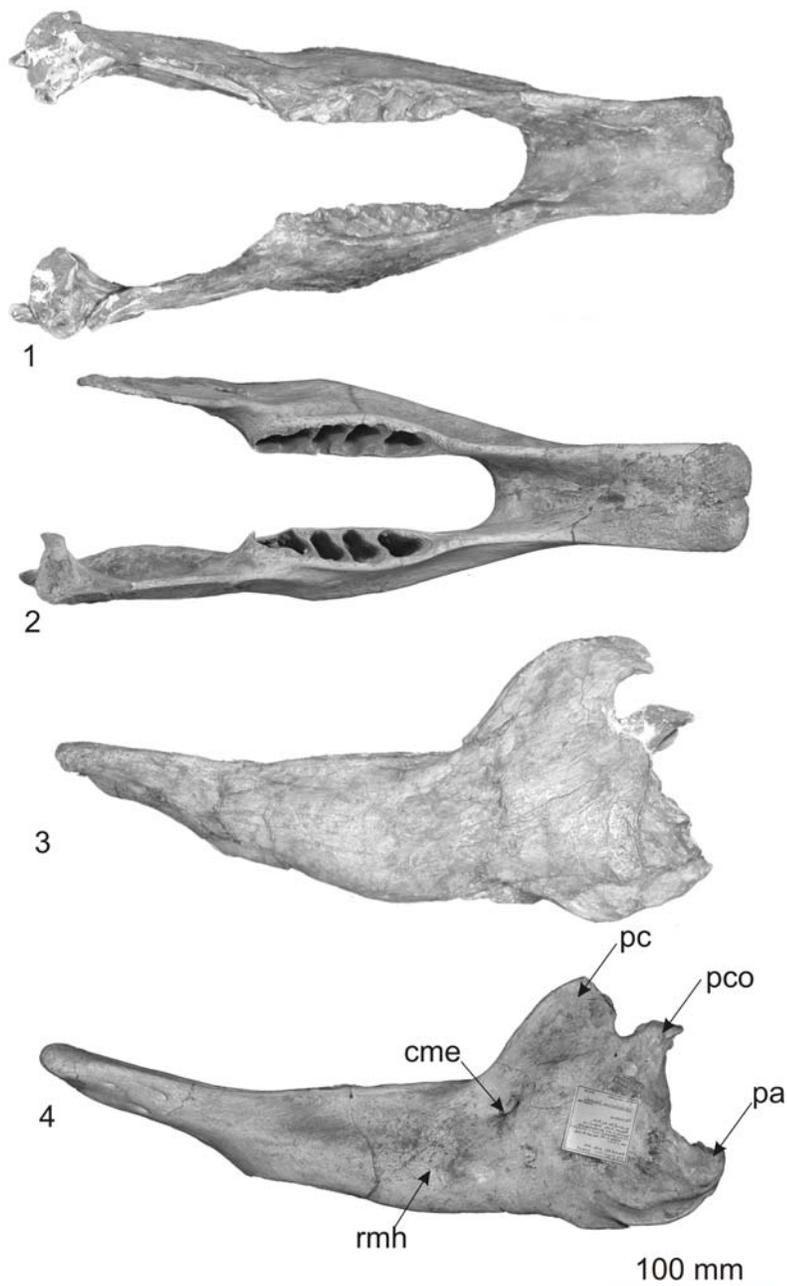


Lámina 19. Comparación de las mandíbulas de *Scelidothorium leptocephalum*, Fig. 1 y 3 (FMNH P 14274), vistas oclusal y lateral izquierda respectivamente y *Scelidothorium bravardi*; Fig. 2 y 4 (BM(NH) M 37649 holotipo), vistas oclusal y lateral izquierda respectivamente. Abreviaturas: cme, canal mandibular externo; pa, proceso angular; pc, proceso coronoide; pco, proceso condilar; rmh, rama mandibular horizontal.

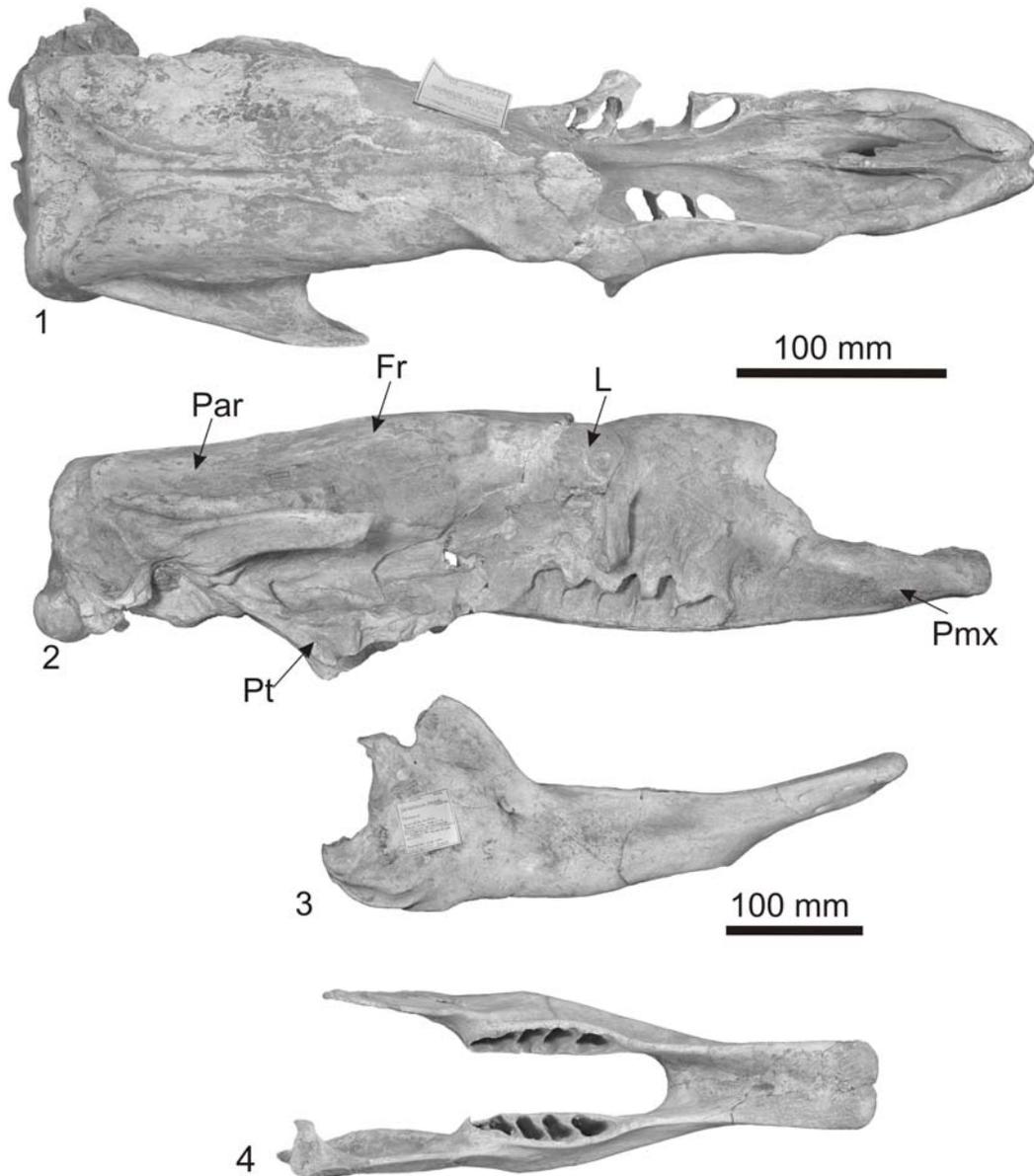


Lámina 20. *Scelidothorium bravardi* Lydekker (BM(NH)M 37626 holotipo). Fig. 1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral derecha; Fig. 3, mandíbula vista lateral derecha; Fig. 4, en vista oclusal. Abreviaturas: Fr, frontal; L, lagrimal; Par, parietal; Pf, pterigoides, Pmx, premaxilar.

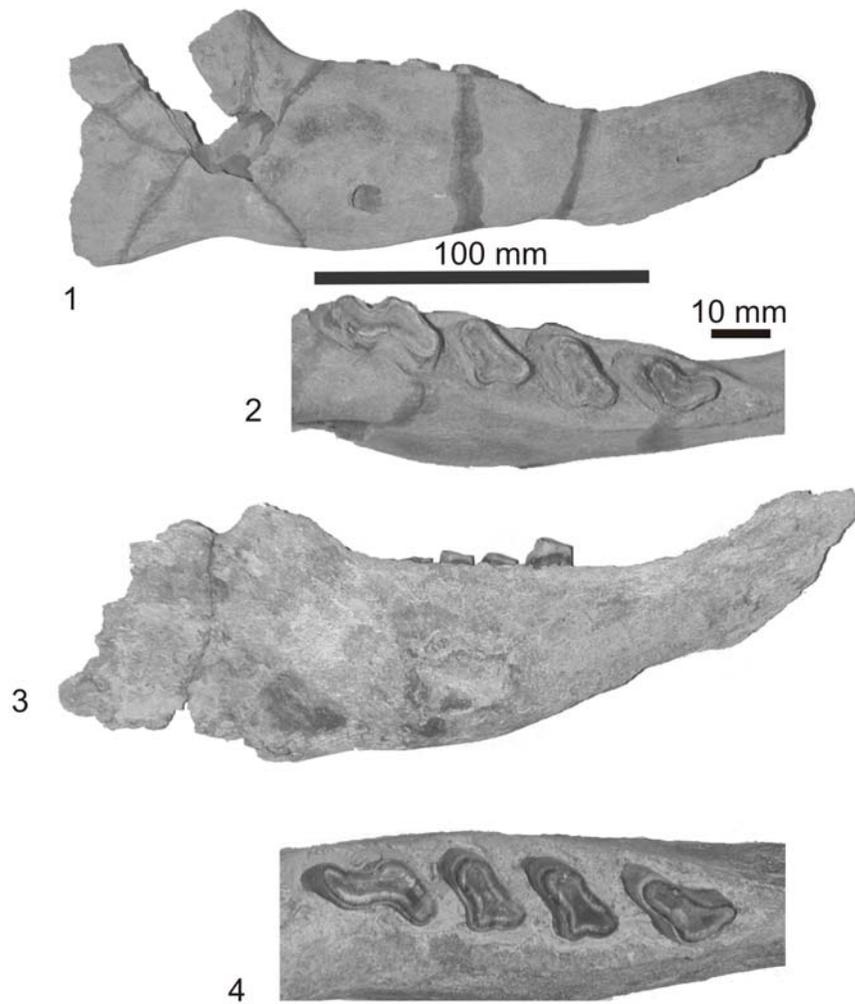


Lámina 21. *Scelidotherium bravardi*. Fig. 1, hemimandíbula derecha, en vista lateral externa (MACN 2289); Fig. 2, vista oclusal; Fig. 3, hemimandíbula derecha, vista lateral externa (MLP s/n); Fig.4, en vista oclusal.

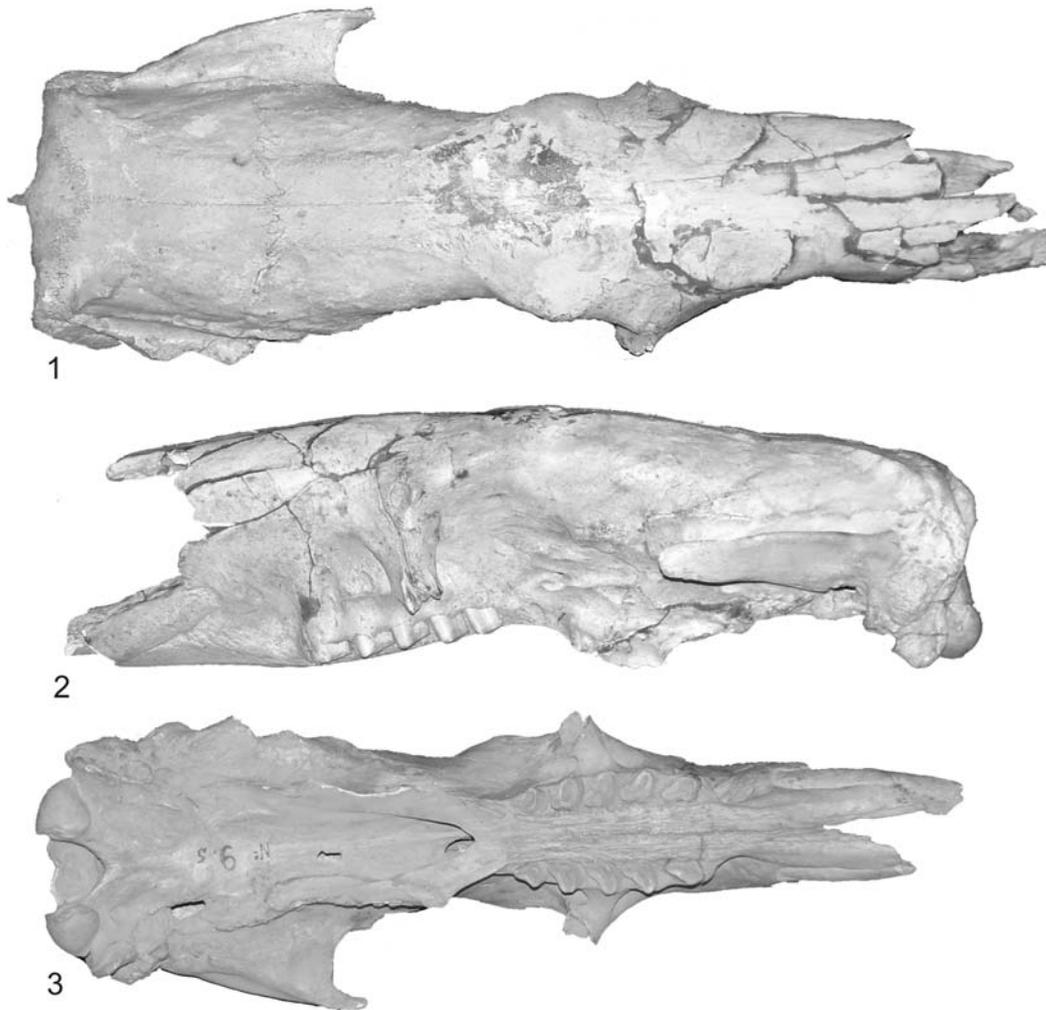


Lámina 22. *Scelidotherium bravardi* (MMP 9-S). Fig.1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral izquierda; Fig. 3, en vista palatal.

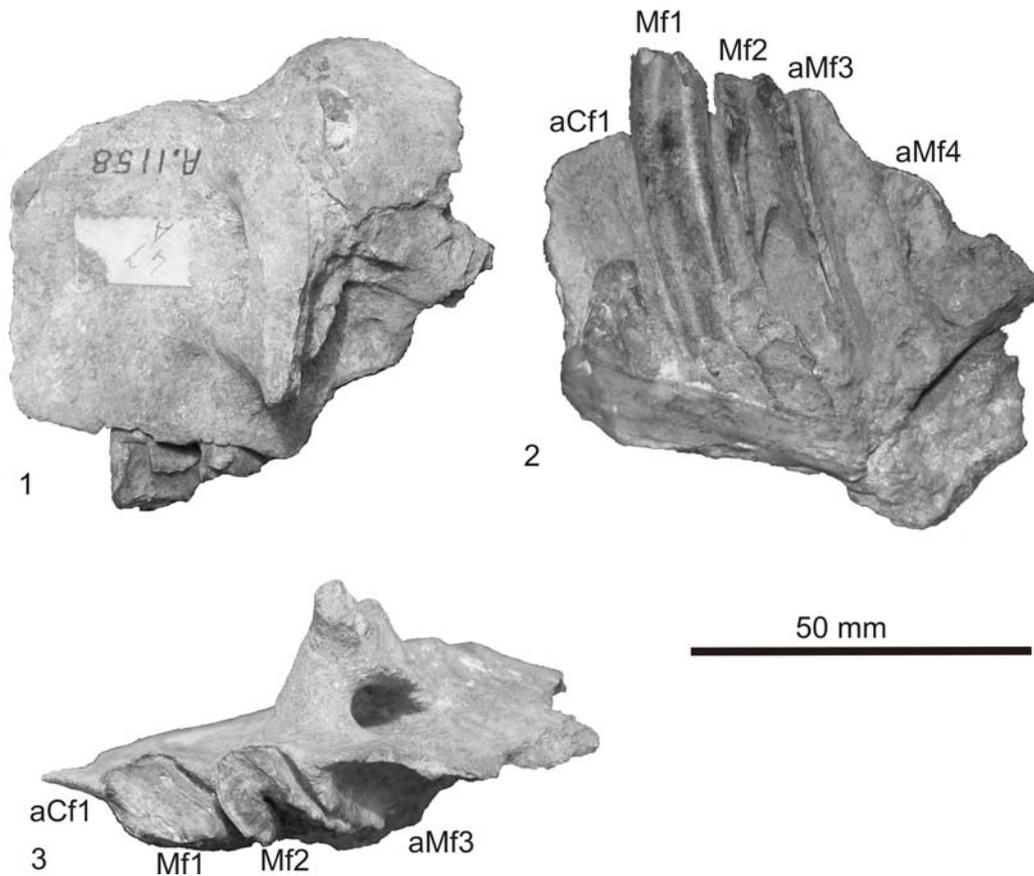


Lámina 23. Scelidotheriinae indet. (*Scelidodon copei* Ameghino MACN A-1158 holotipo). Fig. 1, maxilar en vista lateral izquierda; Fig. 2, en vista lateral interna; Fig. 3, en vista oclusal. Abreviaturas: aCf, alvéolo del caniniforme superior; Mf, molariforme superior; aMf, alvéolo del molariforme superior.

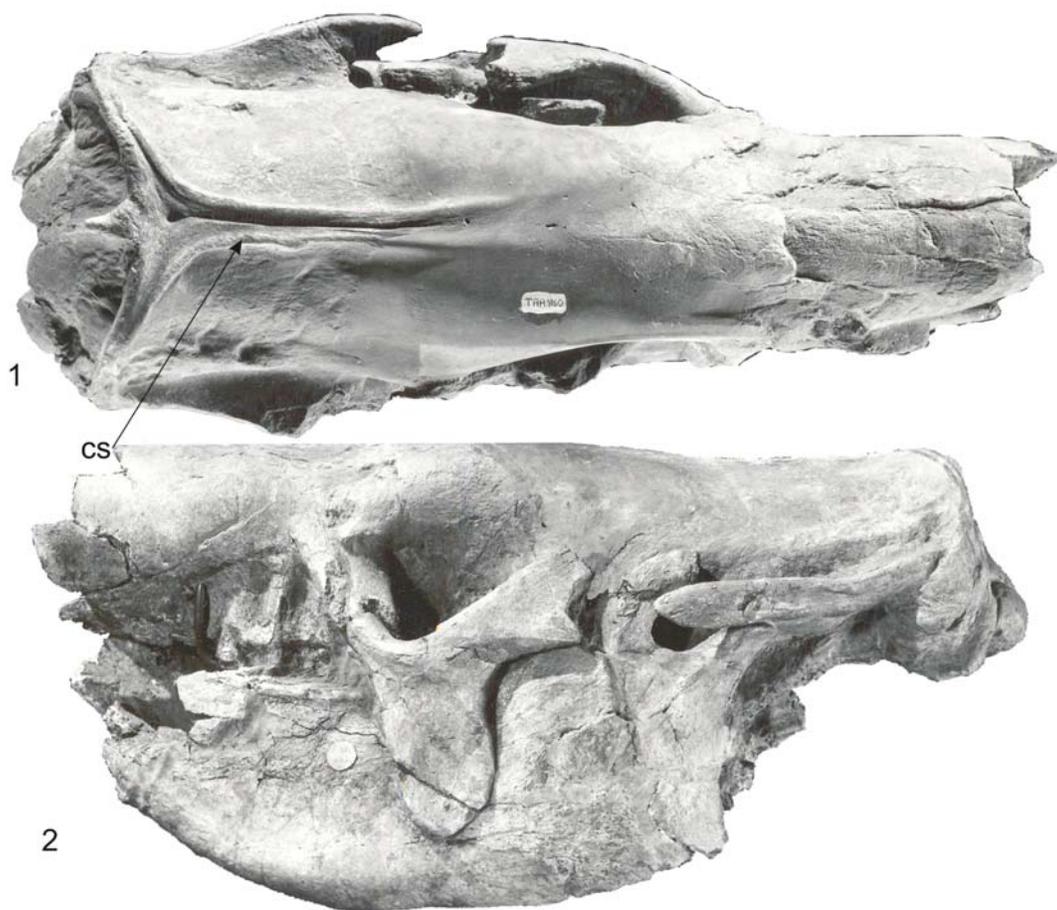


Lámina 24. "*Scelidodon*" *tarijensis* (Gervais y Ameghino) (MNHN TAR 1260 holotipo). Fig. 1, cráneo y mandíbula asociado en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral izquierda. Abreviatura: cs, cresta sagital.

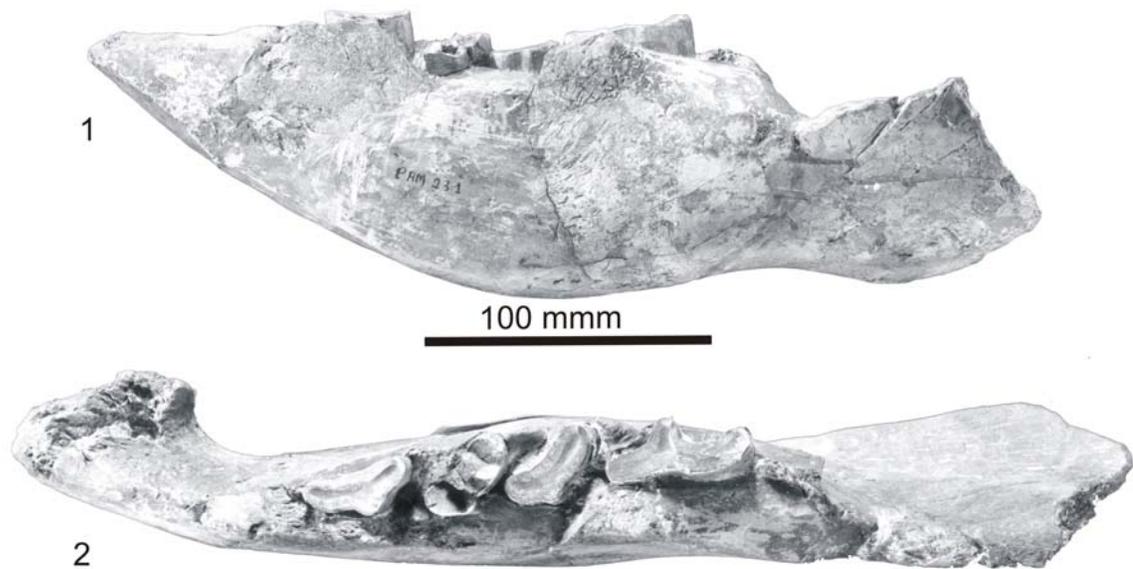


Lámina 25. “*Scelidodon*” *tarijensis* (MNHN PAM 231 holotipo de *Scelidodon capellini* (Gervais y Ameghino). Fig. 1, hemimandíbula izquierda en vista lateral externa; Fig. 2, en vista oclusal.

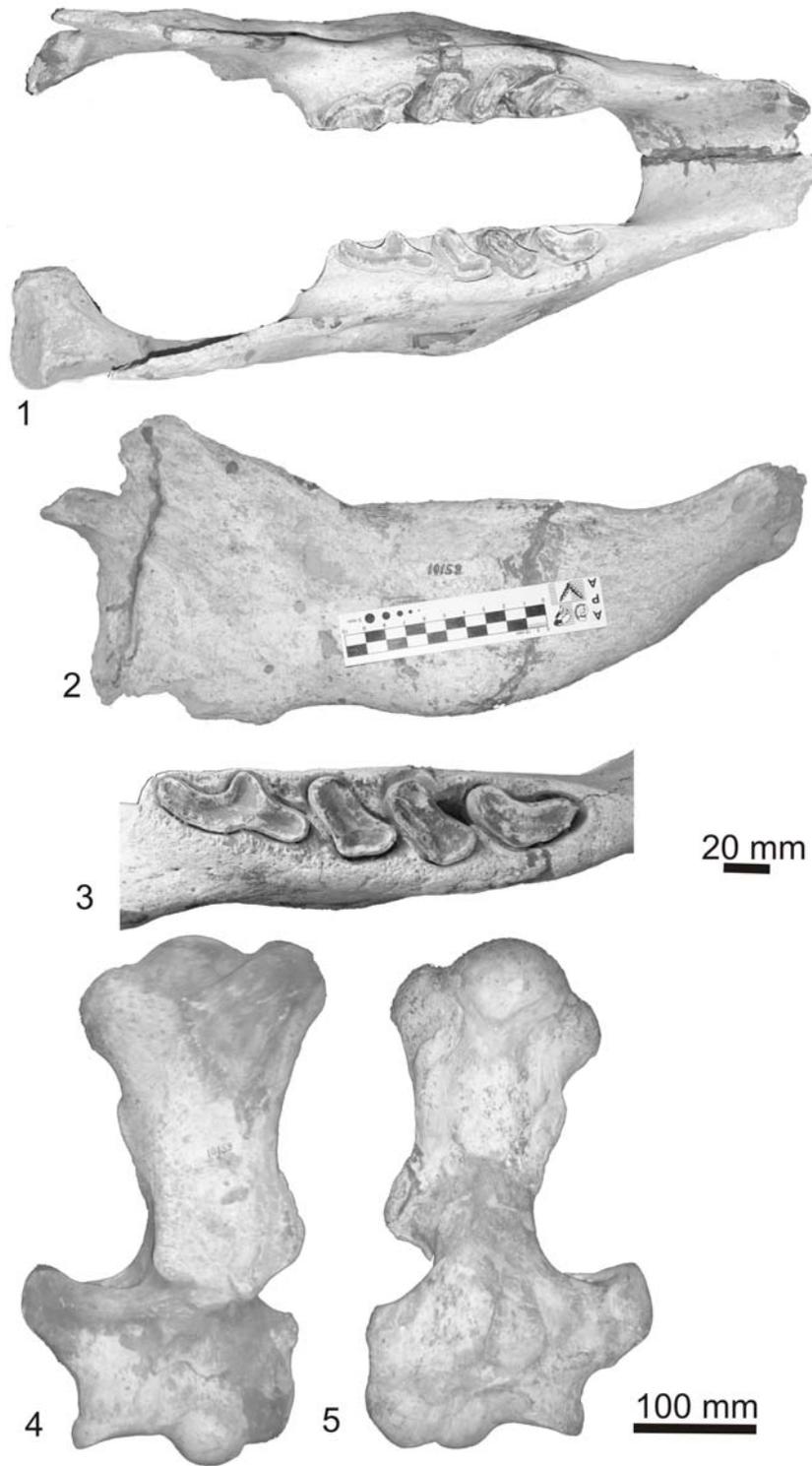


Lámina 26. "*Scelidodon*" *tarijensis* (MACN 10159). Fig. 1, mandíbula en vista oclusal; Fig. 2, en vista lateral externa derecha; Fig. 3, detalle de serie dentaria derecha; Fig. 4 y 5, húmero izquierdo en vista anterior y posterior respectivamente.

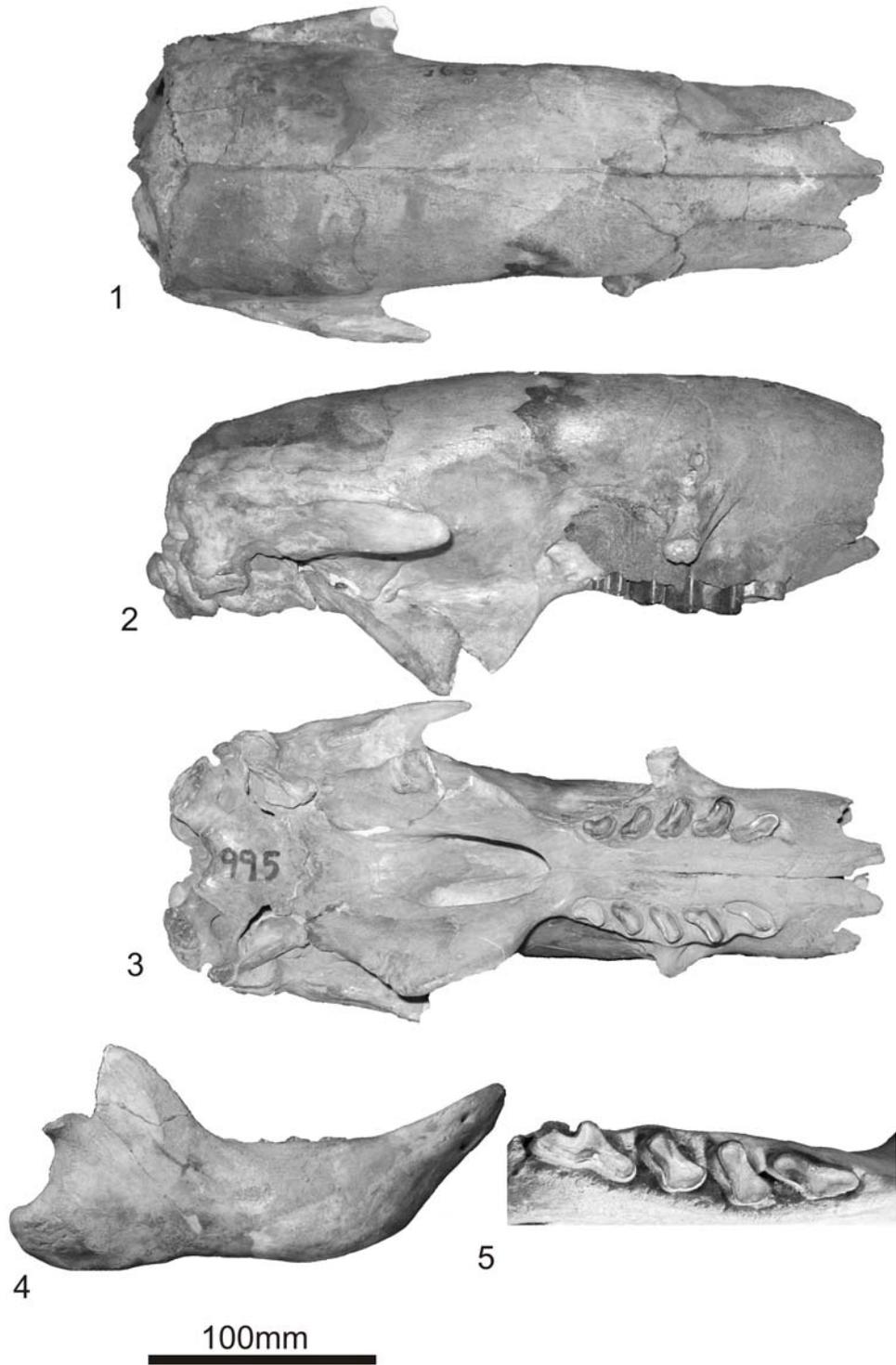


Lámina 27. “*Scelidodon*” *tarijensis* (MACN 995). Fig. 1, cráneo en vista lateral derecha; Fig. 2, en vista palatal; Fig. 3, en vista dorsal; Fig. 4, hemimandíbula derecha en vista lateral externa; Fig. 5, en vista oclusal.

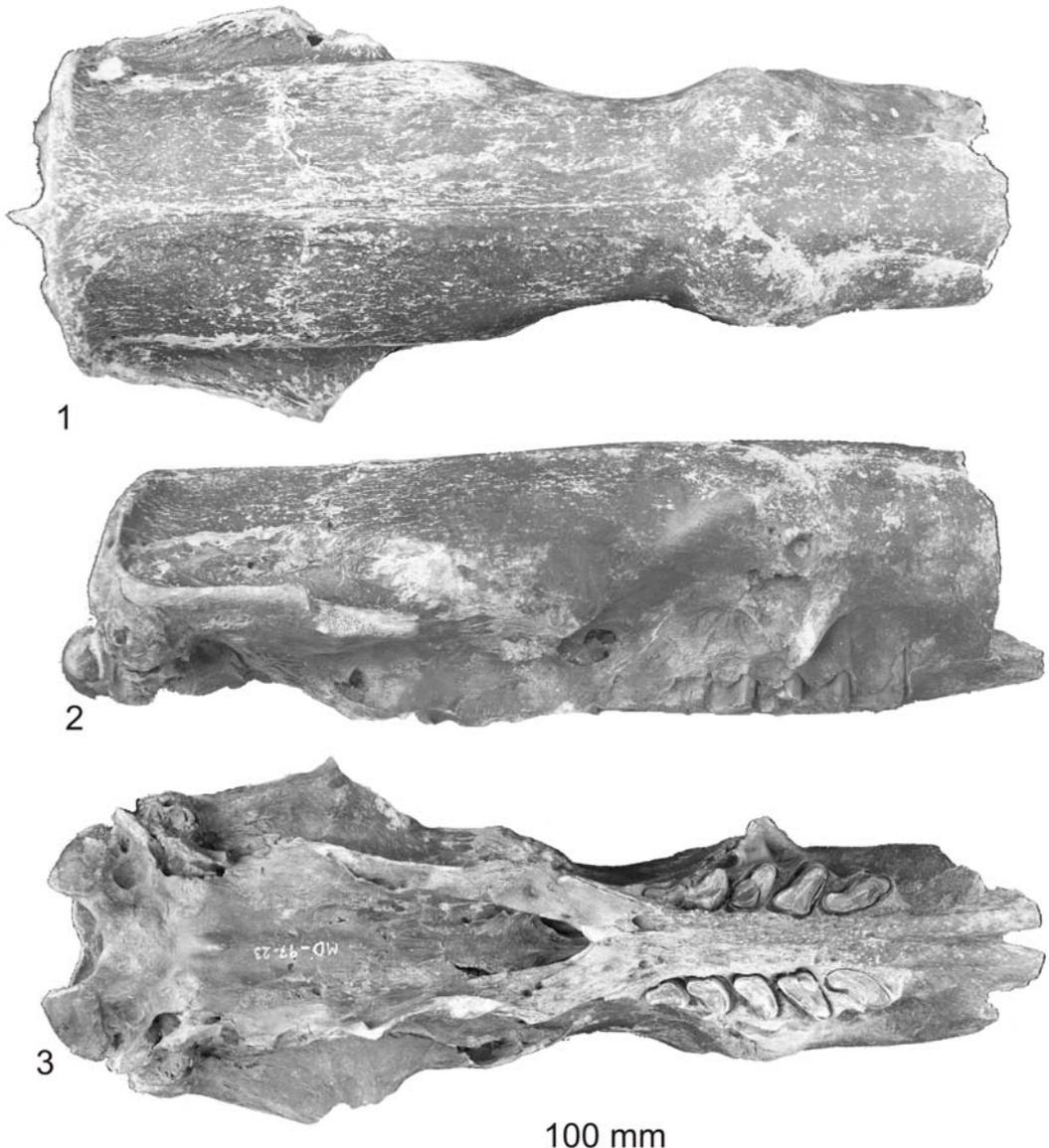


Lámina 28. “*Scelidodon*” *tarijensis* (MD 97-23). Fig. 1, cráneo vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral derecha; Fig. 3, vista palatal.

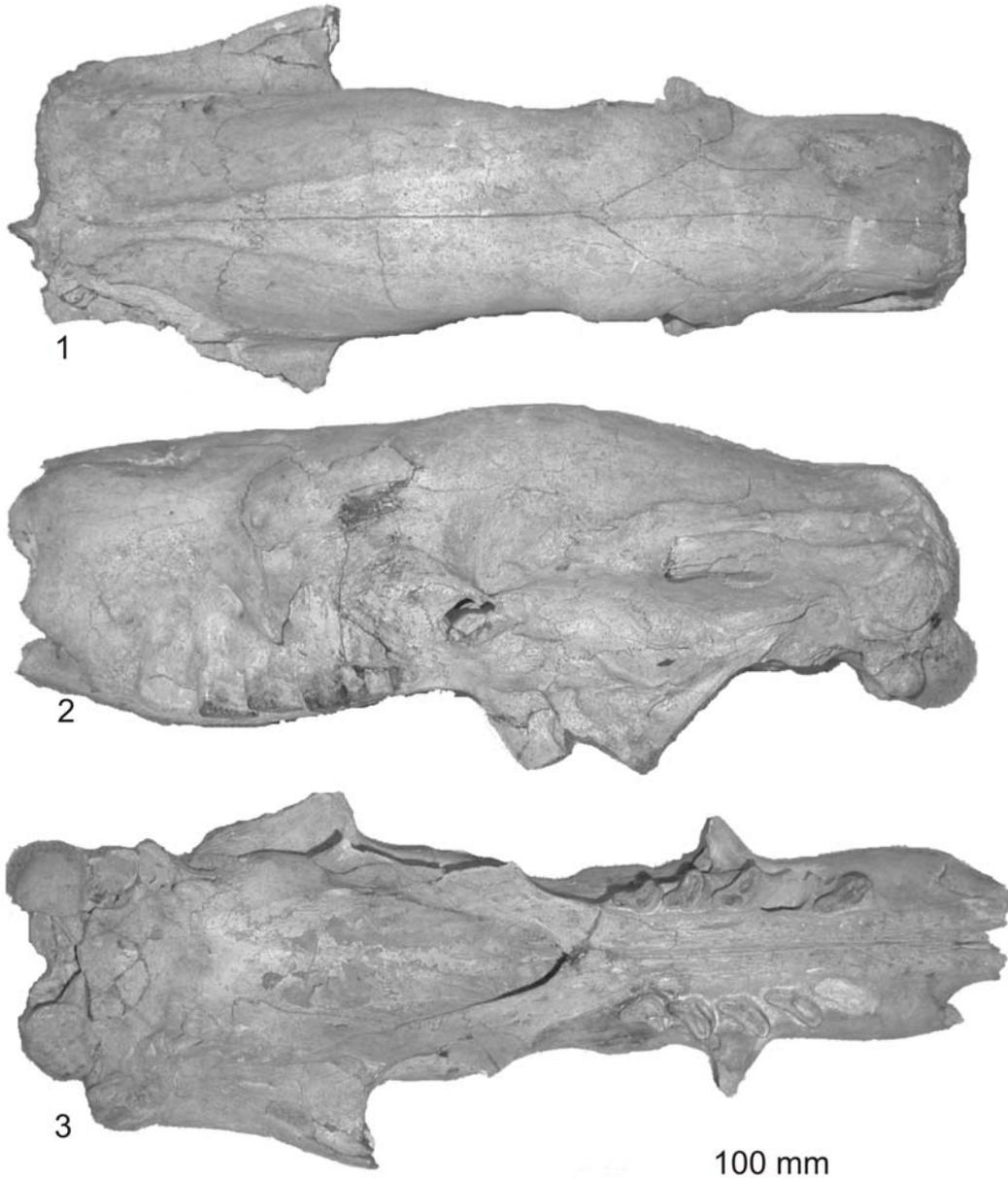


Lámina 29. "*Scelidodon*" *tarijensis* (PIMUZ A/V 0512). Fig. 1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral izquierda; Fig. 3, en vista palatal.

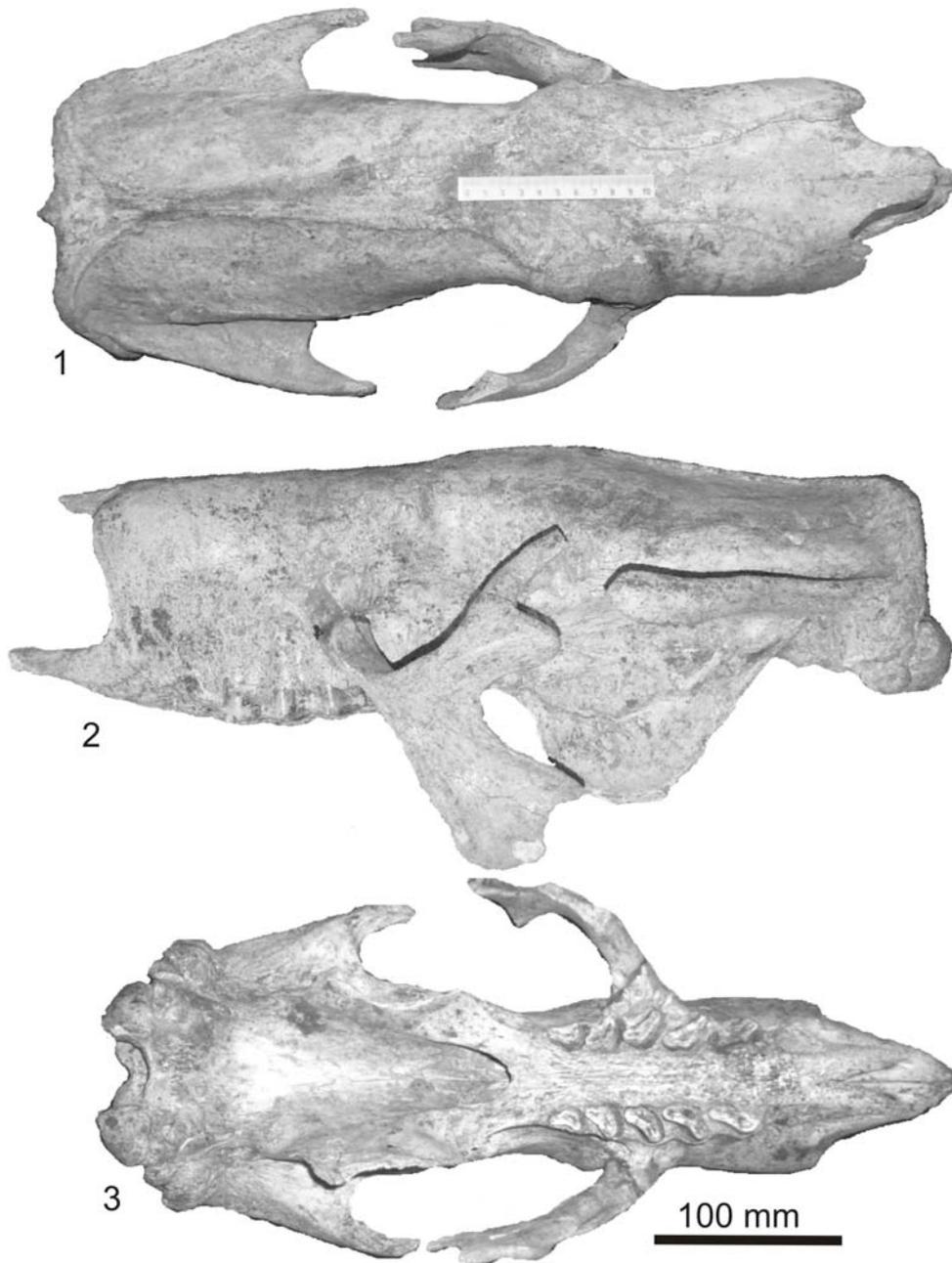


Lámina 30. “*Scelidodon*” *tarijensis* (MMP 1267M). Fig. 1, cráneo vista dorsal; Fig. 2 en vista lateral izquierda; Fig. 3, vista palatal.

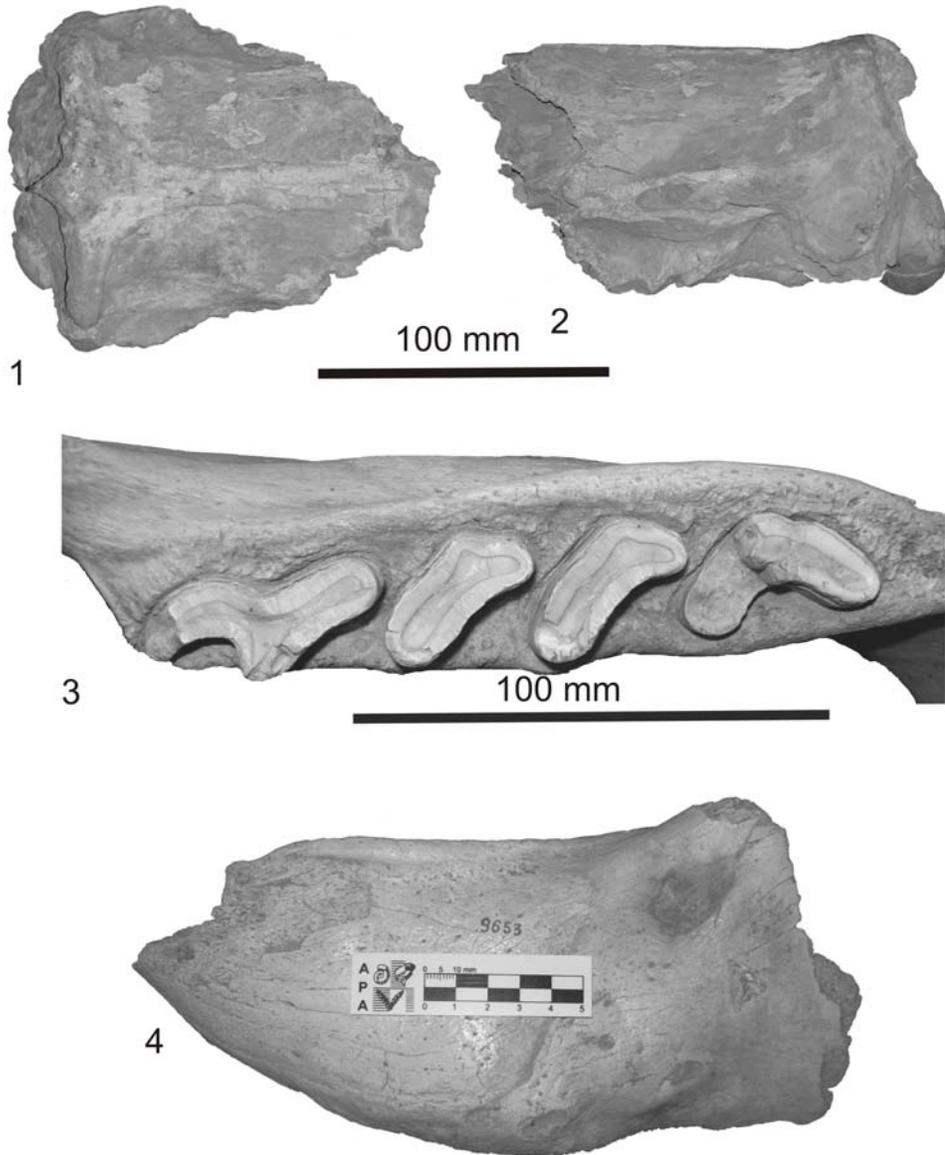


Lámina 31. “*Scelidodon*” *tarijensis* (MMP 3989-M y MACN 9653). Fig. 1, cráneo vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral izquierda; Fig. 3, hemimandíbula izquierda en vista oclusal; Fig. 4, en vista lateral externa.

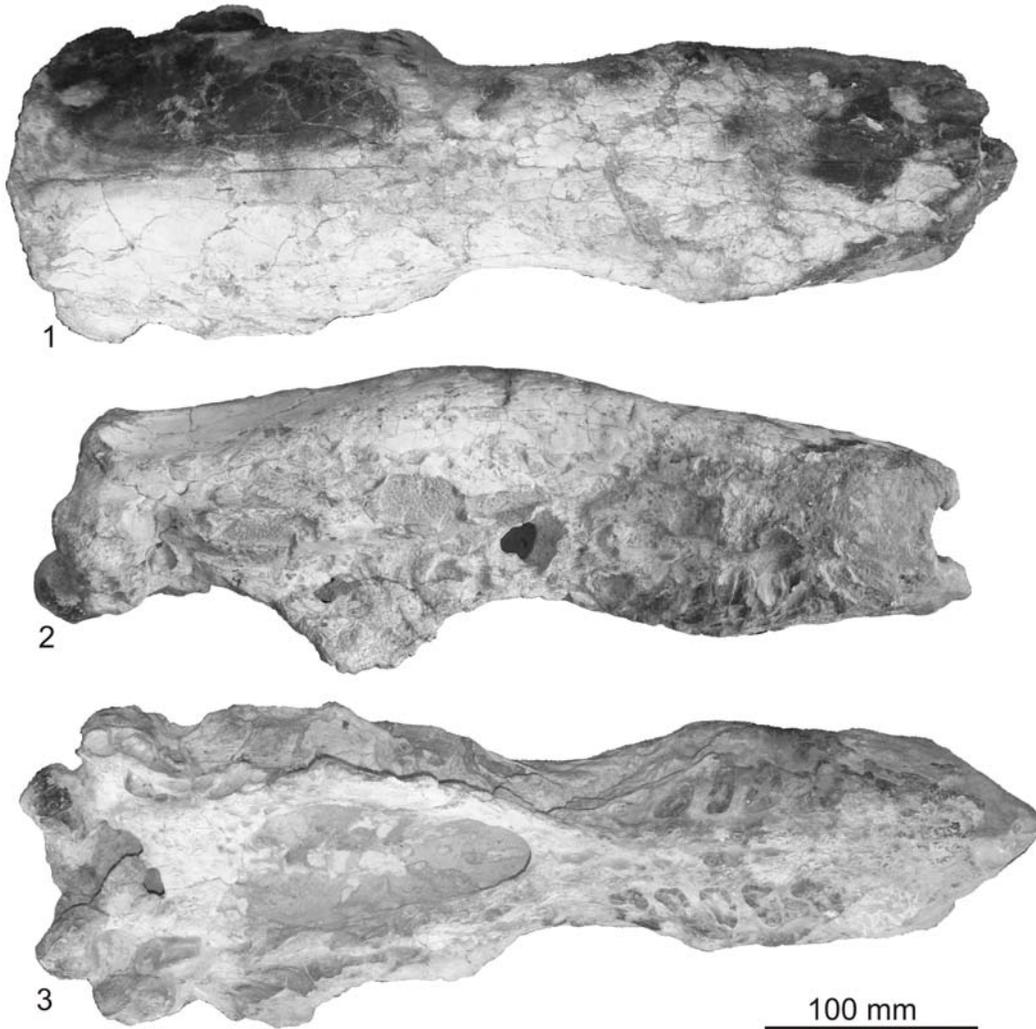
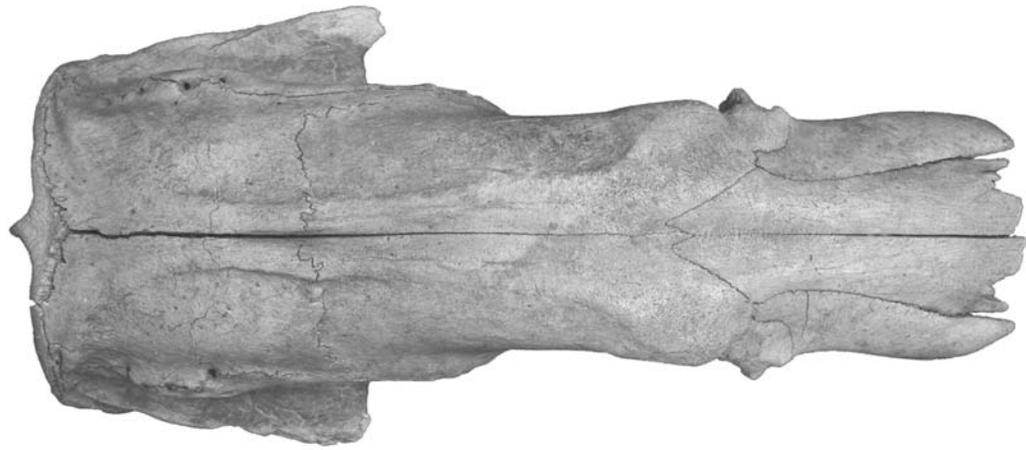


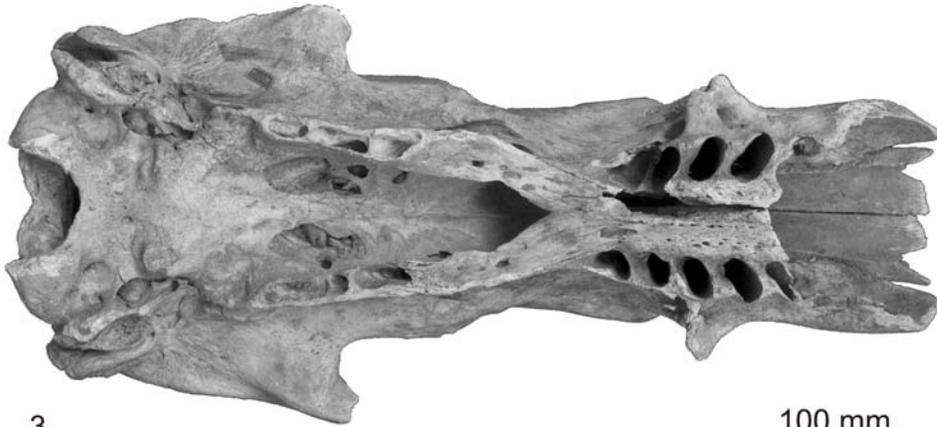
Lámina 32. "*Scelidodon*" *tarijensis* (Ctes-PZ. 7151). Fig. 1, cráneo vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral derecha; Fig. 3, vista palatal.



1



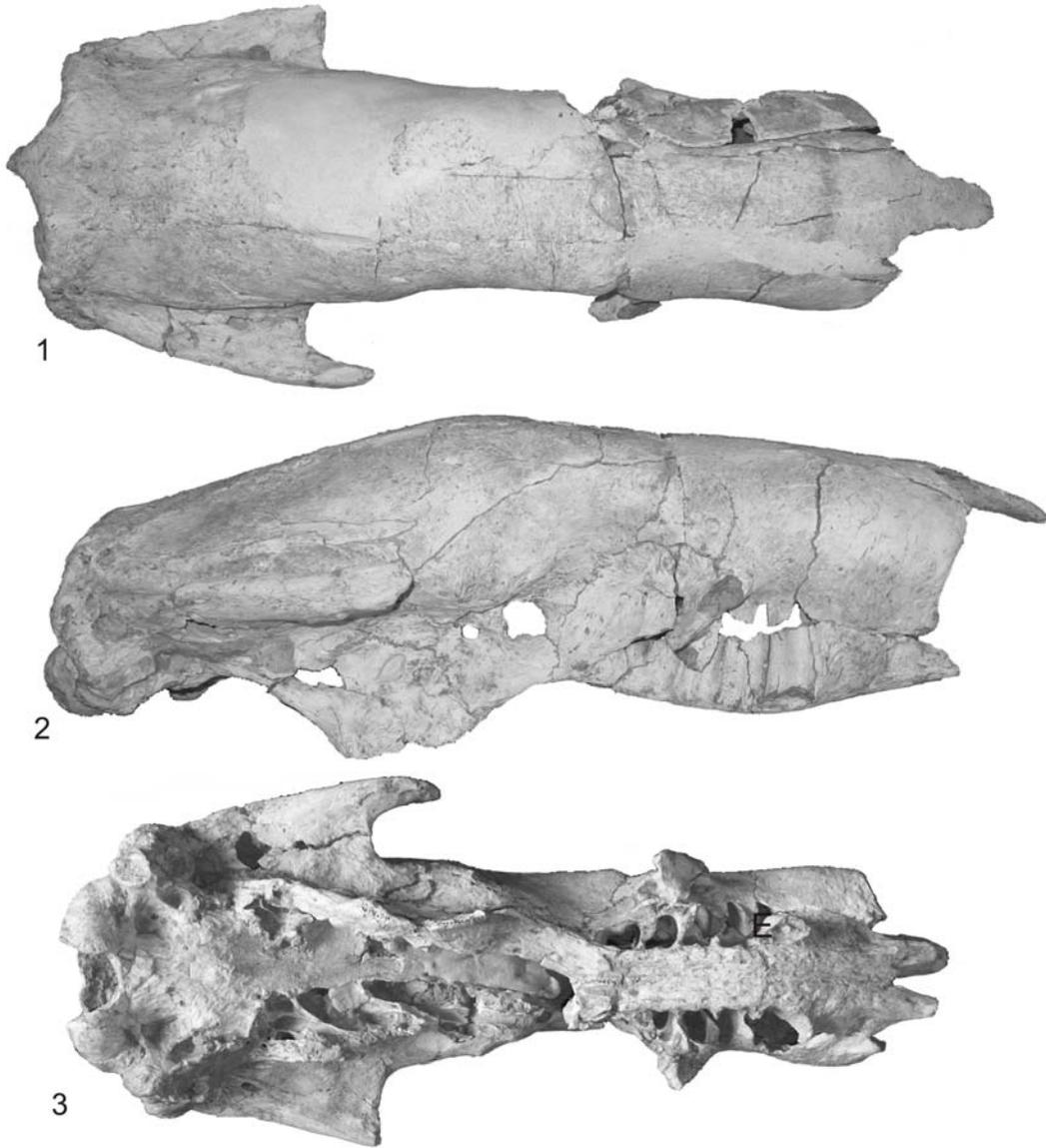
2



3

100 mm

Lámina 33. "*Scelidodon*" *chiliensis* (Lydekker) (BM(NH) M 2819 holotipo). Fig. 1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral izquierda; Fig. 3, en vista ventral.



100 mm

Lámina 34. "*Scelidodon*" *chiliensis* (MHIN-UNSL GEO V-199). Fig. 1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral derecha; Fig. 3, en vista palatal.

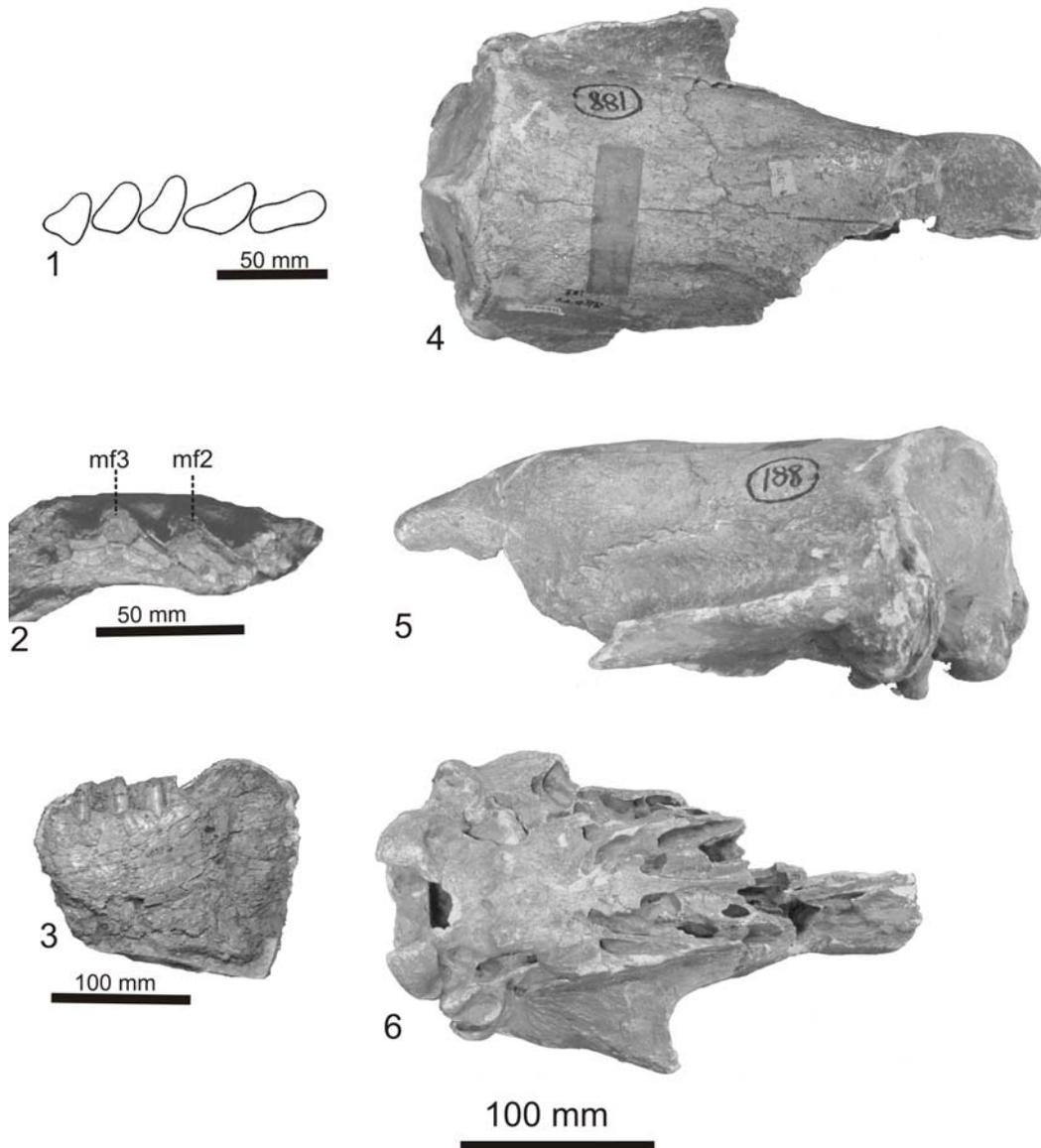


Lámina 35. Fig. 1, tomado y modificado de Esteban *et al.* (1988: fig. 3, 4) “*Scelidodon*” cf. “*Sc.*” *chiliensis*; Fig. 2, *Scelidotheriinae* indet. hemimandibula vista oclusal (PVL 4673); Fig. 3, vista lateral izquierda; “*Scelidodon*” *chiliensis* (holotipo de *Scelidothierium* ? *bolivianum* SGO-PV 188), Fig. 4, cráneo vista dorsal; Fig. 5, en vista lateral izquierda; Fig. 6, en vista ventral. Abreviatura: mf, molariforme inferior.

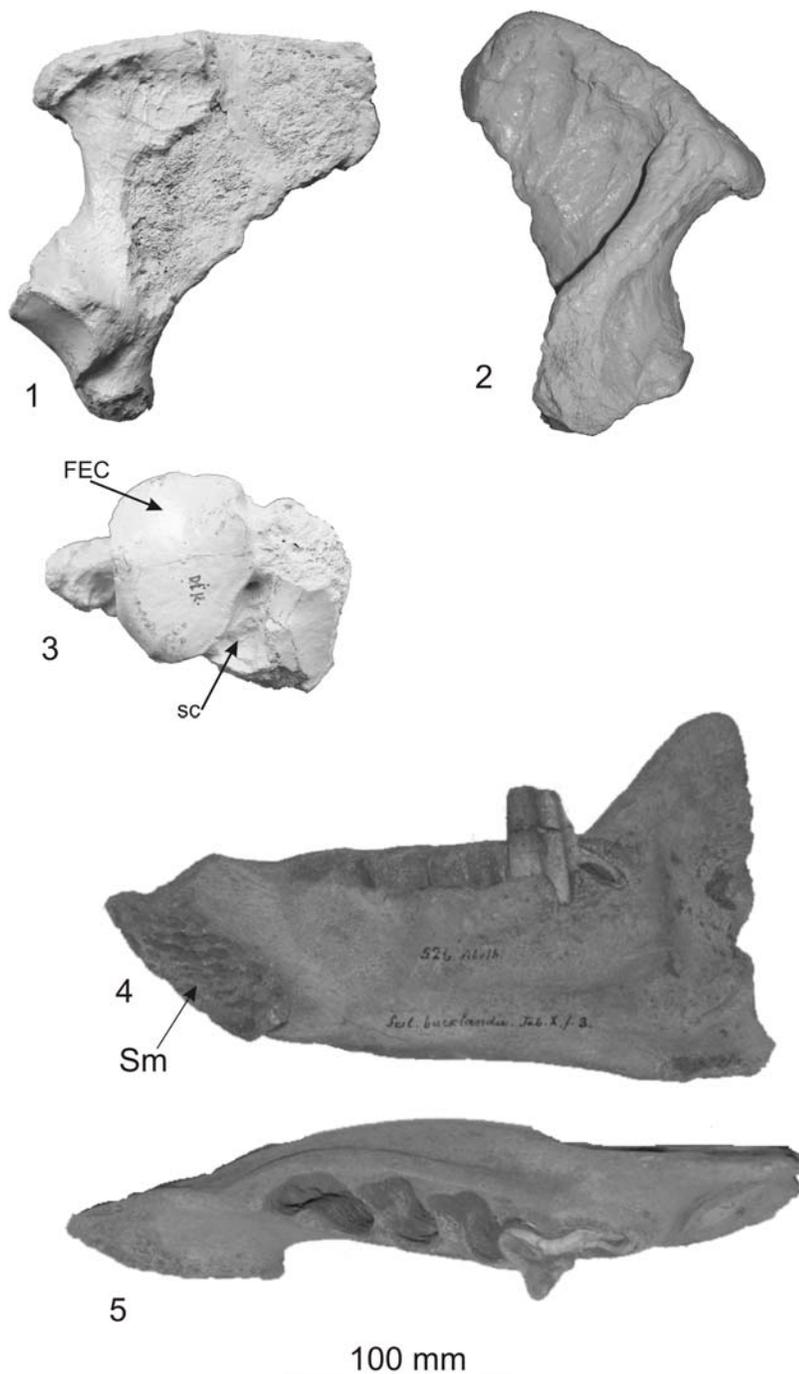


Lámina 36. *Valgipes bucklandi*. Fig. 1, tipo de *Valgipes deformis* Gervais, astrágalo derecho (calco del holotipo MNHN 7384), en vista medial; Fig. 2, en vista lateral; Fig. 3, en vista proximal; Fig. 4, tipo de *Scelidotherium bucklandi* Lund, hemimandíbula derecha, en vista lateral interna (ZMUC 526); Fig. 4, en vista oclusal. Abreviaturas: FEC, faceta ectal calcaneal; Sm, sínfisis mandibular; sc, *sulcus calcanei*.

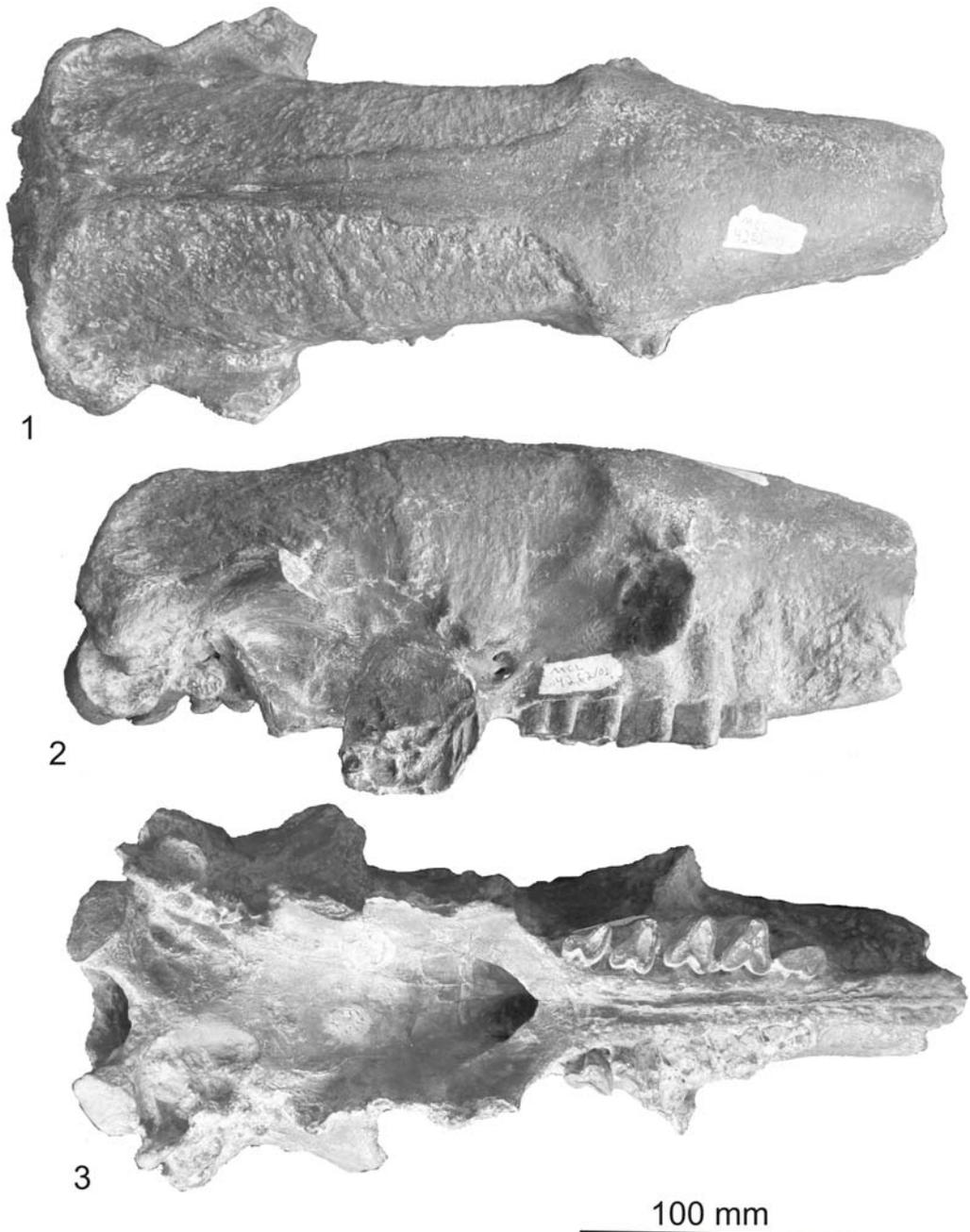


Lámina 37. *Valgipes bucklandi* (MCL 4262). Fig. 1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral derecha; Fig. 3, en vista palatal.

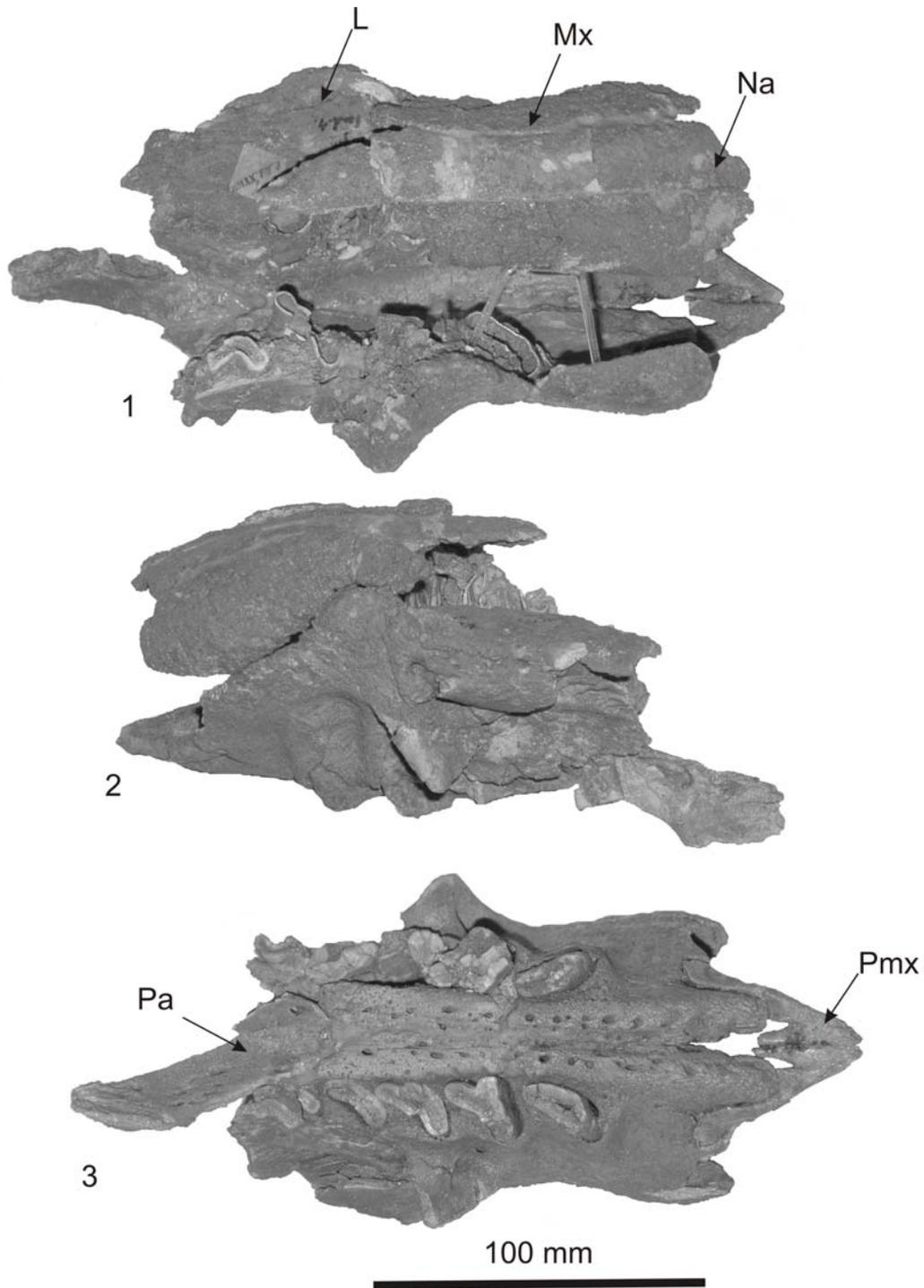


Lámina 38. *Catonyx cuvieri* (Lund) (ZMUC 831 holotipo de *Platyonyx brongniartii* Lund). Fig. 1, porción anterior de cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral izquierda; Fig. 3, en vista oclusal. Abreviaturas: L, lagrimal; Mx, maxilar; Na, nasal, Pa, palatino; Pmx, premaxilar.

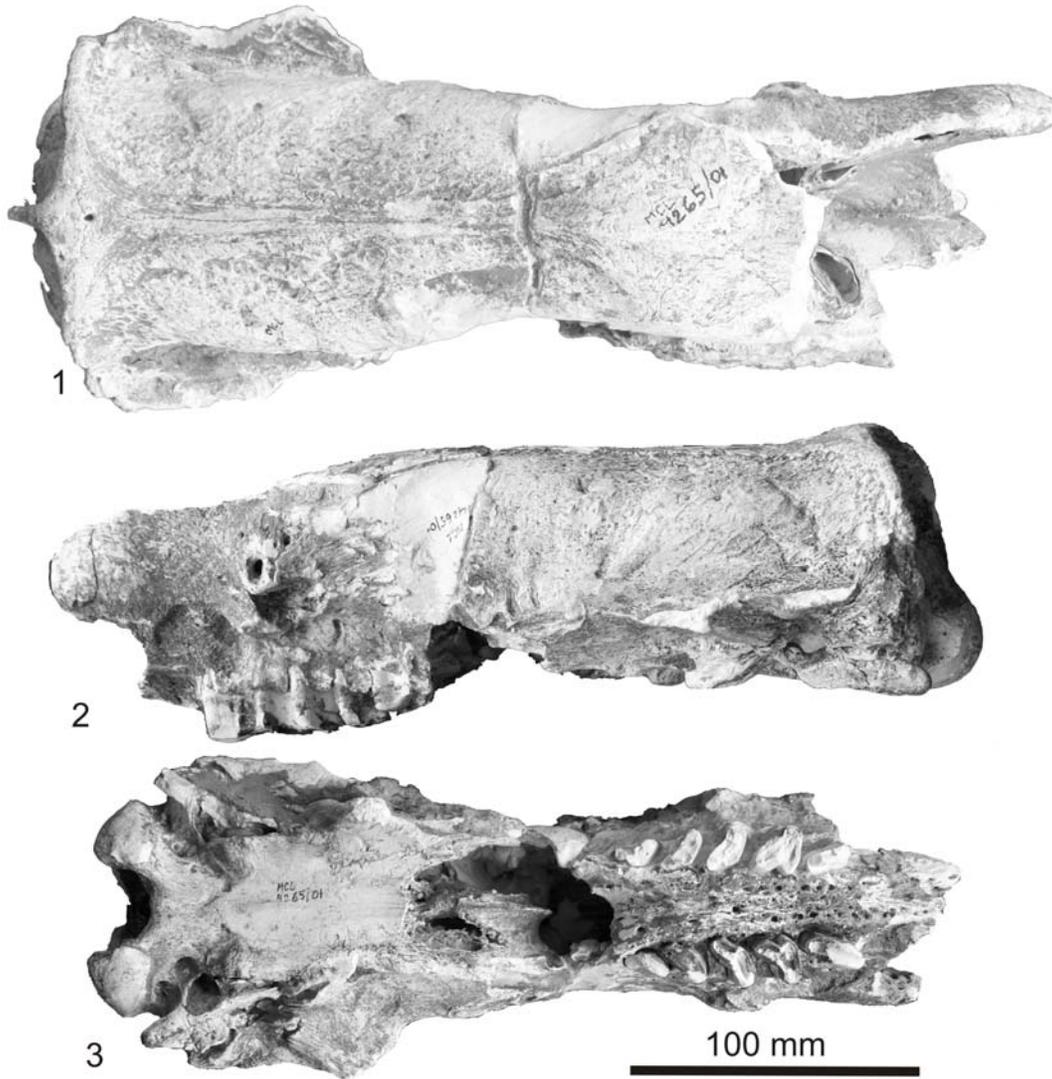


Lámina 39. *Catonyx cuvieri* (MCL 4265). Fig. 1, cráneo en vista dorsal; Fig. 2, en vista lateral izquierda; Fig. 3, en vista palatal.



Lámina 40. Mandíbulas. *Valgipes bucklandi*, Fig. 1 y 2, en vista oclusal y lateral derecha respectivamente (MCL 22427); *Catonyx cuvieri*, Fig. 3 y 4, en vista oclusal y lateral derecha respectivamente (MCL 22685).

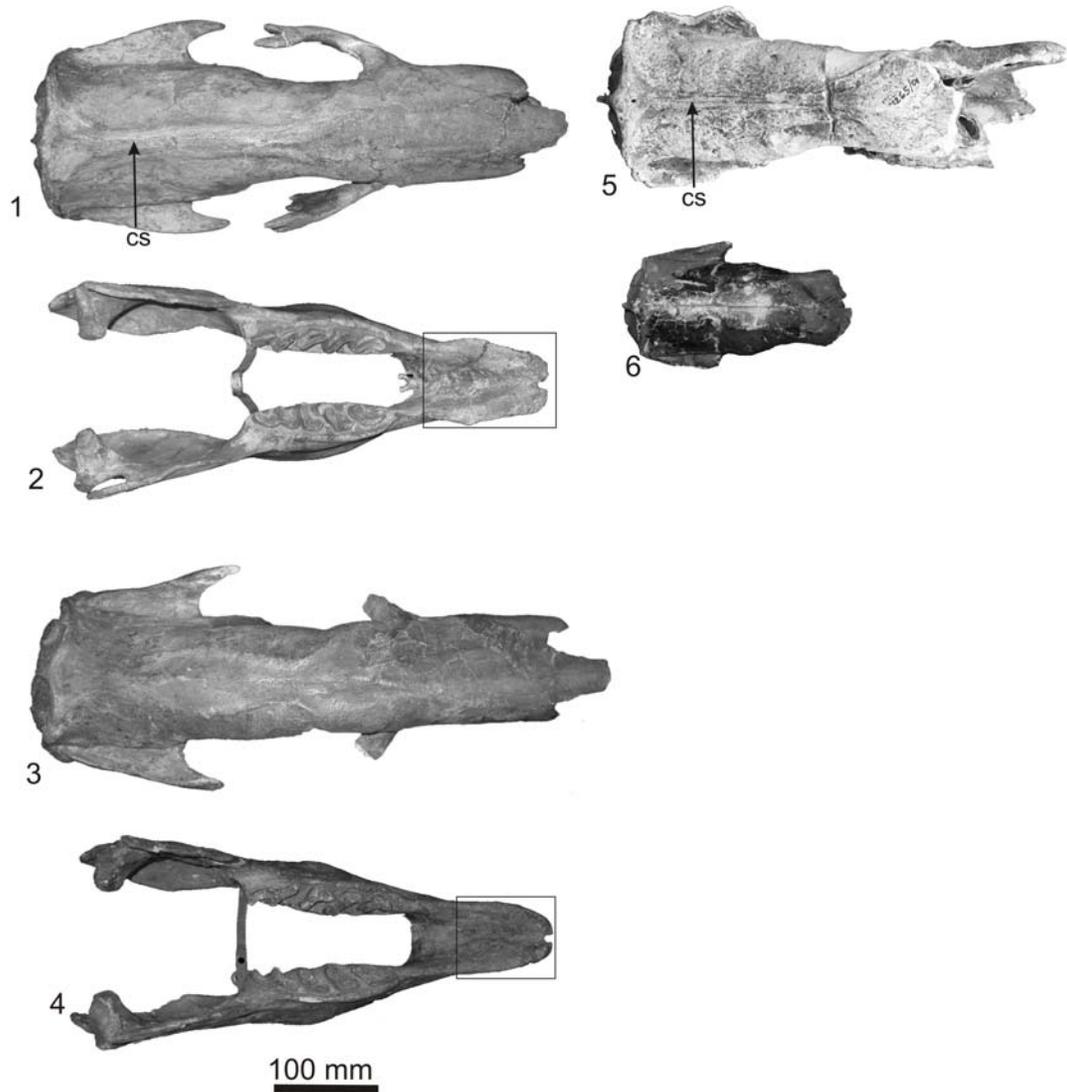


Lámina 41. *“Scelidodon” tarijensis* y *Catonyx cuvieri*. Fig. 1, cráneo vista dorsal (FMNH P 14243); Fig. 2, mandíbula vista oclusal (FMNH P 14243); Fig. 3, cráneo vista dorsal (FMNH P 14238); Fig. 4, mandíbula vista oclusal (FMNH P 14238); Fig. 5, cráneo vista dorsal (MCL 4265); Fig. 6, cráneo vista dorsal (MCL 4254). Abreviaturas: cs, cresta sagital, recuadro indica presencia o ausencia de “pico de pato”.

Edad (Ma)	Magneto-estratigrafía	Series-Épocas	Pisos-Edades América del Sur	Biozonas América del Sur	Registro de					
					<i>Scelidotherium bravardi</i>	<i>Scelidotherium leptocephalum</i>	" <i>Scelidodon tarijensis</i> "	" <i>Scelidodon chiliensis</i> "	<i>Catonyx cuvieri</i>	<i>Valgipes bucklandi</i>
1 — 2	C1	HOLOCENO	PLATENSE	<i>Lagostomus maximus</i>						
		PLEISTOCENO	TARDÍO	LUJANENSE	<i>Equus (A.) neogaeus</i>					
			MEDIO	BONAERENSE	<i>Megatherium americanum</i>					
				ENSENADENSE	<i>Mesotherium cristatum</i>					
			TEMPRANO	SANANDRESENSE	<i>Ctenomys chapadmalensis</i>					

Lámina 42. Cuadro cronológico de los Scelidotheriinae pleistocenos considerados válidos en esta Tesis Doctoral.

Fig. 1. Carácter 0, contorno del rostro en vista dorsal.

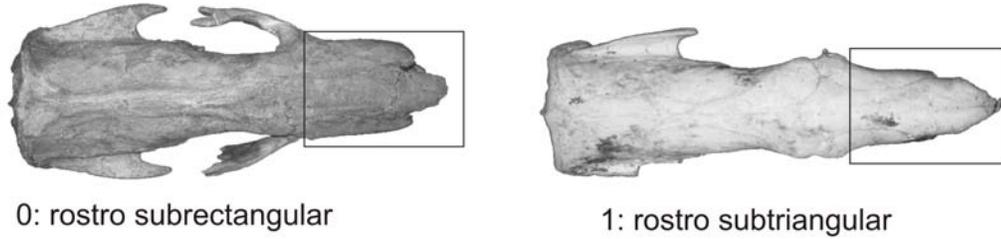


Fig. 2. Carácter 1, sección del rostro.



Fig.3. Carácter 2, proceso lateral de los nasales.

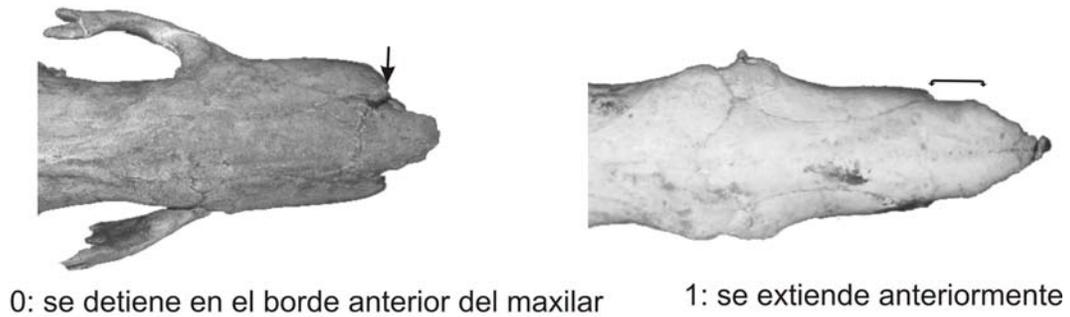


Fig. 4. Carácter 3, surco del paladar.

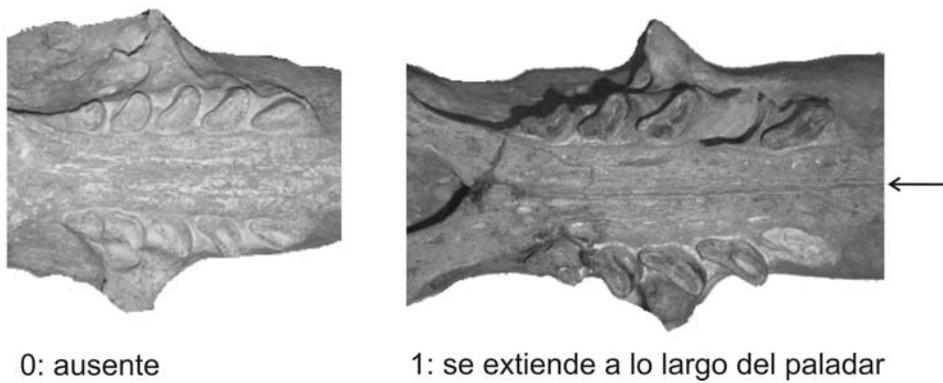


Lámina 43. Ilustración de los caracteres 0 a 3.

Fig. 1. Carácter 4, curvatura del paladar.



Fig. 2. Carácter 5, relación del premaxilar con el maxilar.

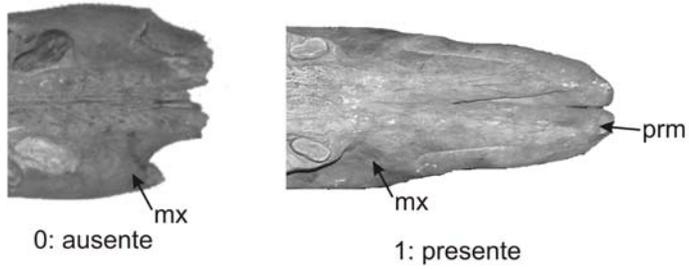


Fig. 3. Carácter 6, posición de la sutura entre el maxilar y palatino.

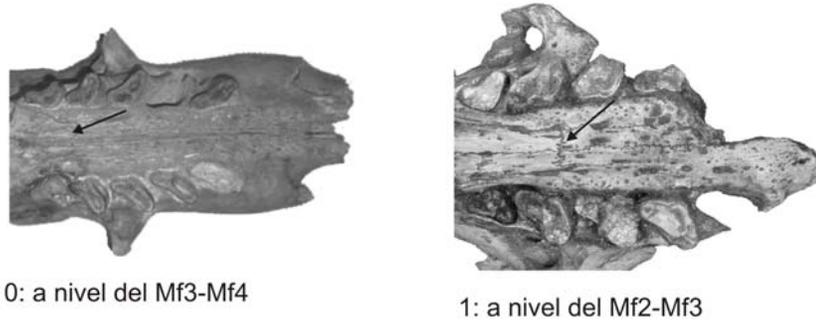


Fig. 4. Carácter 7, longitud de la porción predentaria del paladar respecto de la longitud de la serie dentaria.

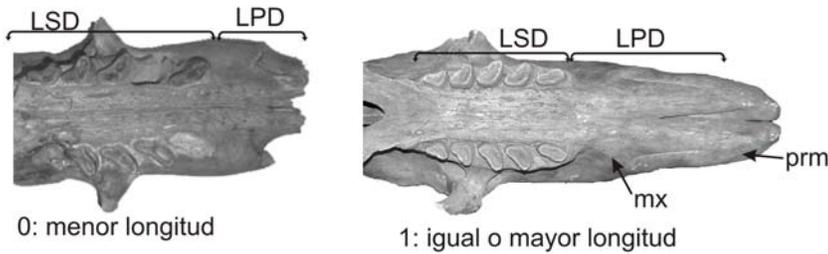


Fig. 5. Carácter 8, cresta sagital.

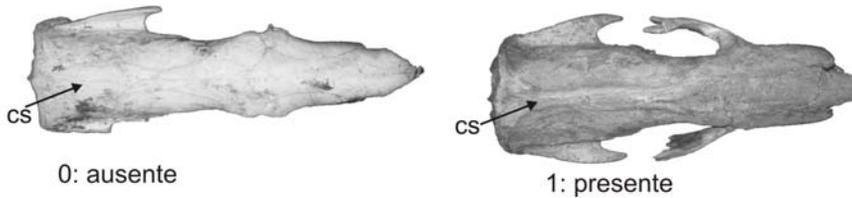


Lámina 44. Ilustración de los caracteres 4 a 8.

Fig. 1. Carácter 9, cresta media del basiesfenoides.

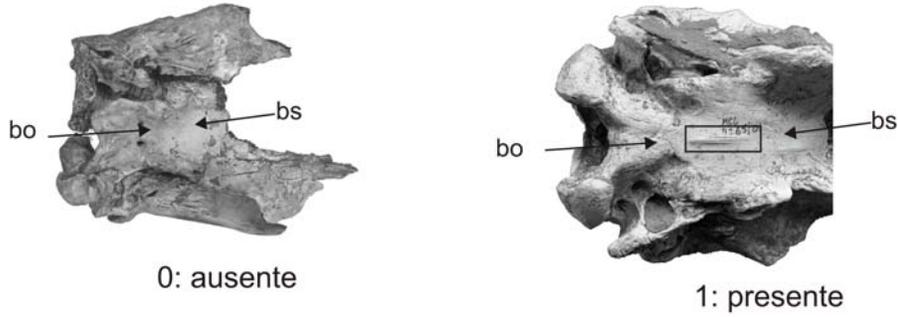


Fig. 2. Carácter 10, surco que separa el proceso paraoccipital y mastoideo.

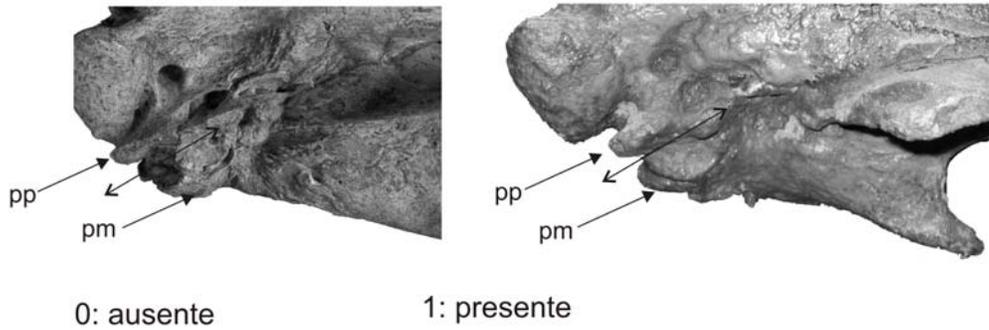


Fig. 3. Carácter 11, sección del Cf1.

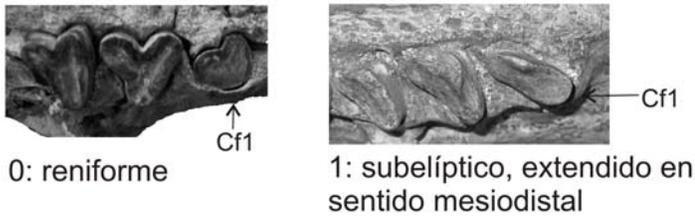


Fig. 4. Carácter 12, sección de los Mf1 a Mf3.

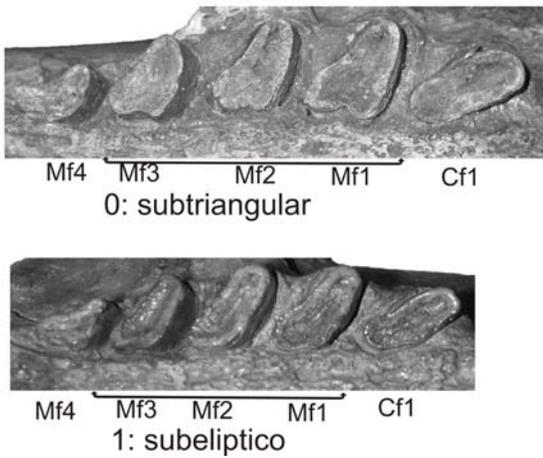


Lámina 45. Ilustración de los caracteres 9-12.

Fig. 1. Carácter 13, quilla mandibular.

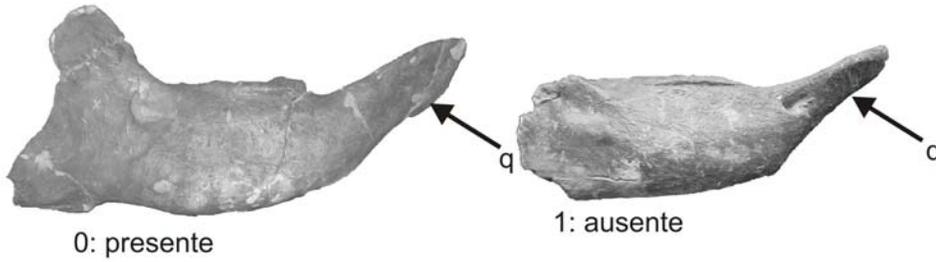


Fig. 2. Carácter 14, inclinación de la rama mandibular.



Fig. 3. Carácter 15, lóbulo vestibular del cf1.

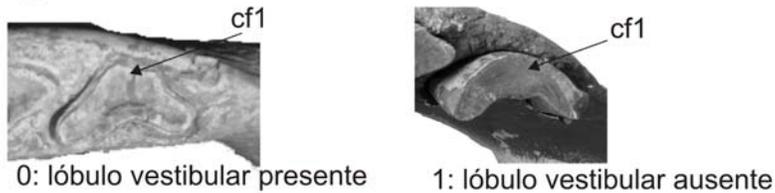


Fig. 4. Carácter 16, cóndilo mandibular.

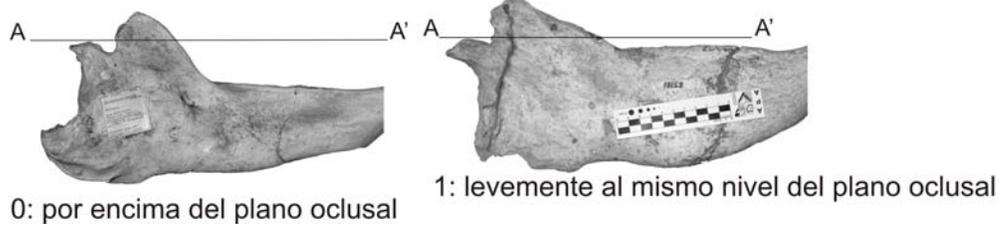


Lámina 46. Ilustración de los caracteres 13 a 16.

Fig. 1. Carácter 17, foramen entepicondileo del húmero.

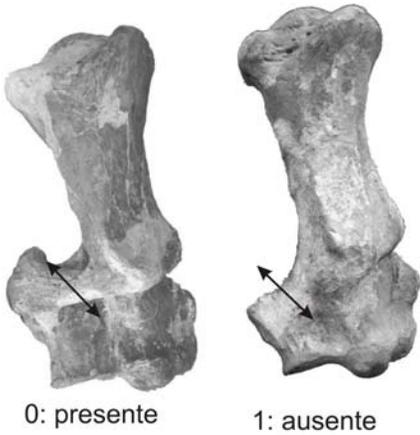


Fig. 2. Carácter 18, posición de la barra entepicondilar del húmero.

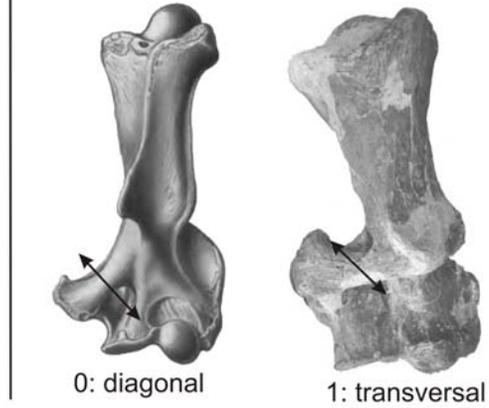


Fig. 3. Carácter 19, falange ungueal del dedo I de la mano y carácter 20, contacto entre el McV y unciforme.

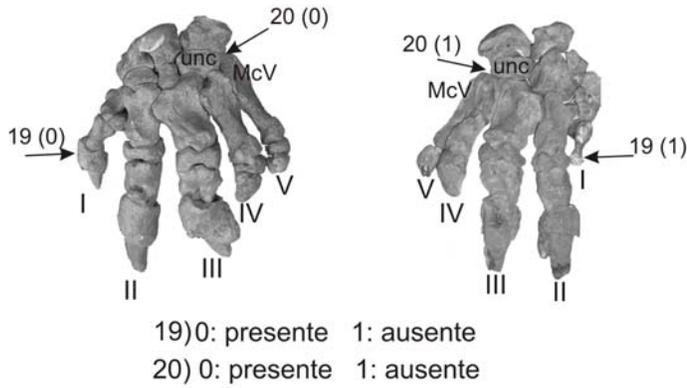


Fig. 4. Carácter 21, forma de los márgenes medial y lateral del fémur.

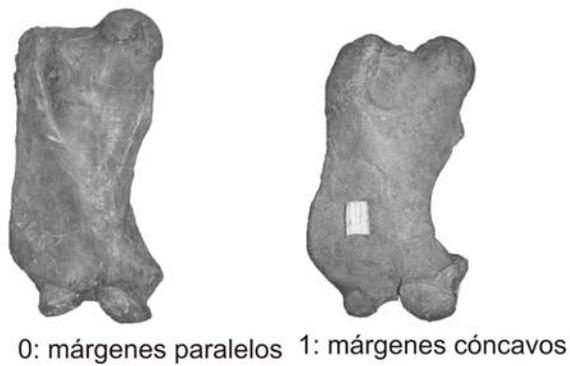


Lámina 47. Ilustración de los caracteres 17 a 21.

Fig. 1. Carácter 22, conexión de la faceta de la tróclea patellar con la del cóndilo medial y la del cóndilo lateral del fémur.

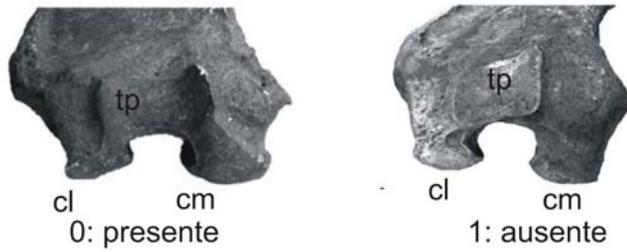


Fig. 2. Carácter 23, fusión distal y proximal entre la tibia y fíbula.

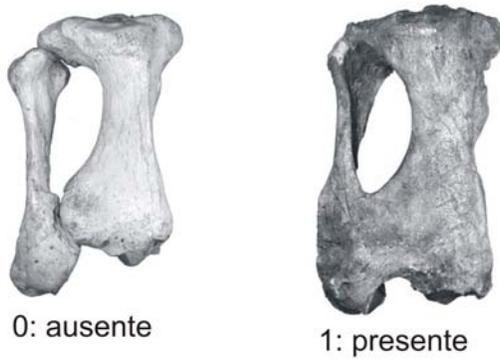


Fig. 3. Carácter 24, contacto entre las superficies articulares del cuboides y faceta sustentacular calcaneal.

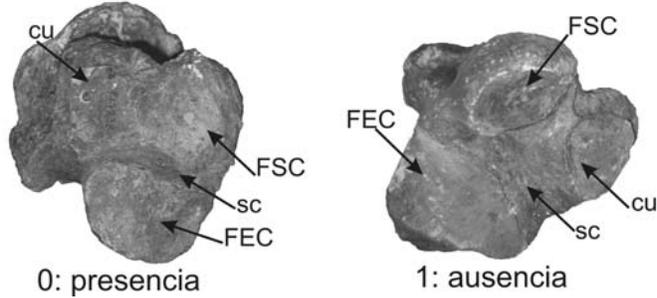
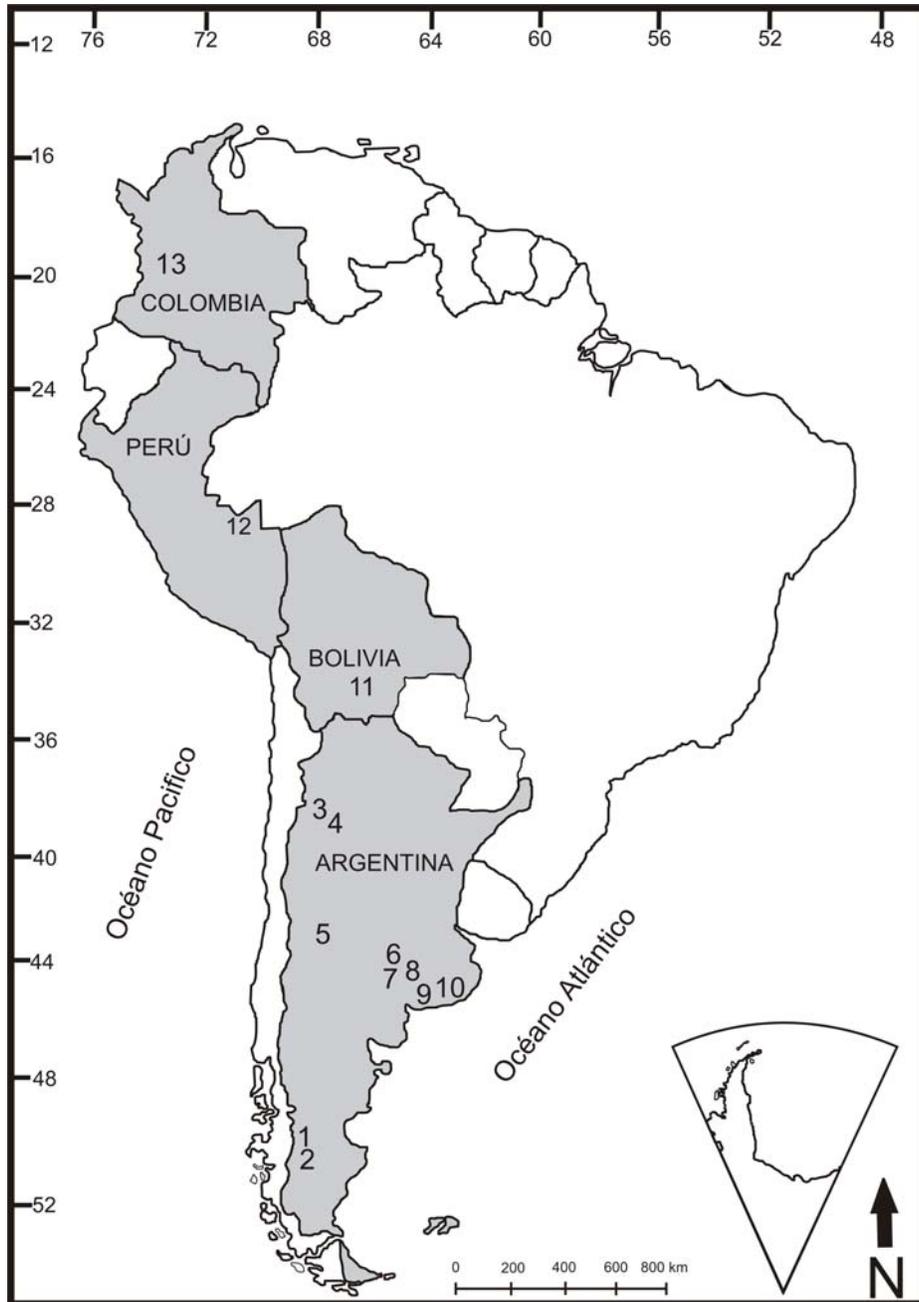
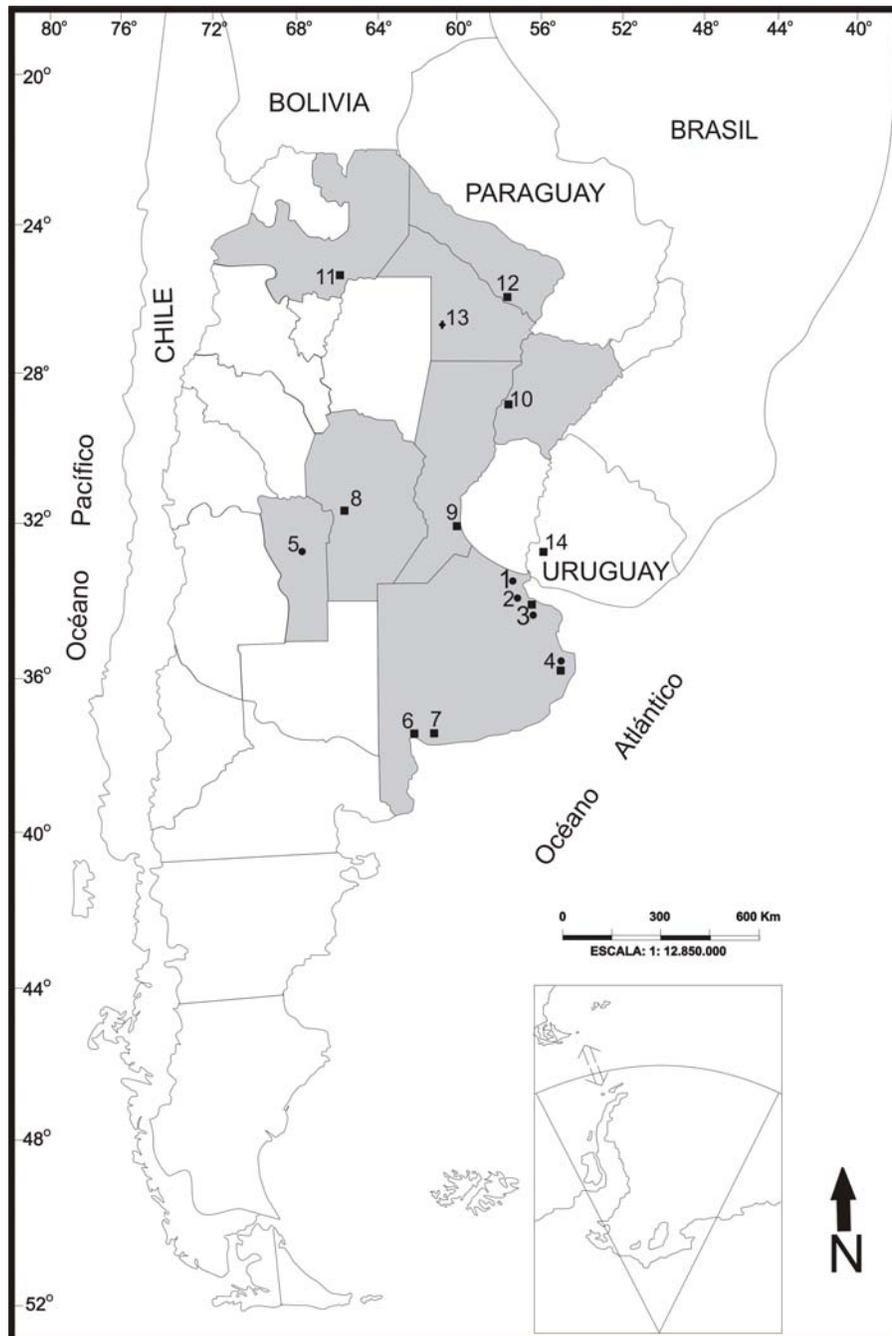


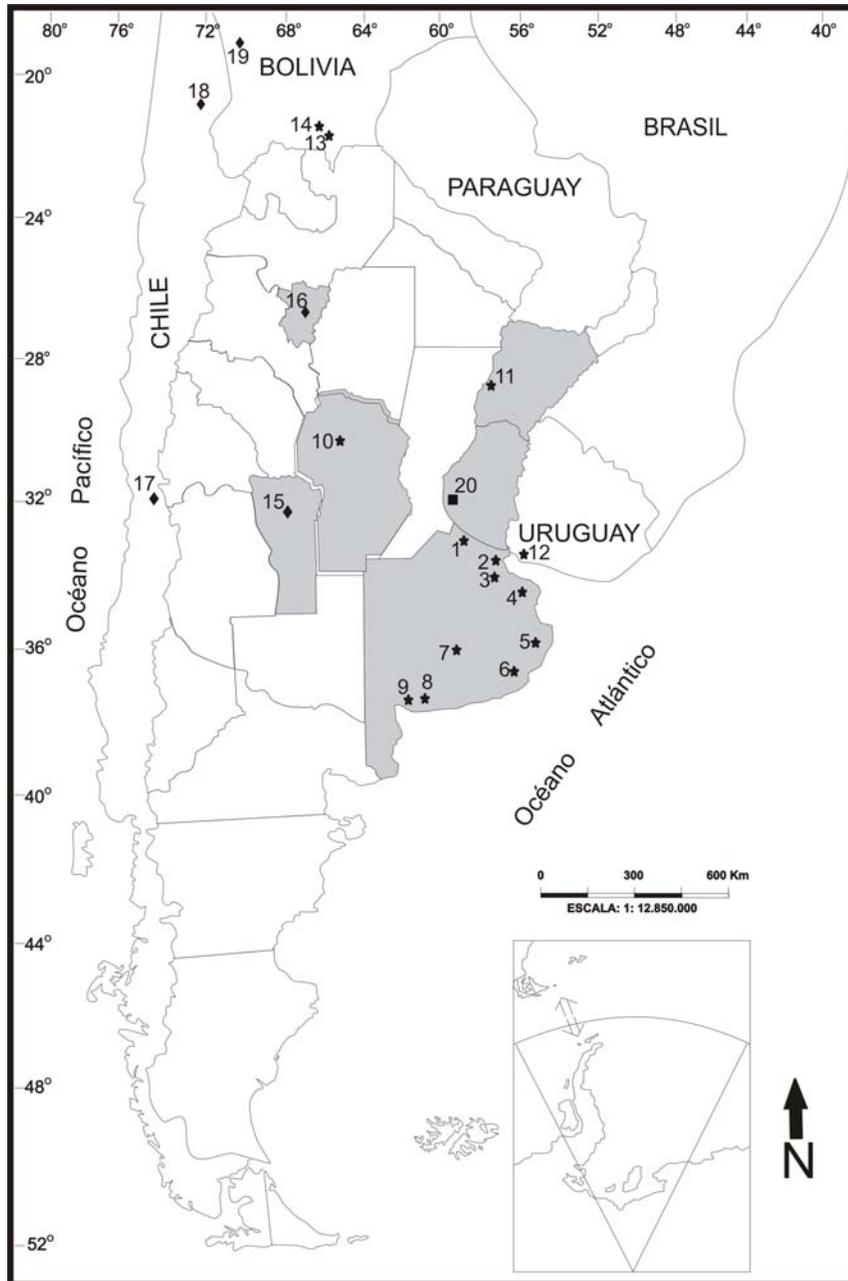
Lámina 48. Ilustración de los caracteres 22 a 24.



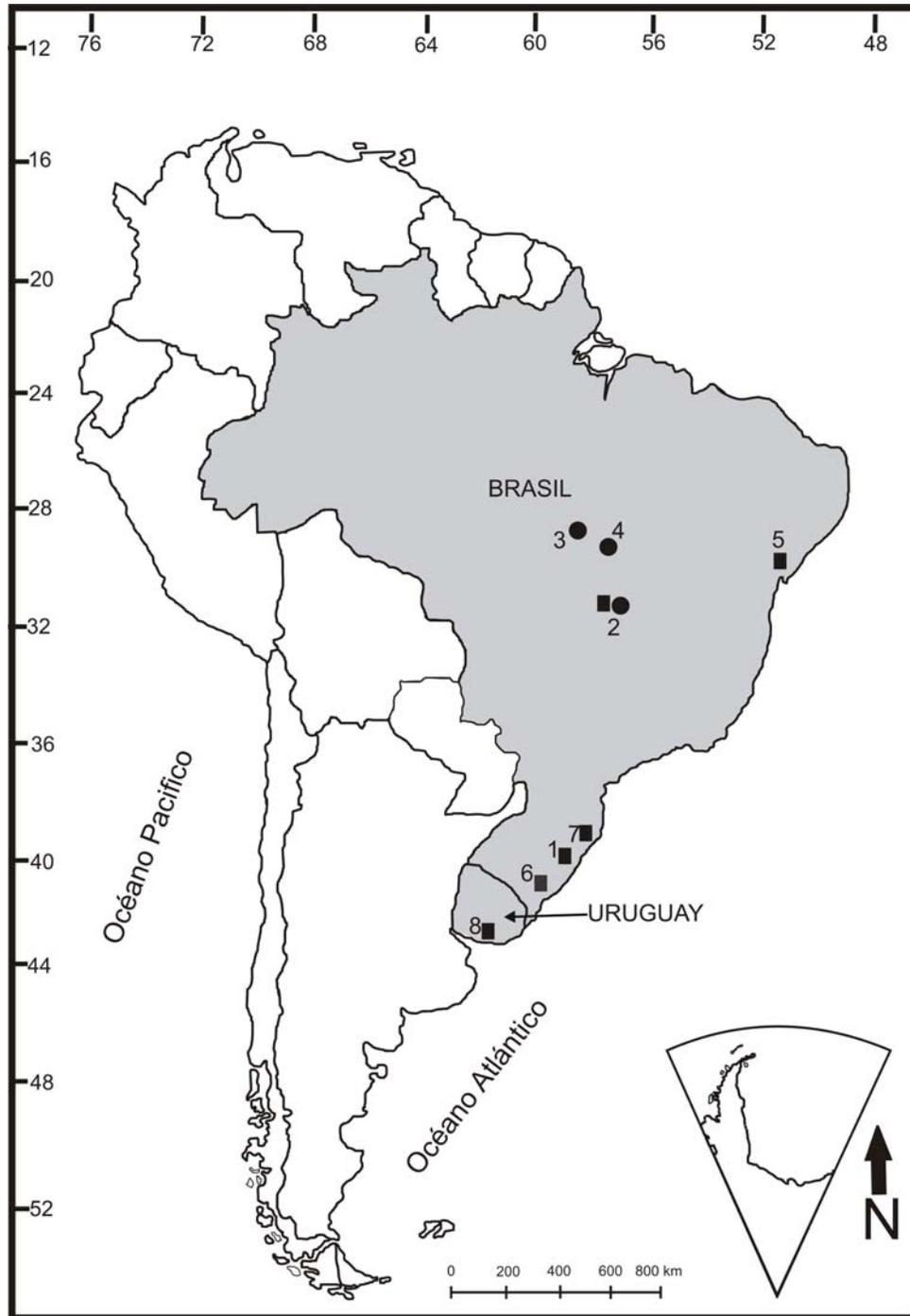
Mapa 1. Principales localidades del Néogeno de Argentina, Bolivia y Colombia citadas en el texto y en los cuales han sido hallados Scelidotheriinae. 1) Laguna Blanca (Santa Cruz), 2) Cerro Guenguel (Santa Cruz), 3) El Molle, Valle del Cajón (Catamarca), Andalhuala (Catamarca), 5) Huayquerías (Mendoza), 6) Laguna de los Paraguayos (Buenos Aires), 7) Salinas Grandes de Hidalgo (La Pampa), 8) Lago Epecuén (Buenos Aires), 9) Monte Hermoso (Buenos Aires), 10) Barranca de Los Lobos (Buenos Aires), 11) Inchaasi, 12) “Fitzcarrald local fauna”, 13) La Venta.



Mapa 2. Distribución del género *Scelidotherium* en Argentina y Uruguay. Estrella, *Scelidotherium* sp.; círculo, *S. bravardi*; rectángulo, *S. leptcephalum*. 1) “Toscas” del Río de La Plata, 2) Olivos, 3) Mar del Plata, 4) La Plata, 5) Villa Larca, 6) Punta Alta, 7) río Quequén Salado, 8) Elena, 9) Alvear, 10) Bella Vista, 11) Rosario de la Frontera, 12) Villa Escolar, 13) Charata, 14) Soriano.



Mapa 3. Distribución del género “*Scelidodon*” en Argentina, Bolivia, Chile y Uruguay. Estrella, “*Scelidodon tarijensis*”; rombo, “*Scelidodon chiliensis*”, cuadrado, “*Scelidodon*” sp. 1) arroyo Maciel, 2) “Toscas” del Río de La Plata, 3) Ciudad Autónoma de Buenos Aires, 4) La Plata, 5) Mar del Plata, 6) Miramar, 7) Olavarría, 8) Quequén Salado, 9) Playa del Barco, 10) Río Tercero, 11) Lavalle, 12) Puerto Arazati, 13) Padcaya, 14) valle de Tarija, 15) Merlo, 16) Tafí Viejo, 17) Santiago, 18) Tarapacá, 19) Ulloma, 20) Diamante.



Mapa 4. Distribución de *Catonyx* y *Valgipes* en Brasil y Uruguay. Cuadrado, *Catonyx cuvieri*, círculo, *Valgipes bucklandi*. 1) Iporanga, 2) Lagoa Santa, 3) Píauí, 4) Bahia, 5) Sergipe, 6) Rio Grande do Sul, 7) São Paulo, 8) Departamento Canelones.

Tabla 1. Matriz de datos utilizados en el análisis de ACP del cráneo (ver Análisis morfométrico).

Tabla 2. Matriz de datos utilizados en el análisis de ACP de la mandíbula (ver Análisis morfométrico).

Tabla 3. Matriz de datos utilizados en el análisis de ACP del húmero (ver Análisis morfométrico).

Tabla 4. Matriz de datos utilizados en el análisis de ACP del fémur (ver Análisis morfométrico).

Tabla 5. Matriz de datos utilizados en el análisis de AFD del cráneo (ver Análisis morfométrico).

Tabla 6. Matriz de datos utilizados en el análisis de AFD del húmero (ver Análisis morfométrico).

Tabla 7. Matriz de datos utilizados en el análisis de AFD del fémur (ver Análisis morfométrico).

Tabla 8. Medidas del radio.

Taxón/espécimen	LMR
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 4265	d, 300
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 22761	d, 300
<i>Valgipes bucklandi</i> MCL 4294	d, 400
<i>Valgipes bucklandi</i> MCL 22464	i, 370
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> FMNH P14238	i, 320
<i>Scelidothorium leptocephalum</i> FMNH P 14274	d, 345
<i>Scelidothorium leptocephalum</i> MLP 3-671	i, 290
<i>Scelidothorium leptocephalum</i> FMNH P 14276	d, 300
<i>Scelidothorium leptocephalum</i> MLP 3-671	d, 270

Tabla 9. Medidas de la ulna.

Taxón/espécimen	LMU
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 4265	d, 380
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 22769	i, 390
<i>Valgipes bucklandi</i> MCL 22464	d, 450

<i>"Scelidodon" tarijensis</i> FMNH P14238	i, 460
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> FMNH P14301	d, 520
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> MNPA-v 000918	i, 400
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> MNPA-v 005749	i, 400
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> FMNH P 14274	d, 410
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> MACN 5001	i, 380
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> MACN 7064	i, 390
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> FMNH P 14276	d, 370

Tabla 10. Medidas de la tibia.

Taxón/espécimen	LMT
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 4265	i, 320
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 22777	i,260
<i>Valgipes bucklandi</i> MCL 4293	d, 320
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> FMNH P14238	d, 340
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> FMNH P14301	d, 400
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> FCS 96.I15/1/2	i, 332
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> MNPA-v 005749	d, 290
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> MNPA-v 00944	d, 220
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> PIMUZ AV 0509	d, 260
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> PIMUZ AV 0508	i, 300
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> FMNH P 14276	d, 280
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> MACN 5001	d, 260

Tabla 11. Medidas de la fíbula.

Taxón/espécimen	LMf
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 4265	i, 310
<i>Valgipes bucklandi</i> MCL 4293	d, 330
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> FMNH P14238	d, 365
<i>"Scelidodon" tarijensis</i> MNPA-v 005749	d, 310
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> PIMUZ AV 513	d, 360
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> PIMUZ AV 0509	d, 260
<i>Scelidotherium leptocephalum</i> PIMUZ AV 0508	i, 310

<i>Scelidothorium leptcephalum</i> FMNH P 14276	d, 290
<i>Scelidothorium leptcephalum</i> MACN 5001	d, 280

Tabla 12. Medidas del astrágalo.

Taxón/espécimen	LMA	AMA
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 4265	d, 120	d, 120
<i>Valgipes bucklandi</i> MCL 4264	d, 100	d, 120
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 000828	d, 134	d, 115
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 000832	i, 120	i, 170
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 0008231	i, 125	i, 85
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 000829	i, 92	i, 80
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 000835	79	88
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 000841	i, 76	i, 64
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 000828	d, 126	d, 98

Tabla 13. Medidas del calcáneo.

Taxón/espécimen	LMC
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 4265	i, 210
<i>Catonyx cuvieri</i> MCL 4267	i, 220
<i>Valgipes bucklandi</i> MCL 4293	d, 220
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> FMNH P14238	d, 260
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 005768	d, 220
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 005767	d, 250
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 000939	d, 270
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 000938	i, 240
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> FCS 96.115/1/2	i, 220
" <i>Scelidodon</i> " <i>tarijensis</i> MNPA-v 00944	d, 150
<i>Scelidothorium leptcephalum</i> MACN 5001	d, 200
<i>Scelidothorium bravardi</i> BM(NH) 37643	d, 175

Tabla 14. Índice de hipsodoncia.

Taxón/espécimen	LSR	ARM	IH
<i>S. bravardi</i>			
MMP 458-S	82	60	73
MMP 157-S	94	80	85
MACN 2289	75	56	74
MMP 705-S	83	58	69
MMP 771-S	73	56	76
	n: 5		
			Media = 75

Taxón/espécimen	LSR	ARM	IH
<i>"Sc." tarijensis</i>			
FMNH P 13646	140	85	60
FMNH P 14238	135	10	74
FMNH P 14243	12	100	83
MLP 3-403	130	120	92
MLP 3-428	130	100	76
MNPA-v 005769	124	81	65
MNPA-v 005750	122	85	69
MNPA 005766	129	87	87
MUT-V 368	115	89	77
MUT -V 007	125	85	68
MUT-V 446	140	100	71
MUT-V 447	119	93	78
MUT-V 449	115	95	82
MACN 1041	128	91	71
MACN 10159	126	97	76
MACN 995	85	60	70
FCS 96.I15/1/2	129	90	69
MLP 3-427	135	100	76
MMP 1141	144	107	74
MPH-P 091	124	123	100

MPH-P 090	118	95	80
MACN 9653	126	97	76

n: 22

Media = 76

Taxón/espécimen

<i>"Sc." chiliensis</i>	LSR	ARM	IH
ROM 3846	114	82	71
ROM 4571	120	75	62
EPN-V 136	110	60	54

n: 3

Media = 62

<i>C. cuvieri</i>	LSR	ARM	IH
MCL 22684	114	58	50

Taxón/espécimen

<i>V. bucklandi</i>	LSR	ARM	IH
MCL 22429	130	71	54
MCL 4262	112	67	59

n: 2

Media = 56